

ISSN 1996–1499

2023 №2



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., Рогожникова Д.Р., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В., Нурмиева С.В. К БИОЛОГИИ ИНВАЗИОННОГО ВИДА IMPATIENS GLANDULIFERA ROYLE (BALSAMINACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН</i>	3
<i>Болдырев В.С., Яковлев С.В., Винхло Е.В. ОБЫКНОВЕННЫЙ РЫБЕЦ VIMBA VIMBA (CYPRINIDAE) – ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД В БАССЕЙНЕ РЕКИ УРАЛ</i>	16
<i>Быков А.Д. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В ВОДОЁМАХ-ОХЛАДИТЕЛЯХ АЭС И ГРЭС ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ</i>	23
<i>Головина И.В. ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА АКТИВНОСТЬ ОКСИДОРЕДУКТАЗ В ТКАНЯХ МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА В ЧЁРНОЕ МОРЕ ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)</i>	40
<i>Емец В.М. НАХОДКА СОСНОВОГО СЕМЕННОГО КЛОПА LEPTOGLOSSUS OCCIDENTALIS (HETEROPTERA: COREIDAE) В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ РОССИЯ)</i>	51
<i>Ермолаев И.В. ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA) PHYLLONORYCTER PLATANI (STAUDINGER, 1870) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)</i>	56
<i>Забалуев И.А. НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЧУЖЕРОДНЫМ ВИДАМ ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ (INSECTA, COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ</i>	68
<i>Захаров Е.С., Сметанин Н.Н., Сидоров И.А., Захарова О.И., Филиппова В.В., Захарова Н.Н. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОНДАТРЫ (ONDATRA ZIBETHICUS L.) И АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (NEOVISON VISON SCHREBER) В ЯКУТИИ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ АЗИЯ, РОССИЯ)</i>	77
<i>Каплин В.Г. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИВНОГО ВИДА БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (HERACLEUM SOSNOWSKYI MANDEN.) (APIACEAE) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ</i>	87
<i>Малышева С.К., Маркова Т.О., Маслов М.В., Пономаренко М.Г. PHYCITODES SUBCRETACELLA (RAGONOT) (LEPIDOPTERA: PYRALIDAE: PHYCITINAE) – НОВЫЙ ФИТОФАГ КАРАНТИННОГО ВИДА AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA L. НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ</i>	107
<i>Мартынов В.В., Никулина Т.В. ПЕРВАЯ НАХОДКА CERAEA NEMORALIS (LINNAEUS, 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA: HELICIDAE) В ДОНБАССЕ И ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВЫЯВЛЕННОЙ КОЛОННИ</i>	115
<i>Павлюк Т.Е., Третьякова А.С., Ковалёв С.Ю., Груданов Н.Ю. ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ДВУХ ВИДОВ КИТАЙСКОЙ БЕЗЗУБКИ (SINANODONTA) В РЕФТИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (СРЕДНИЙ УРАЛ)</i>	124
<i>Подшивалина В.Н., Семёнова А.С. KELLICOTTIA BOSTONIENSIS (ROUSSELET, 1908) И K. LONGISPINA (KELLICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE): ОСОБЕННОСТИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ОЗЁРАХ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ</i>	135
<i>Реутова Н.В., Малаева М.Б., Дреева Ф.Р., Реутова Т.В., Джамбетова П.М. ИЗМЕНЕНИЕ РЯДА ХАРАКТЕРИСТИК ОДУВАНЧИКА ЛЕКАРСТВЕННОГО (TARAXACUM OFFICINALE WIGG) ПРИ ИНВАЗИИ В АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫЕ РАЙОНЫ ВЫСОКОГОРЬЯ</i>	151
<i>Селиховкин А.В., Нехаева М.Ю., Мельничук И.А. ЭКОНОМИЧЕСКИЕ И СОЦИАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИНВАЗИЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ И ПАТОГЕНОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ</i>	163
<i>Татаринов А.Г., Кулакова О.И. РАССЕЛЕНИЕ И НАТУРАЛИЗАЦИЯ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA: PAPILIONOIDEA) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ</i>	172

<i>Темботова Ф.А., Емкужева М.М.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	188
<i>Тютин А.В., Морозова Д.А., Пряничникова Е.Г.</i> ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТРЕМАТОД В КРУПНОМ ПОСЕЛЕНИИ ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА <i>LITHOGLYPHUS NATICOIDES</i> (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО УЧАСТКА УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)	213
<i>Хапугин А.А., Есина И.Г., Силаева Т.Б.</i> ОБНОВЛЁННЫЙ СПИСОК ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ РЕСПУБЛИКИ МОРДОВИЯ: ПУТЬ ОТ 2010 ДО 2023 ГОДА	225
<i>Хляп Л.А., Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Петросян В.Г.</i> САМЫЕ ОПАСНЫЕ ИНВАЗИОННЫЕ ОКОЛОВОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ РОССИИ: АНСАМБЛЕВЫЕ МОДЕЛИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ	238
<i>Христофорова Н.К., Литвиненко А.В., Алексеев М.Ю., Цыганков В.Ю.</i> МИКРОЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ГОРБУШИ ИЗ РЕК БАРЕНЦЕВОМОРСКОГО И ОХОТОМОРСКОГО БАССЕЙНОВ	272
<i>Цандекова О.Л., Шереметова С.А., Уфимцев В.И., Хрусталёва И.А.</i> ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА ФЛОРЫ И АКТИВНОСТИ ПОЧВЕННЫХ ФЕРМЕНТОВ В СООБЩЕСТВАХ <i>ACER NEGUNDO</i> В УСЛОВИЯХ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ	288

К БИОЛОГИИ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *IMPATIENS GLANDULIFERA* ROYLE (BALSAMINACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

© 2023 Абрамова Л.М.^{a,*}, Рогожникова Д.Р.^a, Голованов Я.М.^a, Мустафина А.Н.^a,
Крюкова А.В.^a, Нурмиева С.В.^b

^a Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения УФИЦ РАН, Уфа, 450080, Россия

^b ФГБОУ ВО Оренбургский государственный университет, Кумертауский филиал, Кумертау, 453300, Россия
e-mail: *abramova.lm@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023. После доработки 05.05.2023. Принята к публикации 20.05.2023

Проанализированы морфометрические параметры и популяционные характеристики инвазионного вида *Impatiens glandulifera* на Южном Урале (Республики Башкортостан). Обследованы 24 очага инвазии в 20 районах Предуралья. Плотность вида в сообществах 18–79 особей на 1 м², его биомасса составляет от 1 до 9 кг/м², доля биомассы вида достигает от 49.7 до 99.0%, то есть он доминирует во всех обнаруженных локалитетах. Установлено, что максимальные значения параметров морфометрии характерны для популяций, произрастающих в более благоприятных по благообеспеченности и богатству почв условиях, при незначительном антропогенном воздействии, а минимальные – в условиях более сильного антропогенного влияния (рекреационная нагрузка, вытаптывание, свалки). Отмечена хорошая адаптация вида к разным условиям произрастания в новых местообитаниях и конкурентные преимущества *I. glandulifera* перед местными видами растений. Велика вероятность дальнейшего расселения вида и в малонарушенных, а также естественных местообитаниях по берегам водоёмов республики.

Ключевые слова: *Impatiens glandulifera* Royle, инвазионный вид, популяция, морфометрические параметры, изменчивость.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-03-15

Введение

Инвазионные процессы в растительном покрове представляют собой существенную часть глобальных антропогенных изменений биосферы и опасны для природного биоразнообразия экосистем [Richardson et al., 2000; Hulme, 2007; Pyšek et al., 2017, 2020]. На территории Российской Федерации инвазиям чужеродных видов наиболее подвержена европейская часть страны, где проживает 78% населения и сосредоточены основные транспортные пути [Дгебуадзе, 2014]. Урал относится к регионам с высоким уровнем нарушенности природных экосистем и развитием транспортных коридоров, по которым происходят инвазии чужеродных видов. Достаточно благоприятные и разнообразные экологические условия позволяют многим из них натурализоваться в антропогенных или нативных сообществах [Abramova, 2012; Тре-

тьакова, 2015; Abramova, Golovanov, 2018]. Изучение биологических и популяционных характеристик инвазионных видов актуально, поскольку позволяет судить о состоянии популяций, оценивать успех инвазии в новых условиях обитания.

Одним из чужеродных видов, расселяющихся в Республике Башкортостан (РБ), составляющей основную часть территории Южного Урала, является восточноазиатский *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae), или недотрога желёзконосная (балзамин железистый). Это высокорослое однолетнее растение из семейства Бальзаминовых (Balsaminaceae), широко известное как агрессивный чужеродный вид в умеренных областях Европы, в Азии, Северной Америке и Новой Зеландии [Hejda, Pyšek, 2006; Tanner, Gange, 2013; Pattison et al., 2019]. К настоящему времени зарегистрирован в 35 европ-

пейских странах, из которых в 25 – как натурализовавшийся вид [Lambdon et al., 2008; Coakley, Petti, 2021]. Во вторичном ареале занимает в основном прибрежные влажные местообитания, реже теневые лесные и рудеральные экотопы [Hejda, Pyšek, 2006; Hulme, Bremner, 2006; Čuda et al., 2020; и др.]. В ряде регионов Центральной Европы это интенсивно размножающееся растение угрожает биоразнообразию высокотравных сообществ влажных местообитаний. Успеху инвазии *I. glandulifera* содействуют высокая конкурентная способность и аллелопатическое влияние на другие растения, снижающее рост местных трав [Bieberich et al., 2020].

Экспансия недотрости желёзконосной в России началась в 1970-х гг. На сегодня *I. glandulifera* широко распространена во всех областях Средней России [Виноградова и др., 2010]. На Среднем Урале отнесена к группе агриофитов, то есть наиболее агрессивных чужеродных видов, расселяющихся по естественным местообитаниям [Третьякова, 2011]. Массовое одичание и выход за пределы культуры начались сравнительно недавно. К настоящему времени этот вид также зарегистрирован вне культуры во многих областях юга Сибири – от Южного Зауралья до Прибайкалья и Забайкалья [Эбель и др., 2014, 2021].

В Республике Башкортостан одичавшие растения недотрости находили в 1980-е гг. в г. Уфе в оврагах и вдоль ручьёв. Первые гербарные сборы датированы 2007 г. в Архангельском районе [Мулдашев и др., 2017]. Встречается в boreально-лесной, широколиственно-лесной, лесостепной и степной зонах [Абрамова и др., 2021]. Первоначально вид относили к 4-му инвазионному статусу [Абрамова, Голованов, 2016], в настоящее время он отнесен ко 2-му инвазионному статусу [Абрамова и др., 2020, 2021]. Кроме того, включён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010], Чёрную книгу флоры Сибири [2016] и некоторых других регионов РФ. Входит в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018].

Изучение распространения, особенностей и биологии вида проводили многие иссле-

дователи в разных регионах России и мира [Andrews et al., 2005; Виноградова, 2008; Шуйская, Антипина, 2009; Walker et al., 2009; Меньшакова, 2011; Михайлова и др., 2012; Tanner et al., 2014; Čuda et al., 2017; Борисова, Каурова, 2019; Najberek et al., 2020; Tanner, Gange, 2020; Прохоров и др., 2021; Эбель и др., 2021; и др.]. Были рассмотрены семенная продуктивность вида, популяционные и морфо-биологические особенности, анатомия отдельных органов растения, оценено влияние вида на окружающую среду. Отмечено, что *I. glandulifera* встречается в широком диапазоне высот и географических широт, а также в различных типах сообществ, что вызывает озабоченность в связи с высокой инвазионной активностью вида – незаселёнными этим видом остаются лишь немногие южные страны Европы. Подчёркивается, что распространена тенденция колонизации этим видом бедновидовых и деградировавших сообществ преимущественно гигрофильной растительности. В последнее время выявлено вторжение недотрости желёзконосной в лиственные леса и на вырубки [Čuda et al., 2020]. Основным вектором её расселения являются реки и речные потоки, которые способствуют переносу семян. Многие исследователи отмечают, что вселение вида в прибрежные сообщества приводит к нежелательным изменениям в составе сообществ [Hulme, Bremner, 2006; Cockel et al., 2014]. Выявлено, что скорость распространения вида в одном местообитании составляет около 2.47 м в год [Beerling, Perrins, 1993].

Цель данной работы – выявить эколого-биологические и популяционные особенности, и современное распространение *I. glandulifera*, внедряющегося в природные и антропогенные экосистемы РБ.

Материал и методы

В 2019–2021 гг. проведено исследование 24 ценопопуляций (ЦП) *I. glandulifera* в 20 северо-западных, северо-восточных, западных и центральных районах Предуралья РБ. Локалитеты и площадь изученных ЦП представлены на рисунке 1 и в таблице 1. Ценопопуляции названы по близлежащему населённому пункту. Для изучения популяционных харак-



Рис. 1. Локалитеты исследованных популяций *I. glandulifera* в РБ (1–24 – номера ЦП в соответствии с нумерацией в табл. 1).

теристик в 22 ЦП закладывалось 10 пробных площадей размером 1 м². Порядок заложения площадей (линейный или шахматный) и шаг трансекты (1–2 м) зависел от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. Определялись основные популяционные характеристики [Злобин, 1989]: плотность особей, надземная биомасса инвазионного вида и общая надземная биомасса сообщества (в сыром виде). Доля вида в сообществе определялась по соотношению биомассы вида к общей биомассе сообщества.

Изучение морфометрии проводилось в фазе цветения растений согласно методу В.Н. Голубева [1962] на 25 генеративных особях каждой из ценопопуляций по 13 морфометрическим параметрам.

Статический анализ провели в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей. При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения, среднеквадратичное отклонение, коэффициенты вариации [Зайцев, 1990]. Многомерный анализ проводили по программе Statistica 6.1 [Кулаичев, 1996; Халафян, 2008]. В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию, выраженную расстоянием Махalanобиса.

В кластерном анализе в качестве меры различия выборок использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу «одиночной связи» [Песенко, 1982].

Таблица 1. Локалитеты и площадь исследуемых популяций *Impatiens glandulifera* в Республике Башкортостан

№	Локалитет	Район	Координаты		Природная зона	Приблизительная площадь инвазии, м ²
			Широта (° с. ш.)	Долгота (° в. д.)		
1	г. Нефтекамск	Краснокамский	56.08842	54.24820	boreальная	1000
2	с. Калтасы	Калтасинский	55.96930	54.80097	boreальная	>10 000
3	с. Бураево	Бураевский	55.84373	55.40758	неморальна	>10 000
4	д. Старокарагушево	Бураевский	55.74233	55.79973	неморальна	500
5	д. Староямурзино	Балтачевский	55.94184	55.83370	неморальна	500
6	с. Карайдель	Карайдельский	55.82973	56.91219	boreальная	500
7	с. Тастуба	Дуванский	55.76285	57.89446	лесостепная	500
8	с. Большеустикинское	Мечетлинский	55.94962	58.26726	неморальна	>10 000
9	д. Абдуллино	Мечетлинский	56.06988	57.96377	неморальна	100
10	с. Верхнеяркеево	Илишевский	55.45138	54.30883	лесостепная	100
11	с. Семилетка	Дюртюлинский	55.36012	54.61223	лесостепная	500
12	с. Мишкино	Мишкинский	55.52927	55.96932	неморальна	>1000
13	с. Красная Горка	Нуримановский	55.19934	56.66846	boreальная	>10 000
14	с. Лаклы	Салаватский	55.19465	58.54603	boreальная	50–100
15	Геопарк Янган-Тау	Салаватский	55.30745	58.13693	лесостепная	>5000
16	с. Арсланово	Кигинский	55.35688	58.99342	неморальна	100
17	с. Шаран	Шаранский	54.82005	54.00578	неморальна	>10 000
18	г. Уфа	Уфимский	54.73515	55.95873	неморальна	>1000
19	с. Иглино	Иглинский	54.83584	56.42460	неморальна	500
20	с. Улу-Теляк	Иглинский	54.91359	56.97693	неморальна	>1000
21	с. Кандры	Туймазинский	54.55277	54.10792	лесостепная	500
22	г. Давлеканово	Давлекановский	54.22273	55.03127	степная	1000
23	г. Белебей	Белебеевский	54.10344	54.11128	неморальна	>1000
24	д. Новоадзитарово	Аургазинский	54.00392	56.04097	неморальна	100

Результаты исследований

I. glandulifera культивируется как декоративный вид, «уходит» из культуры, дичает, заселяя рудеральные местообитания, нарушенные и иногда ненарушенные берега ручьёв, рек, канавы и пр., преимущественно в населённых пунктах. Встречается от boreальной до степной зоны Предуралья, более характерен для северной части РБ; в Зауралье и горно-лесной зоне не обнаружен.

Большинство популяций довольно крупные и занимают площадь от 500 до 10 000 м² и более; небольшие популяции, выявляются, как правило, там, где вид поселился недавно, или условия для его произрастания не слишком благоприятные.

Вид образует монодоминантные ценозы двух типов: рудеральные нитрофильные сообщества на увлажнённых теневых антропогенных местообитаниях – дериватное сообщество *Impatiens glandulifera* [*Arctio lappae*–*Artemisietalia vulgaris*] (16 ЦП, рис. 2а) и полуестественные нитрофильные сообщества по сырым берегам небольших рек и ручьёв – ассоциация *Calystegio sepium*–

Impatientetum glanduliferae (8 ЦП, рис. 2б) [Голованов и др. 2017, 2018; Абрамова и др., 2021]. Крупные ЦП вида расположены преимущественно в больших районных центрах, через которые протекают небольшие реки, по берегам которых натурализуется вид, и только одна из них выявлена в Геопарке Янган-Тау в лесном овраге по берегу небольшого ручья (дериватное сообщество *Impatiens glandulifera* [*Arctio lappae*–*Artemisietalia vulgaris*]) (рис. 2в).

Основные популяционные характеристики (плотность и биомасса популяций) изучались в 22 ЦП (табл. 2). В результате проведённых исследований получены следующие данные: плотность ЦП *I. glandulifera* очень высокая – 18–79 особей на 1 м², при этом его биомасса составляет от 1 до 9 кг/м². Доля биомассы вида также высока и достигает от 49.7 до 99.0%, то есть он доминирует практически во всех обнаруженных локалитетах. Наиболее мощной является ЦП 22 (г. Давлеканово), произрастающая в сильно увлажнённом овраге, здесь выявлены максимальные значения надземной биомассы вида и её доли, а также

А



Б



В



Рис. 2. Сообщества с доминированием *I. glandulifera*: а) дериватное сообщество *Impatiens glandulifera* [*Arctio lappae–Artemisietalia vulgaris*]; б) ассоциация *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae*; в) дериватное сообщество *Impatiens glandulifera* [*Arctio lappae–Artemisietalia vulgaris*].

Таблица 2. Характеристика ценопопуляций *Impatiens glandulifera*

№	Число растений на 1 м ²	Надземная биомасса вида на 1 м ² , г	Общая надземная биомасса с 1 м ² , г	Доля участия вида в сообществе, %
1	—	—	—	—
2	28.4±2.49	7332.0±712.43	7620.0±691.62	96.2
3	31.2±2.59	4634.0±433.22	9086.0±825.11	51.0
4	—	—	—	—
5	46.8±5.20	4260.0±752.77	4940.0±669.18	86.2
6	72.4±10.30	4140.0±521.92	4284.0±545.18	96.6
7	45.6±5.21	4528.0±204.55	4720.0±184.85	95.9
8	18.4±3.54	5288.0±900.25	6180.0±809.59	85.6
9	78.8±10.07	3408.0±374.32	3636.0±403.12	93.7
10	72.0±14.03	3594.0±894.29	3826.0±887.42	93.9
11	51.2±5.09	7616.0±1453.97	8222.4±1381.15	92.6
12	63.2±13.83	7944.0±1147.04	8904.0±1008.20	89.2
13	48.8±5.43	969.0±155.74	1876.0±622.95	51.7
14	51.2±8.74	5148.0±478.30	5624.0±512.92	91.5
15	51.6±7.27	6860.0±899.21	7228.0±887.92	94.9
16	36.8±6.36	2552.0±152.47	3848.0±351.65	66.3
17	62.8±10.96	7146.0±1296.13	7422.0±1279.95	96.3
18	47.6±5.15	3614.0±344.22	3904.0±366.91	92.6
19	68.0±13.75	6800.0±1044.16	6868.00±1040.06	99.0
20	43.2±4.12	1548.0±201.69	3116.0±224.10	49.7
21	41.6±7.23	4996.0±413.21	5216.0±409.90	95.8
22	78.5±12.03	9278.0±1237.55	10064.0±1319.80	92.2
23	59.2±7.72	5768.0±1116.92	6436.0±1179.31	89.6
24	38.8±3.77	5814.0±818.64	6560.0±775.63	88.6
M	53.83	5063.55	5558.72	87.4

Примечание. Здесь и далее: 1–24 номера ценопопуляций, как в таблице 1. Жирным шрифтом выделены максимумы значений. M – среднее значение параметра по всем ЦП.

близкие к максимуму значения плотности ЦП.

По-видимому, здесь для вида складываются наиболее благоприятные по увлажнению и богатству почвы условия. Плотность особей максимальна в небольшой и молодой, произрастающей на более сухом склоне оврага, ЦП 9 (Абдулино) – 78.8 экз./м². Но значения биомассы в ней низкие, поскольку растения менее мощные из-за нехватки ресурсов и местообитание антропогенно нарушено. Плотность особей минимальна в крупной ЦП 8 (Большеустикинское) – 18.4 экз./м², расположенной в населённом пункте, по обочине улицы вдоль канавы, здесь растения расположены относительно редко, но они крупные, за счёт чего биомасса вида в ЦП выше средних значений.

Исследование морфометрических параметров особей *I. glandulifera* проводилось во всех 24 ЦП. Для оценки межпопуляционных различий по совокупности всех параметров растений был проведён 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 25.3 до 60.5%. В наибольшей степени на межпопуляционные различия оказывают влияние параметры: длина соцветия (60.5%), диаметр соцветия (53.3%).

Анализ степени варьирования морфометрических признаков (коэффициента вариации, C_v) по Г.Н. Зайцеву [1990] показал, что большинство параметров имеет нормальное варьирование (C_v – 15.2–37.1%), что свидетельствует о способности инвазионных видов к высокой адаптации к разным условиям местообитаний. Значительное варьирование отмечено для диаметра соцветия и числа цветков на растении (C_v – 52.0–58.4%), большое варьирование – для длины бокового побега и длины соцветия (C_v – 69.5–70.0%). Высокая изменчивость генеративных параметров указывает на реализацию тактики, направленной на размножение, и следовательно, на выживание однолетнего неофита *I. glandulifera*.

Таблица 3. Дисперсионный анализ межпопуляционных различий по морфометрическим параметрам *I. glandulifera*

ЦП	Средние значения морфопараметров												
	hs	ds	Nn	Nls	Lls	Nl	Ll	Sl	Li	Si	Nfl	Lfl	Sfl
1	164.3	16.1	7.9	6.1	33.7	14.4	11.8	5.6	33.1	21.8	101.7	3.3	2.3
2	190.3	19.4	6.9	8.1	52	20.8	16.5	5.7	78	49.8	86.7	3.6	2.8
3	172.3	19.4	8.2	12.3	17.6	24.2	19.7	6.2	43.9	13.3	63.2	3.7	3.3
4	198.7	21.7	8.5	14	22.7	24.6	21.5	6.2	55.4	16.3	109.2	4.1	3.7
5	169.4	15.9	8.6	10	12.5	23.1	18.6	5.2	27	15.1	57.3	4.1	4
6	134.6	16.6	5.8	9.5	11.2	15.5	14	5.8	18.2	13	42.5	4.1	3.7
7	189.1	17.9	5.7	7.9	13.5	17.7	15	6.1	25.8	15.7	42.1	4.1	3.8
8	140.8	18.5	5.8	10.8	14.7	14.3	12.8	5.4	21.7	16.6	55.3	3.9	3.5
9	141.1	15.6	5.6	8.6	10.3	15.9	14.5	5.6	20.1	15.9	57.5	3.8	3.2
10	159.5	13.9	7.1	11.3	20.1	21.1	16.7	7	42.8	20.1	79.4	3.5	3.6
11	174.1	18.7	8.3	16.9	32.7	18.2	16.5	7.2	53.8	19.2	103.8	3.8	3.8
12	182.2	18.4	6.4	10.2	37.8	15.5	19.1	6.2	52.9	16.4	64.2	3.8	3.1
13	154.3	15.5	6.9	9.5	14.1	16.3	13.6	5.4	14.2	13.2	40	4	3.5
14	188.2	18.2	6.2	10.3	22.9	15.9	14.4	5.4	21.2	18.5	61.4	4	3.4
15	196.6	20.7	7	10.4	36.2	15.6	15.7	6.7	22.7	20	60.6	4.7	4.5
16	140.9	16.1	5.4	9.3	14.6	15.2	12.7	6	15.3	13.1	45.4	4.2	4
17	178.4	16.9	6.4	11.9	30.8	18.4	16.8	6.5	75.4	19.2	108.6	3.3	3.2
18	147.3	12.2	9	14.1	19.5	19.6	16.6	6.3	19	19.7	59.5	3.4	3.1
19	189.4	20.1	7.8	9.1	26.8	16	18.1	7.7	41	13.8	70.9	3.2	2.8
20	144.5	9.8	6.4	8.4	8.4	14.8	9.7	4.2	20.2	11.6	32.8	3.5	2.4
21	177.3	16.6	7	12.6	17.9	19	17.2	6.5	58.9	17.5	104.3	3.4	3.1
22	237.4	24	9.3	14	29	23	23.4	7.3	24.4	20.1	98.9	3.7	3.3
23	156.1	15.3	7.3	12.9	23.7	18.3	15	6.5	51.3	17.7	91.7	3.8	3.6
24	185.7	22.9	7.8	10	22.4	17.6	22.9	7.8	26.6	20.2	97.4	3.3	3
M	171.4	17.5	7.1	10.8	22.7	18.2	16.4	6.2	36	18.3	72.2	3.8	3.4
η^2	0.472	0.350	0.465	0.349	0.416	0.253	0.414	0.340	0.533	0.605	0.309	0.344	0.443

Примечание: 1–24 – номера ЦП. Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров: hs – высота побега, см; ds – диаметр побега, см; Nn – число узлов, шт.; Nls – число боковых побегов, шт.; Lls – длина бокового побега, см; Nl – число листьев на стебле, шт.; Ll – длина листа, см; Sl – ширина листа, см; Li – длина соцветия, см; Si – ширина соцветия, см; Nfl – число цветков, шт.; Lfl – длина цветка, см; Sfl – ширина цветка, см; M – среднее значение параметра по всем ЦП; η^2 – уровень факторизации, все значения достоверны при $p < 0.001$.

Результаты кластерного анализа выборок *I. glandulifera* показаны на рисунке 3. При использовании метода одиночной связи исследуемые популяции разделились на несколько кластеров, различающихся по габитусу растений. Отдельно от основного массива популяций отстоят в левой части дендрограммы три ЦП: это ЦП 22 (Давлеканово), 2 (Калтасы) и 24 (Новоадзитарово), в которых растения более мощные, у них отмечены максимальные показатели по большинству морфометрических параметров. Данные ЦП произрастают в увлажнённых оврагах, кроме ЦП 2 (Калтасы) – она расположена на берегу небольшого ручья.

Далее ЦП разбились на два крупных кластера и отдельно стоящую ЦП 1 (Нефтекамск), произрастающую на берегу ручья, для неё характерны минимальные показатели по многим параметрам, как и для кластера в центре дендрограммы. Оставшееся большинство ЦП в правой части дендрограммы объединены в крупный кластер, где представлены особи со средними морфометрическими значениями.

Проведённый дискриминантный анализ по совокупности морфометрических признаков особей всех ценопопуляций *I. glandulifera* показал, что значения λ Уилкса очень низкие

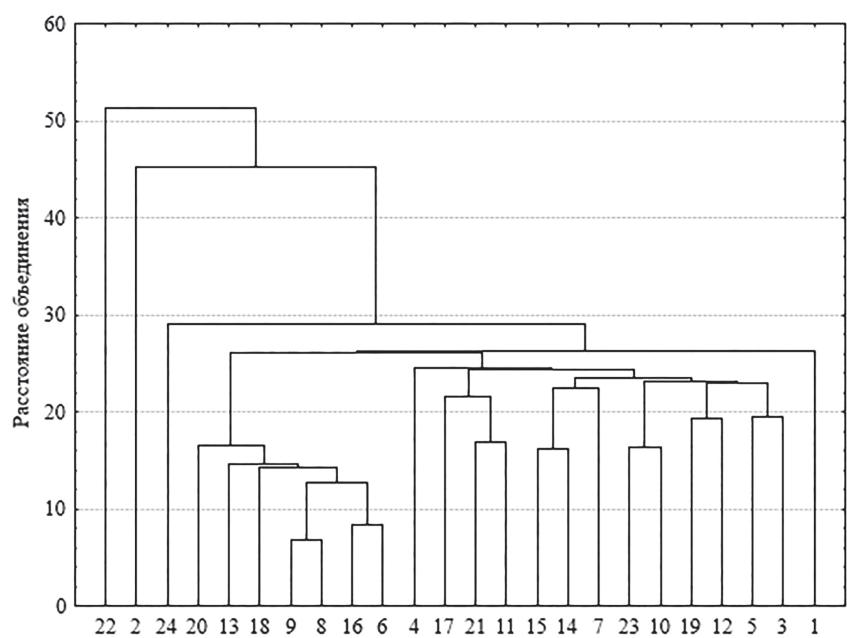


Рис. 3. Дендрограмма различий выборок *I. glandulifera* по средневыборочным значениям морфометрических параметров.

(0.004–0.008, при $p < 0.001$), что указывает на высокую общую статистическую достоверность полученных результатов. Максимальный вклад в разделение групп вносят параметры: диаметр соцветия ($F = 33.006$), длина соцветия ($F = 19.295$); минимальный – число листьев ($F = 6.177$) и число цветков

на растении ($F = 6.965$). Также оценена фенотипическая дистанция между объектами или расстояние Махalanобиса. В целом, во всех ЦП особи имеют высокое морфоструктурное разнообразие, наибольшее наблюдается в ЦП 2 – 16 и 2 – 22 (80.63–80.55), наименьшее – между ЦП 6 – 8 – 9 – 13 (1.98–3.60).

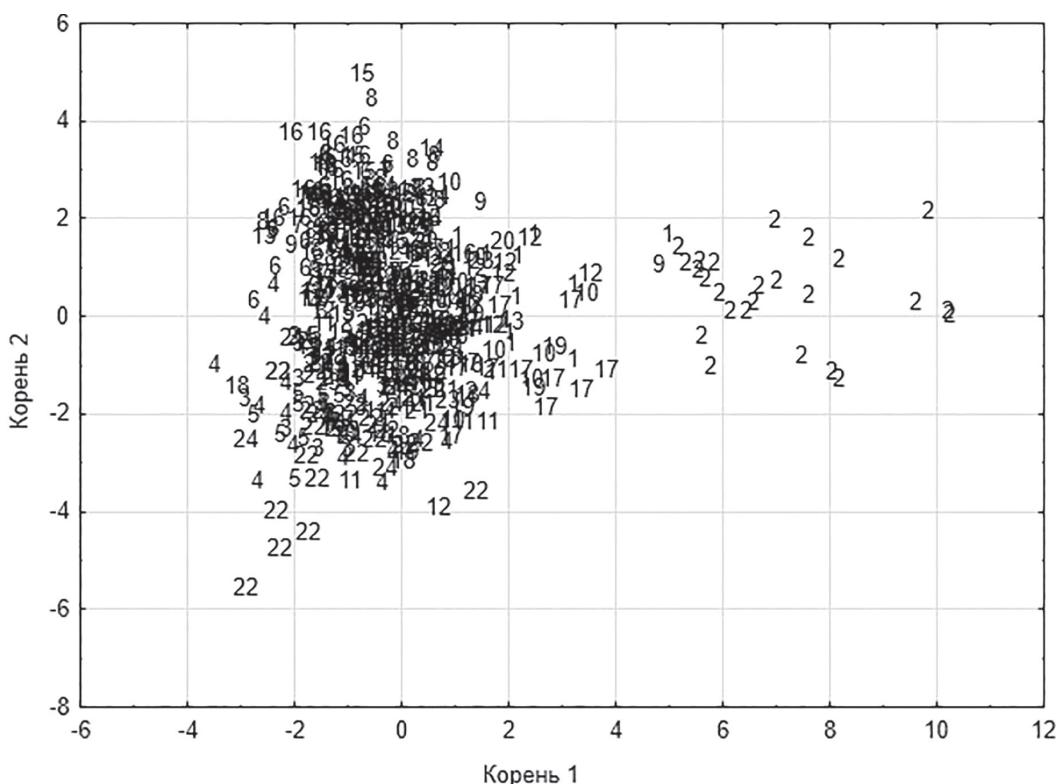


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *I. glandulifera* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней.

На рисунке 4 представлена визуализация дискриминантной модели изучаемых ЦП *I. glandulifera* в пространстве первого и второго канонических корней. Можно видеть, что наиболее отлична от всего массива данных ЦП 2 и частично ЦП 22; в этих ЦП отмечены максимальные значения по отдельным параметрам, таким как: длина бокового побега, длина и диаметр соцветия в ЦП 2, высота растений, диаметр побега, длина листа и число междуузлий в ЦП 22. 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 ними. Это свидетельствует о том, что изучаемый вид крайне адаптивен к различным экологическим условиям, будь то антропогенные или естественные местообитания.

Обсуждение

В результате проведённых исследований выявлено современное распространение *I. glandulifera* в РБ и проведено обследование 24 ценопопуляций вида в бореальной, неморальной, лесостепной и степной зонах Предуралья РБ. Вид, в основном, приурочен к бореальной и неморальной зонам Предуралья республики с достаточным уровнем атмосферных осадков. Избегает более засушливые районы, практически не отмечаясь в степной зоне. Так в Чёрной книге Республики Башкортостан [Абрамова и др., 2021] всего приводится 57 локалитетов вида, из них лишь в трёх он отмечается для степной зоны.

Одичавшие растения недотроги находили с 1980-х гг. в г. Уфе в оврагах и вдоль ручьёв и небольших речек [Абрамова и др., 2021], но фактически расселение вида началось уже в первые годы XXI в. За последние 20 лет он довольно широко расселился по территории РБ и встречается преимущественно в крупных населённых пунктах северо-востока, северо-запада и запада республики, в увлажнённых, эвтрофных и теневых местообитаниях, как антропогенно нарушенных, так и мало нарушенных человеком. Основной вектор инвазии – культивирование *I. glandulifera* са-

доводами-любителями, поэтому её расселение часто начинается вокруг садоводческих товариществ и частных участков в городах и районах Предуралья – Уфе, Бирске, Нефтекамске, Янауле, Калтасах, Бураево и др. (см. рис. 1).

В пределах РБ вид формирует монодоминантные сообщества. При вселении в нарушенные рудеральные эвтрофные местообитания (овраги, свалки мусора, окраины огородов и пр.) образует дериватное сообщество *Impatiens glandulifera* [*Arctio lappa*–*Artemisietalia vulgaris*]. В таких ценозах вид встречается совместно с такими высокорослыми рудеральными растениями как: *Arctium tomentosum*, *Leonurus quinquelobatus*, *Utica dioica* и др. В малонарушенных ценозах по берегам водоёмов *I. glandulifera* формирует ассоциацию *Calystegio sepium*–*Impatientetum glanduliferae* класса *Epilobietea angustifoliae*. Для подобных сообществ характерно присутствие влаголюбивых видов растений: *Calystegia sepium*, *Mentha longifolia*, *M. arvensis*, *Typha latifolia*, *Phragmites australis* и др. Таким образом, успеху инвазии вида способствует его высокая конкурентоспособность с высокорослыми местными травами.

Плотность растений *I. glandulifera* в разных ЦП составляет от 18 до 79 экз./м² (в среднем – 58.8 экз./м²) Надземная биомасса вида с 1 м² может достигать 9 кг (в среднем – 5.1 кг). Доля биомассы вида в ценозах колеблется от 49.7 до 99.0%, то есть вид доминирует в большинстве сообществ. Высокие плотность и биомасса вида в сообществах подтверждают конкурентные преимущества *I. glandulifera* перед местными видами растений, что приводит к изменению структуры фитоценозов. Отмечена хорошая адаптация вида к разным условиям произрастания в новых местообитаниях, то есть его широкая толерантность к факторам абиотической среды, но наиболее благоприятны для него влажные, богатые и достаточно освещённые местообитания.

Нами замечено также, что в небольших, молодых и недавно образовавшихся очагах инвазии часто наблюдается достаточно высокая плотность растений со средними или низкими значениями морфометрических показателей, в то время как в уже устоявшихся ЦП

вида плотность снижается, при этом габитус и биомасса растений значительно выше. В результате анализа литературных данных установлено, что растения на изучаемой территории имеют схожие морфометрические параметры с аналогичными исследованиями других авторов. Так, например, в литературных источниках высота растения варьирует в разных регионах от 25 см до 3 м [Меньшакова, 2011; Čuda et al., 2017; Эбель и др., 2021]. Ранняя фаза распространения вида начинается с выращивания на садовых участках в качестве декоративного растения; затем образующиеся садовые отходы выбрасываются за границу садового участка, и нередко – в пойму рек и ручьёв, протекающих по краю сада или огорода; после чего начинается следующая фаза – перемещение семян по течению водных потоков и расселение вида вдоль русла рек. Ещё одной особенностью вида является лёгкое образование придаточных корней в узлах, что позволяет виду в условиях хорошей увлажнённости и эвтрофности почв иметь дополнительные преимущества быстрого укоренения в случае полегания или обламывания довольно хрупких стеблей, особенно в молодом возрасте.

Высокая продукция семян – по разным данным от 2.5 тыс. до 5–6 и даже до 30 тыс. шт. и более на 1 растение [Beerling, Perrins, 1993; Čuda et al., 2020; Greenwood et al., 2020], активный разброс семян (до 5–7 м от материнского растения) из зрелых коробочек – автохория, в совокупности с переносом семян водными потоками – гидрохория, а также неконтролируемая интродукция вида в городских и сельских населённых пунктах, несомненно, будет способствовать тому, что число локалитетов *I. glandulifera* на Южном Урале в ближайшие годы ещё увеличится. Расселению вида способствует хорошая нектаропродуктивность вида и разнообразный комплекс опылителей [Конусова и др., 2016]. Аналогичные процессы расширения вторичного ареала отмечены и другими авторами для Средней России [Виноградова и др., 2010], юга Сибири [Чёрная книга..., 2016] и в других регионах. Поэтому необходим дальнейший мониторинг уже образовавшихся и поиск новых локалитетов вида, особенно в

окрестностях крупных садоводческих кооперативов вокруг городов и крупных населённых пунктов РБ.

Заключение

Impatiens glandulifera активно расселяется по населённым пунктам в пределах boreальної, неморальной и лесостепной зон Превуралья РБ в условиях достаточного уровня атмосферных осадков, избегая засушливые территории. Основным агентом расселения вида является человек, выращивающий его в качестве декоративного растения, в регионе вид является традиционным интродуцентом, выращиваемым на приусадебных участках, особенно активно с начала XXI в.

Impatiens glandulifera образует два типа ценозов: ассоциацию *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae* и дериватное сообщество *Impatiens glandulifera* [*Arctio lappa–Artemisietalia vulgaris*], различающихся локальным характером увлажнения и нарушения местообитаний.

Высокие плотность и биомасса вида в сообществах подтверждают конкурентные преимущества *I. glandulifera* перед местными видами растений, что приводит к изменению структуры фитоценозов и монодоминированию вида.

Высокие показатели семенной продуктивности и особенности биологии (плавучесть семян, способность укореняться отдельными фрагментами стебля и др.) способствуют хорошей адаптации вида в новых для него условиях.

В дальнейшем, велика вероятность расселения *I. glandulifera* в малонарушенных, а также естественных местообитаниях по берегам водоёмов Республики. Необходим дальнейший мониторинг уже образовавшихся и поиск новых локалитетов вида, особенно в окрестностях крупных садоводческих кооперативов вокруг городов и крупных населённых пунктов РБ.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, вос-

производства, 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., Голованов Я.М. Инвазивные виды Республики Башкортостан: «чёрный список», библиография // Известия Уфимского научного центра РАН. 2016. № 2. С. 54–61.
- 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., Крюкова А.В., Нурмиева С.В., Рогожникова Д.Р. Инвазионный вид *Impatiens glandulifera* Royle на Северо-Востоке Башкортостана // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2020. № 4 (36). С. 1–11.
- Борисова С.Д., Каурова З.Г. Изучение биоморфологических и популяционных особенностей *Impatiens glandulifera* Royle при расселении на новых территориях Калининского района Тверской области // Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны. Мат. международной науч. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных. 2019. С. 29–31.
- Виноградова Ю.К. Микроэволюция недотроги желёзконосной (*Impatiens glandulifera* Royle) в процессе формирования вторичного ареала // Бюллетень Главного ботанического сада. 2008. № 194. С. 3–18.
- 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.
- Голованов Я.М., Петров С.С., Абрамова Л.М. Флора и растительность города Стерлитамака: современное состояние и особенности рационального использования. Уфа: Мир печати, 2017. 312 с.
- Голованов Я.М., Рябова Т.Г., Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р. Сообщества с инвазионными видами растений в городе Бирске (Республика Башкортостан) // Вестник Воронежского гос. университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2018. № 1. С. 73–80.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Труды Центрально-Чернозёмного гос. заповедника им. проф. В.В. Алёхина. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Ч. 1. Вып. 7. 512 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
- Конусова О.Л., Михайлова С.И., Прокопьев А.С. Антофильный комплекс чужеродного растения недотроги желёзконосной *Impatiens glandulifera* Royle (Magnoliopsida: Balsaminaceae) на территории г. Томска // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9, № 2. С. 60–71.
- Кулаичев А.П. Методы и средства анализа данных в среде Windows. STADIA 6.0. М.: Информатика и компьютеры, 1996. 257 с.
- Меньшакова М.Ю. Вариабельность морфологической структуры *Impatiens glandulifera* Royle в различных климатических условиях // Естественные и технические науки. 2011. № 4 (54). С. 149–151.
- Михайлова С.И., Конусова О.Л., Кривошеин Э.И. Биологические особенности и опылители *Impatiens glandulifera* Royle в условиях города Томска // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья. Материалы IV Междунар. науч. конф. Ижевск, 2012. С. 143–145.
- 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.
- Прохоров В.Н., Карасёва Е.Н., Сак М.М., Бабков А.В. Изучение влияния аллелопатических свойств близкородственных видов растений из рода недотрога (*Impatiens* L.) на их инвазионный потенциал // Сб.: Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микробиоты. Материалы IV Междунар. научно-практич. конф., приуроченной к 100-летию кафедры ботаники. Минск, 2021. С. 182–186.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 3. С. 62–71.
- Третьякова А.С. Закономерности распределения чужеродных растений в антропогенных местообитаниях Свердловской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 117–128.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: Учебник. 3-е изд. М.: ООО «Бином-Пресс», 2008. 512 с.
- Чёрная книга флоры Сибири / Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О. и др. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

- Шуйская Е.А., Антипина Г.С. Семенная продуктивность и стратегия инвазионного вида недотроги железистой (*Impatiens glandulifera* Royle) в Карелии // Естественные и технические науки. 2009. № 2 (40). С. 97–98.
- Эбель А.Л., Михайлова С.И., Верхозина А.В., Зыкова Е.Ю., Шереметова С.А., Адамовский В. Распространение *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) в Сибири // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов. Мат. докладов VI Междунар. конф. Кемерово, 2021. С. 109–112.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анколович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терёхина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюллетень Главного ботанического сада. 2014. № 1 (200). С. 52–62.
- Abramova L.M. Expansion of Invasive Alien Plant Species in the Republic of Bashkortostan, the South Urals: Analysis of Causes and Ecological Consequences // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43. No. 5. P. 352–357. DOI: 10.1134/S1067413612050037
- Abramova L.M., Golovanov Ya.M. Invasions of Alien Plant Species in the South Urals: Current State of the Problem // The Fourth International Scientific Conference Ecology and Geography of Plants and Plant Communities. KnE Life Sciences. 2018. P. 1–9. DOI: 10.18502/kls.v4i7.3213
- Andrews M., Maule H.G., Mistry A., Raven J.A. Extension Growth of *Impatiens glandulifera* at Low Irradiance: Importance of Nitrate and Potassium Accumulation // Annals of Botany. 2005. Vol. 95. No. 4. P. 641–648. DOI: 10.1093/aob/mci059.
- Beerling D.J., Perrins J.M. *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.) // Journal of Ecology (Oxford). 1993. No. 81(2). P. 367–382.
- Bieberich J., Feldhaar H., Lauerer M. Micro-habitat and season dependent impact of the invasive *Impatiens glandulifera* on native vegetation // NeoBiota. 2020. No. 57. P. 109–131 DOI: 10.3897/neobiota.57.51331
- Coakley S., Petti C. Impacts of the invasive *Impatiens glandulifera*: lessons learned from one of Europe's top invasive species // Biology. 2021. Vol. 10. No. 7. P. 1–14. DOI: 10.3390/biology10070619
- Cockel C.P., Gurnell A.M., Gurnell J. Consequences of the physical management of an invasive alien plant for riparian plant species richness and diversity. River Research and Applications // River Research and Applications. 2014. No. 30 (2). P. 217–229. DOI: 10.1002/rra.2633
- Čuda J., Skalova H., Pyšek P. Spread of *Impatiens glandulifera* from riparian habitats to forests and its associated impacts: insights from a new invasion // Weed Research. 2020. No. 60. P. 8–15. DOI: 10.1111/wre.12400
- Čuda J., Vítková M., Albrechtová M., Guo W.-Y., Pyšek P., Barney J.N. Invasive herb *Impatiens glandulifera* has minimal impact on multiple components of temperate forest ecosystem function // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. No. 10. P. 3051–3066. DOI: 10.1007/s10530-017-1508-z
- Greenwood P., Gange A.C., Kuhn N.J. Evidence of sedimentation inequality along riparian areas colonised by *Impatiens glandulifera* (Himalayan balsam) // Weed Research. 2020. No. 60. P. 26–36. DOI: 10.1111/wre.12397
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biological Conservation. 2006. No. 132. P. 143–152. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.03.025
- Hulme P.E. Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. // In: Hester R., Harrison R.M. (eds). Biodiversity under threat. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007. No. 25. P. 96–103.
- Hulme P., Bremner E. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal // Journal of Applied Ecology. 2006. No. 43. P. 43–50. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01102.x
- 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. Vol. 80. Issue 2. P. 101–149.
- Najberek K., Olejniczak P., Solarz W., Berent K., Gąsienica-Staszeczek M. The ability of seeds to float with water currents contributes to the invasion success of *Impatiens balfourii* and *I. glandulifera* // Journal of Plant Research. 2020. Vol. 133. No. 5. P. 649–664. DOI: 10.1007/s10265-020-01212-0
- Pattison Z., Vallejo-Marin M., Willby N. Riverbanks as battlegrounds: why does the abundance of native and invasive plants vary // Ecosystems. 2019. No. 22. P. 578–586. DOI: 10.1007/s10021-018-0288-3
- Pyšek P., Hulme P., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T., Carlton J., Dawson W., Essl F., Foxcroft L., Genovesi P., Jeschke J., Kühn I., Liebhold A., Mandrak N., Meyerson L., Pauchard A., Pergl J., Roy H., Seebens H., Richardson D. Scientists' warning on invasive alien species // Biological Reviews. 2020. No. 95. P. 1511–1534. DOI: 10.1111/brv.12627
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kref T.H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J. et al. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // Preslia. 2017. Vol. 89. P. 203–274. DOI: 10.23855/preslia.2017.203
- Richardson D.M., Pyšek P., Reymann M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concept and definitions // Diversity and distribution. 2000. No. 6. P. 93–107.
- Tanner R.A., Gange A.C. The impact of two non-native plant species on native flora performance: potential implications for habitat restoration // Plant Ecology. 2013. No. 214. P. 423–432. DOI: 10.1007/s11258-013-0179-9
- Tanner R.A., Gange A.C. Himalayan balsam, *Impatiens glandulifera*: its ecology, invasion and management // European Weed Research Society. 2020. No. 60. P. 4–7. DOI: 10.1111/wre.12401

Tanner R.A., Shaw R., Murphy S.T., Jin L., Gange A.C.
An ecological comparison of *Impatiens glandulifera*
Royle in the native and introduced range // Plant Ecology. 2014. Vol. 215. No. 8. P. 833–843. DOI: 10.1007/
s11258-014-0335-x.

Walker N.F., Hulme P.E., Hoelzel A.R. Population genetics
of an invasive riparian species, *Impatiens glandulifera* //
Plant Ecology. 2009. Vol. 203. No. 2. P. 243–252. DOI:
10.1007/s11258-008-9540-9.

TO THE BIOLOGY OF INVASIVE SPECIES OF *IMPATIENS GLANDULIFERA ROYLE. (BALSAMINACEAE)* IN BASHKORTOSTAN REPUBLIC

© 2023 Abramova L.M.^{a,*}, Rogozhnikova D.R.^a, Golovanov Y.M.^a, Mustafina A.N.^a,
Kryukova A.V.^a, Nurmieva S.V.^b

^aSouth-Ural Botanical Garden-Institute – Sub-division of the Ufa Federal Research Centre of the RAS, Ufa, 450080,
Russian Federation;

^bKumertau branch of FSBEI HE Orenburg State University, Kumertau, 453300, Russian Federation;
e-mail: *abramova.lm@mail.ru

Morphometric parameters and population characteristics of the invasive species *Impatiens glandulifera* in the Southern Ural Range (Republic of Bashkortostan) are analyzed. Twenty four localities of invasion in 20 districts of the Cis-Urals were examined. The density of the species in communities is 18–79 individuals per 1 m²; its biomass ranges from 1 to 9 kg/m². The biomass share of the species reaches from 49.7 to 99.0%, i.e. this species dominates in all localities. It is established that the maximum values of morphometric parameters are characteristic of populations growing in conditions more favorable in terms of moisture availability and richness of soils, with a slight anthropogenic impact. Minimal ones are observed under conditions of a stronger anthropogenic impact (recreational load, trampling, landfills). The good adaptation of the species to different growing conditions in new habitats and the competitive advantages of *I. glandulifera* over local plant species were noted. There is a high probability of further settlement of the species in slightly disturbed, as well as in natural habitats along the shores of the reservoirs of the republic.

Keywords: *Impatiens glandulifera* Royle, invasive species, population, morphometric parameters, variation.

ОБЫКНОВЕННЫЙ РЫБЕЦ *VIMBA VIMBA* (CYPRINIDAE) – ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД В БАССЕЙНЕ РЕКИ УРАЛ

© 2023 Болдырев В.С.^{a,*}, Яковлев С.В.^{b,**}, Випхло Е.В.^{a,***}

^a Волгоградский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Волгоград, 400001, Россия

^b Нижневолжский филиал ФГБУ «Главрыбвод», Волгоград, 400050, Россия
e-mail: *neogobius@yahoo.com, **jack_sv@mail.ru, ***viphloeka@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.12.2022. После доработки 27.04.2023. Принята к публикации 23.05.2023

В работе приводятся сведения о присутствии обыкновенного рыбца (*Vimba vimba*), одним из отличительных признаков которого от аборигенного каспийского (*V. persa*) является большее количество чешуй в боковой линии, в среднем течении р. Урал. Этот вид в конце 1980-х гг. был интродуцирован из Донского в Волжский бассейн. Успешно натурализовавшись в Волгоградском водохранилище, в последующий период он расселился на незарегулированном участке Нижней Волги, Северном и, по-видимому, Среднем Каспии, а также сформировал устойчивую жилую популяцию в бассейне р. Урал.

Ключевые слова: обыкновенный рыбец, *Vimba vimba*, интродуцент, саморасселение, натурализация, жилая форма, бассейн реки Урал.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-16-22

Введение

В настоящее время проблема биологических инвазий чужеродных организмов стала одной из ключевых в исследованиях различных экосистем [Strayer, 2010]. Изучение видов в новых условиях помогает понять их адаптивные возможности [Карпович, 1975; Мамилов и др., 2021].

Таксономическая структура рода *Vimba* дискуссионна [Берг, 1949; Биология..., 1970; Kottelat, Freyhof, 2007; Рыбы..., 2010; Богуцкая и др., 2013 и др.]. Некоторые авторы на основании морфологических отличий рассматривают представителей этого рода, обитающих в бассейнах с одной стороны Каспийского, а с другой Азовского, Чёрного, Мраморного и Балтийского морей, в составе подвидов. Молекулярно-генетические данные дают основание для придания этим таксонам видового статуса – каспийский *Vimba persa* (Pallas, 1814) и обыкновенный *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) рыбцы [Hänfling et al., 2009].

В 1988–1990 гг. из Донского бассейна в Волгоградское водохранилище (вдхр.) был вселён обыкновенный рыбец, где произошла его успешная натурализация, а быстрый рост численности позволил с 2009 г. начать промышленное освоение запасов [Ермолин,

Белянин, 2009]. Уже в 1990-е гг. этот вид, преодолевший Волгоградскую плотину, стали отмечать на незарегулированном участке Нижней Волги, где также были установлены факты его успешного размножения. Трансформация сезонной динамики подходов производителей обыкновенного рыбца в нижний бьеф гидроузла в 2010-е гг. свидетельствовала о постепенном распространении его вниз по течению [Болдырев, 2020]. Отсутствие промысла в последние десятилетия на незарегулированном участке р. Волга выше дельты, судя по регулярно отмечаемым в 2010–2020-е гг. крупным особям массой до 1.45 кг (11-годовалая самка стандартной длиной 41,5 см) в научно-исследовательских и любительских уловах, способствует накоплению поколений и формированию сложной возрастной структуры вида. Это свидетельствует о благоприятных условиях обитания нижневолжской популяции обыкновенного рыбца и её многолетней стабильности [Болдырев, 2020].

Имеются данные о росте численности рыбца (*Vimba sp.*) в 2000-е гг. в низовьях Волги и Урала, а также смежном с их дельтами участке Северного Каспия [Позняк, 2009; Супыгалиева, 2022]. Видимо, тогда же произошло и заселение им нижнего и среднего течения р.

Урал. Уже в 2015 г. особи, идентифицированные без анализа диагностических признаков как каспийский рыбец [Давыгога, 2015], среди которых присутствовали производители в брачной окраске, были отмечены в 1.5 тыс. км от устья реки в его притоке р. Буртя (Уртабуртя) в границах Оренбургской области.

Цель работы – уточнение таксономического статуса рыбца в Уральском бассейне, характеристика его современного распространения и некоторых биологических особенностей.

Материал и методика

Материал был собран в июле и сентябре 2022 г. на российском участке р. Урал и его притоках. В качестве орудия лова использовали 6-метровый мальковый невод, изготовленный из дели с ячейёй 4 мм и снабжённый кутцом с вставкой из мельничного газа. Облавливали прибрежные участки с глубинами до 1.5 м. На каждой станции определяли площадь обмёта неводом. Всего учёт проводили в 106 локалитетах (рис.), на 12 из которых

дважды в разные сезоны. На каждой делалось от 1 до 4 притонений волокушки, по возможности, в разных биотопах. Общая площадь облова составила 1.1 га. Рыбу в уловах разбирали по видовому, количественному и размерному составу. Всего промерено 250 экз. молоди рыбца. За стандартную длину тела (SL) принимали расстояние от вершины рыла до конца гипурального комплекса. Кроме этого, в сентябре в районе с. Красный Яр Илекского района Оренбургской области из сетных уловов были получены 36 экз. этого вида SL 167–212 мм. В качестве дополнительных привлечены опросные материалы рыбаков-любителей и представителей органов рыбоохраны.

Возраст у молоди определяли по чешуе, у взрослых особей рыбца – по спилам грудных плавников. При подсчёте чешуй в боковой линии учитывалось их общее число, включая единичные непрободённые и заходящие на основания лучей хвостового плавника. Для оценки достоверности различий количества чешуй в боковой линии у каспийского рыбца

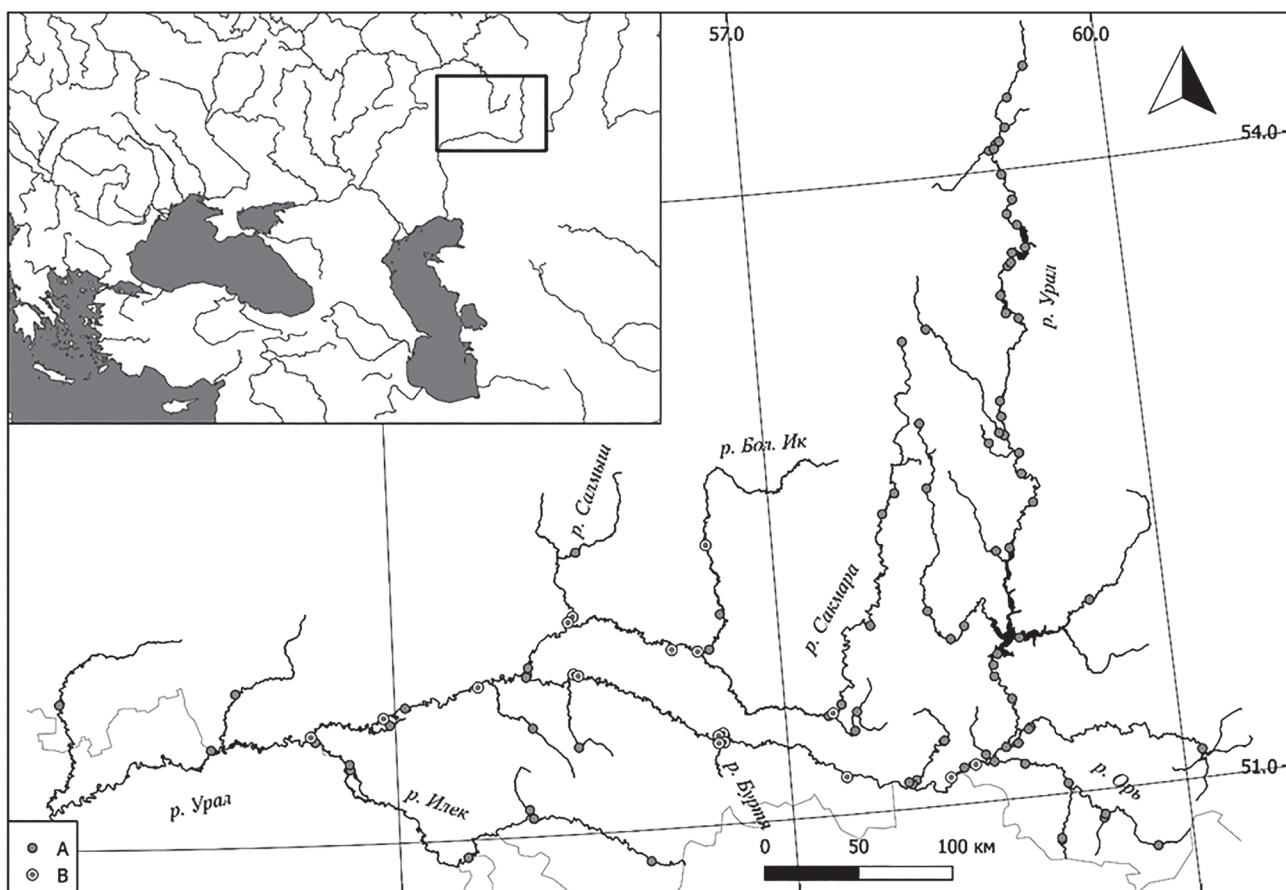


Рис. Точки сбора материала (А) и места обнаружения молоди рыбца (В) на российском участке р. Урал

и рыбца из Уральского бассейна применяли критерий Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

За период работ было учтено 73 тыс. экз. 29 видов рыб, из которых 7 тыс. составляли сеголетки и двухлетки рыбца. Его молодь была отмечена на 9 локалитетах 900-километрового руслового участка среднего течения р. Урал между устьями рек Илек и Орь, на уральских притоках р. Уртабуртя (1 локалитет), р. Сакмары (4), в бассейне последней на реках Салмыш (1) и Большой Ик (1), а также в пойменном озере у с. Алабайтал (1), соединяющемся с Уралом протокой (рис.). В июле в уловах малькового невода присутствовали только двухлетки SL 35–67 мм, а в сентябре, помимо них (SL 42–81 мм), и сеголетки SL 16–38 мм. Концентрация последних в местах поимок составила 0.1–26.6 (в среднем 4.1) экз./м², двухлеток в июле – 0.04–0.7 (0.3), в сентябре – 0.01–0.1 (0.04) экз./м². В сетном улове у с. Красный Яр присутствовали особи двух возрастных групп: трёхлетки (2+) SL 167–201 (в среднем 185) мм и четырёхлетки (3+) – 185–212 (200) мм. По опросным сведениям, рыбец в среднем течении р. Урал стал появляться в начале 2010-х гг. и с тех пор происходит непрерывный рост его численности на этом участке. Разноразмерные особи, включая производителей, встречаются здесь круглый год. Максимальная масса отмечаемых рыб достигает 1.2 кг.

У рыбца, как и у других проходных карповых видов родов *Alburnus* и *Rutilus*, сеголетки несколько месяцев после выклева держатся в районе нерестилищ. Обычно в осенне-зимний и ранневесенний периоды происходит перераспределение молоди: у мигрантных форм она скатывается до стоячего опорного водоёма (морской лиман, водохранилище, озеро), у речных резидентных – на смежный участок водотока [Суханова, 1959; Болдырев и др., 2022]. Июльская съёмка выявила двухлеток рыбца в р. Урал только ниже устья р. Сакмары и в низовье этого крупнейшего уральского притока. В сентябре же сеголетки широко отмечались как в самом Урале между устьями рек Илек и Орь, так и в бассейне р. Сакмары, что свидетельствует об успеш-

ности его нереста на всём этом участке в 2022 г. Двухлетки в осенний период в уловах волокуши присутствовали единично.

Каспийский рыбец раньше в р. Урал не отмечался [Шапошникова, 1964; Чибилёв, Дебело, 2009]. Этот проходной вид в море обитает преимущественно у западного и южного побережий. На нерест заходит в дагестанские, азербайджанские и иранские реки от Кумы и Терека до Горганского залива. В р. Волга, где его нерестовые миграции ограничены дельтой, идёт в очень небольшом количестве [Берг, 1949]. Каспийского рыбца характеризует отсутствие жилых форм в пресноводных водоёмах [Демин, 1962; Кулиев, 1988; Jouladeh-Roudbar et al., 2020], пластичность в выборе нерестового субстрата (каменистый, растительный) [Берлянд, 1953; Абдурахманов, 1962; Бархалов, 2014] и небольшие размеры. Темп роста каспийского рыбца сравнительно низкий, а масса самых крупных особей составляет около 0.4 кг [Биология..., 1970; Гаджиев и др., 2003; Chaichi et al., 2011; Rahmani et al., 2011].

Обыкновенный рыбец, в отличие от каспийского, широко представлен в ареале, наряду с проходными, полупроходными, жилыми речными и озёрными формами [Биология..., 1970]. Известно много примеров успешного формирования водохранилищных популяций этого вида, у которых разновозрастные особи нагуливаются в этих крупных искусственных водоёмах, а на нерест производители поднимаются в водотоки. В условиях зарегулированного стока крупных рек известны примеры формирования небольших изолированных популяций обыкновенного рыбца, существующих в строго лотических условиях [Freyhof, 1999; Lusk et al., 2005; Сарычев, 2007; Быков, 2018]. Этот вид является литофилом. Масса крупных особей проходных и некоторых жилых форм, характеризующихся высоким темпом роста, превышает 1 кг.

Азово-черноморские и каспийские рыбцы имеют морфологические отличия. В частности, у последнего более крупная чешуя. Количество чешуй в боковой линии у рыбца из р. Урал по нашим материалам (53–60 (56.0 ± 1.5)) статистически значимо (критерий

Таблица. Распределение частот числа чешуй боковой линии в разных выборках обыкновенного и каспийского рыбцов

Бассейн	Вид	Водоём / Участок (год сбора)	Количество чешуй в боковой линии												Источник								
			46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	
Азовско-Черноморский и Балтийский	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Биология..., 1970	
Черноморский	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Богуцкая и др., 2013	
Азовский	Обыкновенный рыбец	Нижнее течение р. Дон участки Раздorskой (2022) Цимлянское водохранилище (2012)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Мовчан, Смирнов, 1983	
		Волгоградское водохранилище (2019)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	наши данные	
		р. Волга у г. Волгоград (2011)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Болдырев, 2020	
		Среднее течение р. Урал (2022)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	наши данные	
		Дельта р. Волги (2013)	1	1	2	16	15	7	5	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Болдырев, 2020	
		Северный Каспий (2008)	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Болдырев, 2020
		Средний и Южный Каспий	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Красная..., 2013
		Южный Каспий	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Абдурахманов, 1962
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	Болудская и др., 2013

Примечание: варианты, отмечаемые в целом (●) и наиболее часто (●●).

Стьюдента, $p < 0.001$) отличается от выборки каспийского рыбца в 2013 г. из дельты Волги ($48\text{--}53 (50.7 \pm 1.3)$) [Болдырев, 2020]. Это приводит к выводу, судя по диапазону изменчивости этого признака, согласно данным разных авторов (табл.), что в р. Урал обитает обыкновенный рыбец. Наиболее вероятный путь его появления здесь связан с вселением вида в Волгоградское вдхр. и последующим распространением и натурализацией на незарегулированном участке Нижней Волги и Северном Каспии. В таком случае расстояние в ~ 2500 км он преодолел, с момента вселения в Волжский бассейн до натурализации в среднем течении р. Урал, за ~ 30 лет. При этом скорость (~ 80 км/год) превосходит темпы расселения большинства других видов рыб, демонстрирующих расширение ареала в Понто-Каспийском бассейне в XX–XXI вв. [Semenchenko et al., 2011; Слынько, Терещенко, 2014]. Другим возможным коридором инвазии может служить прямая интродукция рыбца в р. Урал из Волжского бассейна. Для установления более достоверного источника и вероятного пути расселения требуется привлечение популяционно-генетических методов анализа.

Значительная концентрация обыкновенного рыбца на обследованном участке реки в настоящее время, по-видимому, обусловлена фазой вспышки численности чужеродного вида в новоприобретённом ареале [Карпевич, 1975] и со временем должна будет закономерно стабилизироваться на более низких показателях. Наряду с положительным эффектом для промышенного и любительского рыболовства от появления в ихтиофауне реки нового ценного объекта, присутствие этого вида может привести к ухудшению условий питания, в силу бедности донной кормовой фауны беспозвоночных р. Урал [Шапошникова, 1964; Чибилёв, Дебело, 2009], для нативных бентосоядных видов рыб.

К началу 2000-х гг. констатировалось по-всеместное снижение запасов аборигенного каспийского вида [Кулиев, 2002; Богуцкая и др., 2013; Kiabi et al., 1999]. Значительный рост концентрации молоди представителя р. *Vimba* в 2010–2019 гг. на мелководьях морского прибрежья и реках Дагестана (Терек, Салмур, Сулак и др.) [Абдусамадов и др., 2020],

а также увеличение в 8 раз его промысловых уловов в период 2014–2018 гг. у западного побережья Среднего Каспия [Рабазанов и др., 2020], по-видимому, является следствием расселения и вспышки численности именно обыкновенного рыбца – нового для региональной фауны вида.

Благодарности

Мы благодарны за помощь в сборе материала А.В. Дягтерёву (ООО «Аква-Экология»), Р.Ш. Каримову (Средневолжское территориальное управление ФАР) и Д.А. Вехову (Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО»).

Финансирование работы

Материал собран в рамках научно-исследовательской работы ИВП РАН по теме № 22-14-НИР/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 авторами.

Литература

- Абдурахманов Ю.А. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во Акад. наук АзССР, 1962. 407 с.
Абдусамадов А.С., Ахмаев Э.А., Латунов А.А., Абдусамадов Т.А., Бутаева А.К., Гусейнов С.А. Оценка эффективности естественного воспроизводства полуходных и речных видов рыб во внутренних водных объектах Республики Дагестан // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. № 3. С. 31–42.
Бархалов Р.М. Состояние промысловых рыб на участке «Кизлярский залив» заповедника «Дагестанский» // Тр. гос. прир. заповедника «Дагестанский». 2014. № 9. С. 69–97.
Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
Берлянд Т.Б. Нерестилища и условия размножения каспийского рыбца // Тр. ВНИРО. 1953. Т. 24. С. 317–337.
Биология и промысловое значение рыбцов (*Vimba*) Европы / Под ред. Р.С. Вольскиса. Вильнюс: Минтис, 1970. 516 с.
Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского

- моря. Том 1. Рыбы и моллюски. СПб.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 543 с.
- Болдырев В.С. Обыкновенный рыбец *Vimba vimba* (Actinopterygii: Cyprinidae) на незарегулированном участке Нижней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 3. С. 2–11.
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Випхло Е.В. Особенности биологии вырезуба *Rutilus frisii* Цимлянского водохранилища и разнообразие его жизненных стратегий в Донском бассейне // Вопр. ихтиологии. 2022. Т. 62. № 1. С. 88–99. DOI: 10.1134/S0032945222010015
- Быков А.Д. Особенности биологии усача *Barbus barbus* (Dybowski, 1862) (L.) и рыбца *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) в верховьях реки Днепр. // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2018. 4 (147). С. 18–27.
- Гаджиев А.А., Шихшабеков М.М., Абдурахманов Г.М., Мунгиеv А.А. Анализ экологического состояния Среднего Каспия и проблема воспроизводства рыб. М.: Наука, 2003. 422 с.
- Давыгора А.В. Первые регистрации каспийского рыбца *Vimba vimba persa* (Pallas, 1814) в бассейне среднего течения реки Урал // Selevinia. 2015. № 1–4. С. 217–218.
- Демин Д.З. Полупроходные рыбы дельты реки Терека // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 1 (22). С. 90–99.
- Ермолин В.П., Белянин И.А. Вселение рыбца в Волго-градское водохранилище: первые результаты и перспективы // Рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 74–77.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Красная книга Республики Калмыкия. Том 1. Животные. Элиста: ЗАО «НПП «Джангар», 2013. 200 с.
- Кулиев З.М. Морфометрическая и экологическая характеристика каспийского рыбца *Vimba vimba persa* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 1. С. 29–37.
- Кулиев З.М. Карловые и окуневые рыбы Южного и Среднего Каспия. Баку: Араз, 2002. 254 с.
- Мамилов Н.Ш., Конысбаев Т.Г., Магда И.Н., Васильева Е.Д. Таксономический статус четырёх редких чужеродных видов рыб Капчагайского водохранилища (Балхашский бассейн, Центральная Азия) // Вопросы ихтиологии. 2021. Т. 61. № 3. С. 264–272.
- Мовчан Ю.В., Смірнов А.І. Fauna України. Т. 8. Риби. Вип. 2. Коропові. Ч. 2. Київ: Наук. думка, 1983. 360 с.
- Позняк В.Г. О заходе каспийского рыбца *Vimba vimba persa* (Pallas, 1814) в Кумской коллектор // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, 2009. С. 46–47.
- Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М., Курбанов З.М., Зурхеева У.Д., Лобачёв Е.Н., Шихшабекова Б.И. Микроструктура ранних стадий оогенеза рыбца и леща дагестанского побережья Каспия // Изв. Дагестанского ГАУ. 2020. № 3 (7). С. 6–11.
- Рыбы в заповедниках России: В 2-х т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
- Сарычев В.С. Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 2007. 115 с.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна М.: Полиграфпресс, 2014. 328 с.
- Сулыгалиева Н.М. Распределение и биологические характеристики рыбца (*Vimba vimba*) в северо-восточной части Каспийского моря в 2021 году // 72-я Международная студ. научно-техн. конф. Мат-лы конф. Астрахань, 2022. С. 655–657.
- Суханова Е.Р. Размножение кубанских рыбца и шемаи и биология молоди в речной период жизни. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1959. Т. 26. С. 44–95.
- Чибильев А.А., Дебело П.В. Рыбы Урало-Каспийского региона. Серия: Природное разнообразие Урало-Каспийского региона. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. Т. 2. 229 с.
- Шапошникова Г.Х. Биология и распространение рыб в реках уральского типа. М.: Наука, 1964. 170 с.
- Chaichi A., Vosoughi G., Kaymaram F., Jamili S., Fazli H. Population dynamics of *Vimba vimba persa* in Iranian waters of the Caspian Sea // Cybium. 2011. 35 (3). P. 237–243. <https://doi.org/10.26028/cybium/2011-353-008>
- Freyhof J. Records of *Vimba vimba* (Teleostei, Cyprinidae) in the River Rhine and its tributaries // Folia Zoologica. 1999. 48. P. 315–320.
- Hänfling B., Dümpelmann C., Bogutskaya N.G., Brandl R., Brändle M. Shallow phylogeographic structuring of *Vimba vimba* L. across Europe suggests two distinct refugia during the last glaciation // Journal of Fish Biology. 2009. Vol. 75. No. 9. P. 2269–2286. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2009.02415.x
- Jouladch-Roudbar A., Ghanavi H.R., Doadrio I. Ichthyofauna from Iranian freshwater: annotated checklist, diagnosis, taxonomy, distribution and conservation assessment // Zool. Stud. 2020. 59:21. 303 p. DOI: 10.6620/ZS.2020.59-21
- Kiabi B.H., Abdoli A., Naderi M. Status of the fish fauna in the South Caspian Basin of Iran // Zoology in the Middle East. 1999. 18:1. P. 57–65. DOI: 10.1080/09397140.1999.10637782
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 2007. 646 p.
- Lusk S., Lusková V., Halačka K., Šlechtová V., Šlechta V. Characteristics of the remnant *Vimba vimba* population in the upper part of the Dyje River // Folia Zoologica. 2005. 54 (4). P. 389–404.
- Rahmani H., Kiabi B.H., Abdoli A. Age, Growth and Reproduction Characteristics of *Vimba vimba persa* in South-East of Caspian Sea (Iran) // Journal of Fisheries International. 2011. 6 (2). P. 46–51. DOI: 10.3923/jfish.2011.46.51
- Semenchenko V., Grabowska J., Grabowski M., Rizevsky V., Pluta M. Non-native fish in Belarusian and Polish areas of the European central invasion corridor // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2011. Vol. 40. No. 1. P. 57–67. DOI: 10.2478/s13545-011-0007-6
- Strayer D. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future // Freshwat. Biol. 2010. Vol. 55. Suppl. 1. P. 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>

ALIEN VIMBA BREAM *VIMBA VIMBA* (CYPRINIDAE) IN THE URAL RIVER BASIN

© 2023 Boldyrev V.S.^{a,*}, Yakovlev S.V.^{b,}, Viphlo E.V.^{a,***}**

^a Volgograd branch of the FSBSI «VNIRO», Volgograd, 400001, Russia

^b Nizhnevolzhsk branch of the FSBO «Glavrybvod», Volgograd, 400050, Russia

e-mail: *neogobius@yahoo.com, **jack_sv@mail.ru, ***viphloeka@yandex.ru

This paper provides information on the presence of the vimba bream (*Vimba vimba*) in the middle reaches of the Ural River. One of the distinguishing features of this species from the native Caspian vimba (*V. persa*) is a greater number of scales in the lateral line. In the late 1980s, the vimba bream was introduced from the Don River basin into the Volga River basin. Having successfully adapted in the Volgograd reservoir, the species subsequently settled in the unregulated section of the Lower Volga, in the northern and, apparently, middle parts of the Caspian Sea, and also formed a stable residential population in the Ural River basin.

Key words: *Vimba vimba*, introduced species, self-settlement, naturalization, resident form, the Ural River basin.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В ВОДОЁМАХ-ОХЛАДИТЕЛЯХ АЭС И ГРЭС ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

©2023 Быков А.Д.

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
(ФГБНУ «ВНИРО»), Москва, 105187, Россия
e-mail: 89262725311@mail.ru

Поступила в редакцию 23.02.2023. После доработки 05.05.2023. Принята к публикации 17.05.2023

В статье представлен обзор чужеродных видов рыб, обитающих в водоёмах-охладителях АЭС и ГРЭС Центральной России. Даётся краткая характеристика водоёмов-реципиентов, как среди обитания термофильных видов рыб, не характерных для аборигенной ихтиофауны региона. Приводятся очерки об истории появления этих видов, особенностях биологии, встречаемости в уловах, рыбохозяйственном значении в шести малых водохранилищах спецводопользования, расположенных в границах Московской, Смоленской, Рязанской и Курской областей России. Показаны основные векторы инвазий гидробионтов в водоёмах-охладителях по каждому чужеродному виду, зафиксированному в результате ихтиологического мониторинга на данной группе водохранилищ. Даётся прогноз динамики численности чужеродных видов рыб в зависимости от изменений термического режима водоёмов, объёмов зарыблений и интенсивности рыболовства в водоёмах-охладителях АЭС и ГРЭС Центральной России.

Ключевые слова: водоём-охладитель, чужеродные виды рыб, интродукция, саморасселение, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-23-39

Введение

Стремительное развитие тепловой и атомной энергетики во второй половине XX в. привело к тому, что водоёмы-охладители сейчас являются достаточно распространённым типом водных объектов в Центральном регионе России. Исследование специфических особенностей гидрологии, гидрохимии и гидробиологии этих водохранилищ позволило выделить их в особый тип водных объектов [Буторин, 1969]. Водоёмы-охладители относят к разряду так называемых природно-техногенных [Мордухай-Болтовской, 1975; Безносов и др., 2002; Суздалева и др., 2015] или инженерно-экологических [Протасов и др., 1991] систем. Принципиальным отличием водоёмов-охладителей от естественных водоёмов, является то, что экологические условия, складывающиеся в водоёмах-охладителях, определяются не только природными факторами, но и режимом работы электростанции.

Особенности термического и кислородного режимов водоёмов-охладителей способствуют обитанию в них термофильных

гидробионтов, не характерных для данной климатической зоны и появившихся в них в результате целенаправленной и/или случайной интродукции, а также саморасселения.

Уже на начальном этапе формирования ихтиофауны водоёмов-охладителей в её составе в результате работ по преднамеренной интродукции появились дальневосточные растительноядные виды рыбы: белый и пёстрый толстолобики, белый и чёрный амуры [Мосияш, Саппо, 1989; Никаноров и др., 1989; Авинский, 1990]. Эти пелагофилы не формируют самовоспроизводящиеся популяции в водоёмах лимнического типа, а их воспроизводство искусственно поддерживается путём периодических зарыблений. В дальнейшем, в водоёмы-охладители проникли и другие виды рыб в результате преднамеренной и непреднамеренной интродукции.

Целью работы является описание отдельных аспектов биологии, рыбохозяйственного значения и прогноза изменения численности рыб, чужеродных по отношению к аборигенной ихтиофауне водоёмов верхнего течения

рек Ока и Днепр, из шести водоёмов-охладителей энергетических объектов Центральной России.

Краткая характеристика водоёмов-охладителей Центральной России

Водоёмы-охладители ГРЭС и АЭС Центральной России распределены мозаично на обширной территории Восточно-Европейской равнины и в соответствии с зональным типом растительности расположены как в зоне смешанных лесов (Шатурские озёра, Десногорское водохранилище (вдхр.)) так и в лесостепной зоне (остальные водоёмы) в условиях умеренно-континентального климата Европейской части страны. Водоёмы-охладители АЭС (Десногорское и Курчатовское водохранилища) расположены на водосборной площади р. Десны (Днепровский бассейн),

а водоёмы-охладители ГРЭС относятся к Волжскому бассейну и расположены на водосборной сети верхнего (Черепетское и Щёкинское водохранилища) и среднего (Шатурские озёра и Новомичуринское вдхр.) течения р. Оки (рис.).

Все рассматриваемые водоёмы-охладители, по технико-гидрологическим параметрам, относятся к водоёмам непроточного типа и характеризуются оборотной системой водоснабжения, в которой подогретые воды, сбрасываемые по каналам АЭС и ГРЭС, движутся в водоёме по более или менее замкнутой траектории к водозабору электростанции, образуя циркуляционное течение. По мере их движения в водоёме-охладителе их температура в результате контакта с атмосферным воздухом снижается. При этой системе один и тот же объём воды используется многократно.

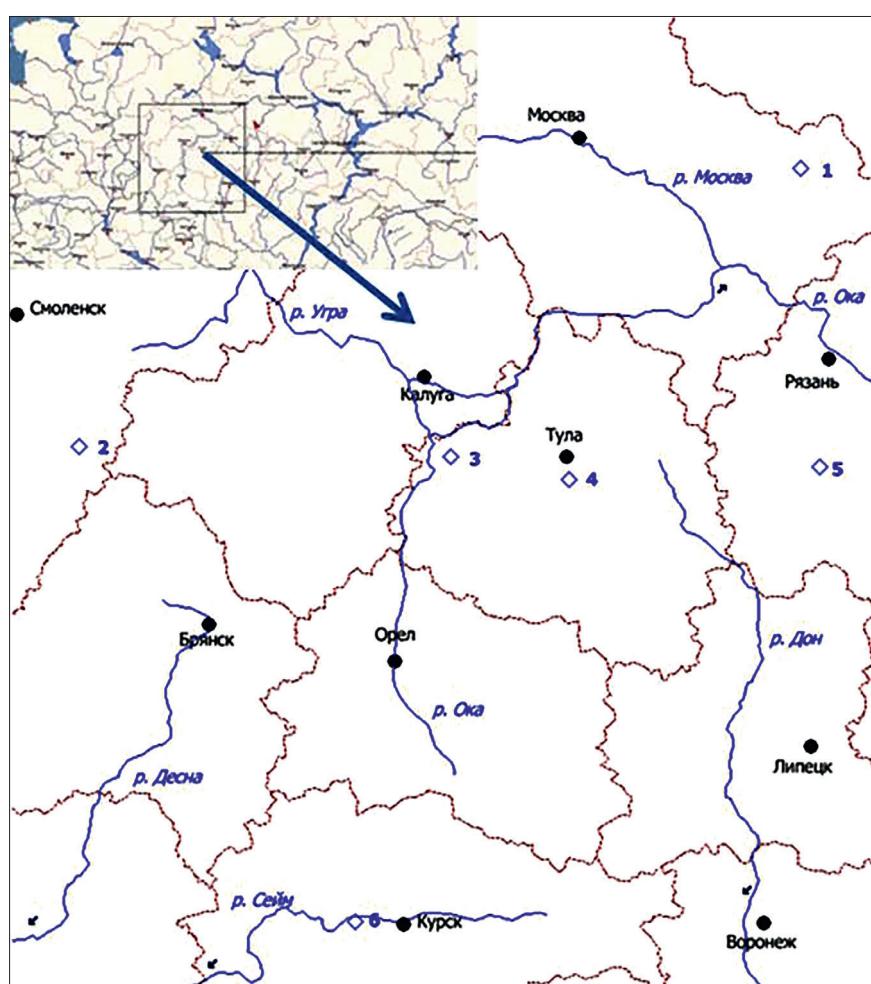


Рис. Карта-схема расположения водоёмов-охладителей АЭС и ГРЭС на территории субъектов Центральной России: 1 – водоём-охладитель Шатурской ГРЭС (Шатурские озёра); 2 – водоём-охладитель Смоленской АЭС (Десногорское вдхр.); 3 – водоём-охладитель Черепетской ГРЭС (Черепетское вдхр.); 4 – водоём-охладитель Щёкинской ГРЭС (Щёкинское вдхр.); 5 – водоём-охладитель Рязанской ГРЭС (Новомичуринское вдхр.); 6 – водоём-охладитель Курчатовской АЭС (Курчатовское вдхр.).

В зависимости от базы, на которой построены водоёмы-охладители, Десногорское, Новомичуринское, Щёкинское и Черепетское водохранилища относятся к водоёмам-охладителям, построенным на реках, а по форме акватории и извилистости береговой линии относятся к простым долинным водохранилищам [Авакян, Шарапов, 1977]. Водоём-охладитель Шатурской ГРЭС относится к охладителям, построенным на группе озёр. Курчатовское вдхр. относится к водоёмам-охладителям наливного типа, при строительстве которого в пойме реки по всему контуру водоёма или его части была сооружена ограждающая дамба. Наполнение ложа и дальнейшая подпитка водой этого водоёма, компенсирующая потери на фильтрацию и испарение осуществляется из р. Сейм.

Наибольшая годовая сумма температур воды характерна для Курчатовского вдхр. – 7000 градусо-дней, а период с температурой воды выше 15 °C на этом водоёме составля-

ет восемь месяцев (с марта до середины ноября). В водоёмах-охладителях ГРЭС, в связи со снижением объёма выработки электроэнергии и модернизацией технологических циклов, сумма температур воды в среднем не превышает в последние годы 3000 градусо-дней [Никаноров и др., 1989; Лапин и др., 2014; Быков и др., 2015].

Большинство водоёмов-охладителей относительно мелководны, имеют ровный рельеф дна, с преобладающими глубинами 4–5 м (табл. 1).

Вода всех водоёмов-охладителей Центральной России гидрокарбонатно-кальциевого типа повышенной жёсткости с общей минерализацией 300–400 мг/л [Безносов и др., 2002; Лапин и др., 2014; Лапина и др., 2016].

По трофическому статусу и своим лимнологическим характеристикам Черепетское, Щёкинское водохранилища и Шатурские озёра оцениваются как эвтрофные водоёмы

Таблица 1. Краткая характеристика водоёмов-охладителей Центральной России

Показатели	Водохранилище					
	Десногорское	Курчатовское	Шатурские озёра	Черепетское	Щёкинское	Новомичуринское
Год ввода в эксплуатацию	1980	1975	1925	1953	1950	1974
Субъект России, области	Смоленская	Курская	Московская	Тульская	Тульская	Рязанская
Водоём-охладитель	Смоленской АЭС	Курской АЭС	Шатурской ГРЭС	Черепетской ГРЭС	Щёкинской ГРЭС	Рязанской ГРЭС
Площадь водосбора, км ²	1250	нет	нет	490	1400	3510
Площадь при НПУ*, га	4220	2150	1479	818	586	1758
Объём при НПУ, млн м ³	295	94.6		36.7	20.7	64.5
Средняя глубина при НПУ, м	10	4.4	2.9	4.5	3.5	3.7
Максимальная глубина при НПУ, м	22	9.5	7	10	12	15.6
Среднегодовой сток, млн м ³	255	наливное	наливное	89.3	190	171 (521)
Доля мелководий (глубины ≤ 2 м), в %	15	10	40	25	35	18

Примечание: * НПУ – нормальный подпорный уровень водохранилища.

[Авинский и др., 1990; Быков, 2021] а Курчатовское, Десногорское и Новомичуринское – как мезотрофные водоёмы [Никаноров и др., 1989; Лапин и др., 2014; Быков и др., 2017].

Состав ихтиофауны водоёмов-охладителей АЭС (Десногорское, Курчатовское) и Новомичуринского вдхр. включает от 29 до 31 вида рыб [Быков и др., 2017; Быков, 2020а]. В водоёмах-охладителях ГРЭС Тульской и Московской областей (Черепетское, Щёкинское водохранилища и Шатурские озёра) видовое разнообразие рыб существенно ниже – 21–23 вида [Быков и др., 2017; Быков, 2021].

Материал и методы

Всего за период рыбохозяйственных исследований ФГБНУ «ВНИРО» на данных водоёмах в 2007–2020 гг. было поймано 3489 экз. 15 чужеродных для региона видов рыб (табл. 2).

При проведении учётных съёмок на водоёмах-охладителях применяли порядки одностенных (шаг ячей 14–50 мм) и рамовых ставных (шаг ячей 60–120 мм) сетей по мно-

голетней сетке станций. В период проведения учётных съёмок также исследовали любительские и браконьерские уловы.

Среднюю долю встречаемости вида в уловах порядка ставных разноячайных сетей рассчитывали, как деление суммы встречаемости вида в каждой сети с определённым шагом ячей на количество сетей в порядке, выраженную в %. Осреднённую долю отдельного вида рыб в структуре уловов ставных сетей за период учётной съёмки рассчитывали делением суммы его встречаемости (N) во всех порядках ставных сетей, выставляемых по сетке станций, на количество учётных станций.

Для изучения встречаемости непромысловых видов рыб проводили притонения мальковым неводом (длина 5 м, шаг ячей в крыльях и мотне 6 мм). Структуру уловов малькового невода рассчитывали по доли каждого вида от общей величины всего улова за съёмку.

Всего на шести водоёмах-охладителях было проанализировано 386 уловов разноячайных ставных сетей, 78 уловов малько-

Таблица 2. Объём собранного и обработанного ихтиологического материала на водоёмах специводопользования Центральной России, экз.

Вид	Водоёмы-охладители						Всего:
	Смоленской АЭС	Курской АЭС	Черепетской ГРЭС	Щёкинской ГРЭС	Рязанской ГРЭС	Шатурской ГРЭС	
Серебряный карась	298	366	166	541	138	89	1598
Сазан	6	7	28	25	5	3	74
Белый толстолобик	5	2	41	6	3		57
Пёстрый толстолобик	238					1	239
Белый амур	44		1	2	2		49
Чёрный амур			2		9		11
Канальный сомик	3	1	38	6	1	2	51
Мозамбикская тилapia	201	46					247
Ротан	2			36			38
Обыкновенный горчак				1086	2		1088
Бычок-песочник	10	9					19
Бычок-кругляк					8		8
Амурский чебачок				5			5
Сибирский осётр	2						2
Радужная форель	4						4
Всего:	813	430	276	1707	168	95	3489

вым неводом. Полный биологический анализ рыб проводили по традиционным методикам [Правдин, 1966].

К чужеродным для водоёмов Центральной части России видам относили рыб, перечисленных ранее в обзоре по инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна [Слынько и др., 2010].

Для характеристики относительной численности чужеродных видов в структуре рыбного населения водоёмов-охладителей использовали градацию встречаемости рыб на основе осреднённых показателей их доли в уловах. К редким и малочисленным относили рыб, встречаемость которых составляла ≤1%; к обычным и многочисленным – 1–10%; к доминантам – ≥10% [Терещенко, Надиров, 1996; Иванчев, Иванчева, 2010].

Систематическое положение видов приведено в соответствии со справочником «Атлас пресноводных рыб России» [2002]. Статистическую обработку данных осуществляли биометрическими методами [Плохинский, 1970] с использованием программного пакета Microsoft Excel 10.

Результаты

Серебряный карась *Carassius auratus complex* (Bloch, 1782) в научно-исследовательских уловах на водоёмах-охладителях Курской АЭС, Рязанской, Щёкинской и Черепетской ГРЭС в 1980-е гг. не отмечался [Мосияш, Саппо, 1989; Никаноров и др., 1989; Авинский, 1990]. По данным Псковского отделения ГосНИОРХ, в Черепетском и Щёкинском водохранилищах в уловах 1990 г. был обычен только золотой карась *Carassius carassius* (L., 1758) [Северин, 1994]. Саморасселение серебряного карася в Центральной России началось с водоёмов Азово-Черноморского бассейна [Слынько и др., 2010; Абраменко, 2011]. По устным сообщениям инспекторов рыбоохраны, в прудах и водохранилищах Курской обл. этот вид был уже массовым с конца 1980-х гг., а например, в водоёмах Тульской обл. – вспышка численности серебряного карася началась уже только в середине 1990-х гг.

При проведении учётных съёмок сотрудниками ФГБНУ «ВНИРО» на водоёмах-охладителях за период с 2007 по 2019 г. золотой карась в них отсутствовал, а серебряный карась на всех водоёмах данной группы входил в ядро ихтиофауны. В 2007–2019 гг. его доля в сетных уловах (сети с шагом ячей 35–60 мм) по численности колебалась от 25 до 85%, а по массе в интервале от 30 до 90% [Быков, Староверов, 2013; Быков, Митенков, 2017; Материалы, обосновывающие..., 2017].

Предельный возраст в выборках серебряного карася из водоёмов-охладителей составлял не более восьми лет. Все его популяции являются бисексуальными, с высокой долей самцов (17–35%) в половом составе. Самцы карася в условиях термофикации вод созревают в возрасте 1+, а самки – начинают созревать с двухлетнего возраста [Быков, Староверов, 2013].

Максимальные размеры серебряного карася в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 32.5 см и массой 1098 г в возрасте 8+ на Курчатовском вдхр. в 2015 г. [Материалы, обосновывающие..., 2017].

Во всех водоёмах-охладителях серебряный карась является одним из основных объектов любительского рыболовства и браконьерского сетного лова.

Сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1759, или карп различных породных групп, обитает во всех водохранилищах данной группы и на первоначальном этапе формирования ихтиофауны водоёмов-охладителей убегал из садков рыбоводных хозяйств, где был основным объектом товарного рыбоводства. Для более рационального использования рыбных запасов водоёмов-охладителей в советский период проводились массовые зарыбления карпом Черепетского, Новомичуринского и Курчатовского водохранилищ. С 1982 по 1988 г. в водоём-охладитель Черепетской ГРЭС было выпущено 981 тыс. годовиков карпа. В 1984–1988 гг. промышленный вылов карпа в нём составлял в среднем 1.3 т, а его доля в уловах достигала 21.4%. Промысловый запас карпа в этот период в данном водоёме оценивался в 78 т при ихтиомассе 95 кг/га [Авинский и др., 1990]. С начала XXI в. объём зарыблений карпом водоёмов-охладителей был существенно

ниже (например, в Щёкинское водохранилище выпустили в 2003–2004 гг. около 600 тыс. сеголетков; в Новомичуринское в 2011–2014 гг. 40 тыс. экз. двухлетков), а его вылов осуществлялся преимущественно любителями и браконьерами.

В отдельных водохранилищах популяции сазана поддерживаются за счёт естественного воспроизводства, однако, эффективность его остаётся низкой из-за малой численности производителей и высокой биомассы речного окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 во всех водохранилищах данной группы.

Наиболее высокая доля сазана в уловах крупноячейных рамовых сетей (шаг ячей 60–80 мм) за период наблюдений была зафиксирована в Щёкинском водохранилище – 25%, а наиболее низкая – ≤1%, в Десногорском [Материалы, обосновывающие..., 2017].

В водоёмах-охладителях АЭС и ГРЭС сазан становится половозрелым значительно раньше, чем в водоёмах с естественным температурным режимом Центрального региона России. Половозрелые самцы встречались в уловах уже в возрасте 2+, а самки в возрасте 4+. Максимальные размеры сазана, в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 98 см и массой 15 007 г в возрасте 12+ на Новомичуринском вдхр. в 2014 г. [Материалы, обосновывающие..., 2017].

Сазан в настоящее время (2018–2022 гг.) является пока ещё обычным видом в водоёмах-охладителях АЭС и ГРЭС, сокращающим численность по причине снижения объёмов зарыбления, браконьерского и любительского вылова.

Белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) в 1980-е гг. являлся наиболее массовым, наряду с сазаном (карпом), объектом зарыбления водоёмов-охладителей ГРЭС Тульской и Рязанской областей [Никаноров и др., 1989; Мосияш, Саппо, 1989; Авинский и др., 1990].

С 1982 по 1988 г. в водоём-охладитель Черепетской ГРЭС было выпущено 730.7 тыс. экз. толстолобика средней массой от 37 до 111 г. В 1980-е гг. средняя промысловая рыбопродуктивность этого водоёма по белому толстолобику после массовых зарыблений крупным посадочным материалом составля-

ла 280.5 кг/га, а среднегодовой вылов толстолобика составлял 45 т [Авинский и др., 1990]. Сходными показателями рыбопродуктивности и вылова белого толстолобика в тот период характеризовалось и Новомичуринское вдхр. [Никаноров и др., 1989]. В постсоветский период промышленный лов толстолобика прекратился, а отсутствие зарыблений в сочетании с интенсивным браконьерским выловом привело к резкому снижению численности толстолобика во всех водоёмах-охладителях. Наиболее высокая численность до 2013 г. поддерживалась в водоёме-охладителе Черепетской ГРЭС, куда в 2003–2006 гг. и 2012–2013 гг. суммарно выпустили 1390 тыс. экз. сеголеток, 90 тыс. экз. двухгодовиков и двухлеток из расположенного на нём садкового рыбоводного хозяйства ОАО «Черепетский рыбхоз». На других водохранилищах спецводопользования садковые рыбоводные хозяйства либо прекратили свою деятельность, либо переориентировались на производство других объектов аквакультуры.

Доля белого толстолобика в уловах крупноячейных ставных сетей (шаг ячей 60–100 мм) в 2009–2015 гг. в Черепетском вдхр. составляла – 45%; в Новомичуринском – 7.2%; Щёкинском – 5.3%. В водоёмах-охладителях белый толстолобик созревает в возрасте 7–8+, факты естественного нереста не установлены. Максимальные размеры в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 87 см и массой 13 050 г в возрасте 8+ на Новомичуринском вдхр. в 2014 г. [Материалы, обосновывающие..., 2017].

Белый толстолобик в настоящее время (2018–2021 гг.) является пока ещё обычным видом в водоёмах-охладителях ГРЭС Тульской и Рязанской областей, сокращающим численность по причине снижения объёмов зарыбления, браконьерского вылова и периодической массовой миграции через плотины вниз по течению в период паводков.

Белый амур *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) в водоёмах-охладителях появился уже в постсоветский период (с 1990-х гг.), когда проблема заастания водохранилищ макрофитами по мере старения их экосистем начала проявляться наиболее остро [Быков, 2016].

Наибольшее количество белого амура на стадии сеголетка (5703 тыс. экз.) и двухлетка (111.7 тыс. экз.) выпускалось в Десногорское вдхр. в период работы (с 2002 по 2012 г.) садкового рыбоводного хозяйства Смоленской АЭС. Также существенный объём выпуска двухлеток (60.0 тыс. экз.) осуществлялся в 2011–2014 гг. в Новомичуринское вдхр. и гдовиков (51.0 тыс. экз.) в Черепетское вдхр. В другие водоёмы-охладители молодь данного вида выпускали в значительно меньших объёмах и нерегулярно [Быков, 2016].

В водоёмах-охладителях *C. idella* обитает преимущественно в зоне циркуляционного течения сбросных вод ГРЭС и АЭС, на акватории водохранилищ – между сбросным и водозаборными каналами. На участках акватории с естественным температурным режимом в верховьях русловых водохранилищ (Новомичуринское, Десногорское) белый амур редок, несмотря на высокую степень застасемости гидрофитами. В водохранилищах наливного типа (Курчатовское) или имеющих озёрную форму (Черепетское вдхр., оз. Муромское) распространён повсеместно, так как термический режим на акватории водоёмов-охладителей такой формы более однороден. Характерной особенностью распределения белого амура по акватории водоёма-охладителя является образование им локальных концентраций в районе работающих садковых рыбоводных хозяйств, где он интенсивно питается совместно с другими рыбами под садками выпадающим через садковую дель комбикормом. Максимальные размеры *C. idella* в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 98 см и массой 20 250 г в возрасте 13+ на Новомичуринском вдхр. в 2014 г. [Быков, 2016].

Из-за высокой степени изъятия белого амура преимущественно любительскими орудиями лова, в том числе и с помощью подводной охоты, и сокращения зарыбления в Десногорском и Новомичуринском водохранилищах в последние годы вид стал редким, а площадь застасания гидрофитами в этих водоёмах по сравнению с периодом его максимальной численности существенно увеличилась.

Пёстрый толстолобик *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845). В 1980-е гг. был

массовым видом во всех рассматриваемых здесь водоёмах-охладителях ГРЭС. Объём вылова в эти годы, с учётом браконьерского вылова, в Щёкинском вдхр. составлял ориентировочно 25–30 т в год. Промысловая рыбо-продуктивность по данному виду составляла тогда 40–50 кг/га [Северин и др., 1994]. В постсоветский период, только Десногорское вдхр. массово зарыблялось пёстрым толстолобиком и его гибридными формами. В других водоёмах-охладителях данный вид встречается единично.

Десногорское вдхр. с 2003 по 2012 г. ежегодно зарыблялось крупным посадочным материалом *H. nobilis*, а общий объём выпуска только двухлетка составил 1.218 млн экз. Массовые выпуски привели к формированию значительного промыслового запаса (в 2013 г. – 720 т), при средней биомассе этого вида в водоёме-охладителе Смоленской АЭС около 140 кг/га [Быков, 2020a].

Анализ размерного состава пёстрого толстолобика в сетных уловах из водоёма-охладителя Смоленской АЭС за 2009–2017 гг. выявил динамику ежегодного увеличения средних показателей длины тела рыб в выборках с 53 до 85.4 см. Средняя масса рыб в промысловых уловах постепенно увеличивалась с 6.6 кг до 12.2 кг. В уловах 2015 г. доля крупных рыб (≥ 10 кг) составляла 46.4%, а в 2017 г. уже 55%. Возрастной состав по выборкам 2009–2017 гг. был представлен двенадцатью возрастными группами и колебался от 3+ до 14+ лет. Максимальные размеры *H. nobilis* в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 103 см и массой 25 010 г в возрасте 13+ на Десногорском вдхр. в 2016 г. [Быков, 2020б].

С 2013 г. после ликвидации подсобного рыбоводного хозяйства Смоленской АЭС объём зарыбления водохранилища пёстрым толстолобиком прекратился, а уровень промысловой нагрузки остался прежним, что привело к резкому снижению численности популяции этого вида в водоёме-охладителе Смоленской АЭС.

Чёрный амур *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846). Из рассматриваемых здесь водоёмов Центральной России чёрный амур обитает только в Десногорском, Курча-

товском, Черепетском и Новомичуринском водохранилищах. Причём, в двух первых водоёмах он редок. В Черепетском вдхр. был обычным видом только в районе садковых линий ЗАО «Черепетский рыбхоз». В Новомичуринском вдхр. после массовых зарыблений его двухлетками (60 тыс. экз.) в 2011–2014 гг. был также обычным видом в течение последующих трёх – четырёх лет. Максимальные размеры рыб в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 100 см и массой 17 850 г в возрасте 7+ на Новомичуринском вдхр. в 2014 г. [Быков и др., 2015].

После 2015 г. Водоём-охладитель Рязанской ГРЭС не зарыблялся чёрным амуром и в настоящее время этот вид является редким в данном водохранилище.

Канальный сомик *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) обитает во всех водоёмах-охладителях данной группы. Однако только в Черепетском вдхр. популяция этого вида была многочисленной ещё с 1980-х гг. [Кудерский, 1982] вплоть до 2014 г. В 1980-е гг. промышленный вылов сомика здесь колебался от 0.07 т в 1987 г. до 1.7 т в 1988 г. Его промысловый запас в Черепетском вдхр. в тот период оценивался в 34.6 т [Авинский и др., 1990]. Ориентировочный годовой вылов, по экспертной оценке сотрудников лаборатории пресноводных рыб ФГБНУ «ВНИРО», на донные удочки в этом водоёме вплоть до 2014 г. составлял не менее 2 т. В зависимости от квалификации рыболова и активности клёва уловы сомика достигали 20 кг в день на 1 рыбака [Быков, Митенков, 2017].

Натурализации этого вида способствовали благоприятные условия нагула под садковыми линиями ОАО «Черепетский рыбхоз» и стимулирование естественного воспроизводства на искусственных нерестовых субстратах (молочных металлических бидонах), выставляемых рыбоводами в период нереста. Охрана кладок икры и личинок самцами данного вида на нерестилищах-«гнёздах» такого типа способствовали высокой выживаемости его молоди.

В уловах ставных сетей с шагом ячей 40–80 мм *I. punctatus* на Черепетском вдхр. за период наблюдений составлял в зависимости от шага ячей от 5 до 20% по численности. Раз-

мерно-весовой состав выборок канального сомика Черепетского вдхр. за период наблюдений колебался от 14 до 50 см по длине и от 61 до 2800 г по массе. В уловах были представлены рыбы семи возрастных групп с преобладанием пяти-шестилеток. В других водоёмах-охладителях сомик встречался в уловах единичными экземплярами. Максимальные размеры его в сетных уловах были зафиксированы у самки длиной 50 см и массой 2820 г в возрасте 7+ на Черепетском вдхр. в 2013 г. В других водоёмах-охладителях размеры рыб не превышали 30 см и массы 420 г.

Характерной особенностью биологии *I. punctatus* во всех рассматриваемых здесь водохранилищах является его локальное распределение по акватории водоёмов-охладителей. Практически все поимки этого вида в ставные сети происходили вокруг садковых линий действующих рыбхозов. На крючковую снасть (донки, зимние удочки) он ловился под садками с товарной рыбой и в устьевой части сбросных каналов.

Просмотр содержания желудочно-кишечных трактов сомов показал, что основной пищей этого вида в водоёме-охладителе Черепетской ГРЭС являлся комбиорм, выпадающий из садков при кормлении товарной рыбы. Заменяющими компонентами питания были мелкая рыба (до 5 см) и в водоёмах-охладителях Курской АЭС и Рязанской ГРЭС – пресноводная креветка рода *Macrobrachium*.

В результате модернизации технологических процессов на Черепетской ГРЭС с 2014 г. систему оборотного водного охлаждения теплообменных конденсаторов изменили с более энергозатратного цикла (через водоём-охладитель) на градирни. В результате чего уже зимой 2013–2014 гг. на всей акватории водохранилища появился устойчивый ледовый покров, и температура воды в течение зимнего периода не превышала 4 °C. Автор данной статьи лично видел результаты гибели большей части популяции канального сомика в феврале 2013 г. в районе садковых линий рыбхоза. Вместе с тем, в южных регионах России установлены факты натурализации канального сомика в реках с естественным температурным режимом – Большой Егорлык [Мишвелов, Олейников, 2008] и Кубань [Акселева, 2017].

По данным учётных съёмок ВНИИПРХ, на Черепетском вдхр. в 2021 г. единичные экземпляры сомиков присутствовали в уловах даже зимой, несмотря на температуру воды не более 4 °C [Никитенко и др., 2022].

Мозамбикская тиляпия *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) появилась в водоёме-охладителе Курской АЭС в 1990-е гг. после выпуска небольших партий рыб, привезённых из садкового рыбхоза Смоленской АЭС [Коткин, 2013].

Благоприятный термический режим в водоёмах-охладителях АЭС (особенно в зимний период) способствовал быстрой натурализации этого вселенца в новых условиях обитания. Её территориальное поведение и агрессивность, характерная для крупных видов цихlid, привели к снижению в зоне сильного подогрева водоёма-охладителя Курской АЭС численности судака, плотвы, сазана и леща в начале XXI в. [Быков, 2020a].

В садковых рыбоводных хозяйствах Смоленской и Курской АЭС на период проведения исследований тиляпию как объект товарного рыбоводства не использовали. Отсутствовало и ремонтно-маточное стадо мозамбикской и других видов тиляпии в данных рыбхозах. То есть натурализация мозамбикской тиляпии произошла в течение относительно короткого периода уже после единичных выпусков молоди в данные водохранилища. Площадь акватории круглогодичного обитания тиляпии из-за морфологических особенностей водоёмов-охладителей Смоленской и Курской АЭС существенно различалась.

В Десногорском вдхр. (водоём-охладитель Смоленской АЭС) из-за его большей глубоководности и формирования зоны циркуляционного течения только в приплотинной части водоёма границы обитания тиляпии ограничивались двумя разорванными между собой участками сильного подогрева – Троицким каналом и заливом по р. Сельчанка (не более 5–7% от общей площади водоёма-охладителя). На основной акватории Десногорского вдхр. тиляпия практически не встречалась даже летом.

В Курчатовском вдхр. зона циркуляционного течения охлаждаемых вод включает в себя около 90% всей акватории [Безносов и

др., 2002], и поимки тиляпии в летний период происходили практически повсеместно. В осенний (ноябрь) и ранневесенний период (март) зона обитания вида в водоёме-охладителе Курской АЭС ограничивалась преимущественно зоной акватории сильного подогрева (к югу от разделительной дамбы) на глубинах 2–5 м и умеренным (0.15–0.2 м/с) течением.

Порционное икрометание тиляпии, фиксируемое по сетным уловам «текущих» в брачном наряде рыб, наблюдалось в течение всего летнего периода на участках водоёмов-охладителей вне зарослей гидрофитов с плотным (незаиленным) дном. Это каменистые гряды из щебня и обломков бетонных плит в Курчатовском вдхр. (напротив насосной станции подкачки воды из р. Сейм) и одамбированная часть сбросных каналов водоёма-охладителя Смоленской АЭС.

Разноразмерная (от 2.5 до 6 см) молодь отмечалась в течение летне-осеннего периода как в уловах малькового невода (преимущественно вдоль зарослей валлиснерии спиральной *Vallisneria spiralis* L.), так и подъёмника при ловле с pontонных линий рыболовных хозяйств.

Негативное воздействие тиляпии на аборигенную ихтиофауну проявлялось в нерестовый период, когда она массово выедала раннюю молодь рыб-фитофилов в литоральной зоне водохранилища, резко снижая эффективность их нереста. Сходная ситуация наблюдалась на Десногорском вдхр. в 2007–2010 гг. Обловы ставными сетями мелководных участков (глубиной до 2 м) на этом водоёме в летний период 2009–2010 гг. показали, что в зоне сильного подогрева (температура воды летом ≥ 27 °C) основу уловов составляли тиляпия и белый амур. После гибели тиляпии зимой 2010–2011 гг. в летних уловах на этих же участках доминировали плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758), речной окунь и серебряный карась.

В условиях жёсткой территориальной конкуренции с тиляпией массовыми видами в Курчатовском вдхр. стали короткоцикловые термофильные виды рыб с порционным нерестом – уклейка *Alburnus alburnus* (L., 1758), густера *Blicca bjoerkna* (L., 1758), серебряный

карась, либо виды, охраняющие кладки икры и поедающие тиляпию, такие как обыкновенный сом *Silurus glanis* L., 1758.

Максимальные размеры тиляпии, в сетных уловах были зафиксированы у самца длиной 35 см и массой 1250 г в возрасте 7+ из Десногорского вдхр. в 2010 г.

Проведение ремонтных работ зимой 2008–2009 гг. на Курской АЭС и зимой 2010–2011 гг. на Смоленской АЭС привело к гибели практически всей популяции тиляпии на этих водохранилищах. Однако небольшое количество рыб сохранилось в сбросном канале Курской АЭС, и в настоящее время численность тиляпии в Курчатовском вдхр. вновь возрастает. В 2018 г. она была уже обычным видом на акватории сильного подогрева, а её доля в сетных уловах составляла 5.6% [Быков, 2020а]. В то же время в Десногорском вдхр. её численность с 2011 г. так и не восстановилась [Быков и др., 2017].

Ротан-головешка *Percottus glehni* Dybowsky, 1877 широко расселился преимущественно по сильно зарастающим заморенным прудам и озёрам Центральной России ещё в 1980-е гг. [Решетников, 2009]. Однако в больших водоёмах ротан является массовым видом только в Щёкинском вдхр., где в 1980-е гг. отсутствовал [Северин и др., 1994]. По результатам обловов мальковым неводом, в Щёкинском вдхр. в 2013 и 2020 гг. доля ротана в уловах колебалась от 3.5% до 9.9% по численности. В других водоёмах-охладителях из-за высокой численности речного окуня вид единично встречался только в уловах малькового невода на Десногорском вдхр. [Быков и др., 2017].

Обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776) обитает во всех водоёмах рассматриваемой группы, однако только в литоральной зоне Щёкинского вдхр. он стал доминантным видом. В конце 1980-х гг. сотрудниками Псковского отделения ГосНИОРХ уже была зафиксирована высокая численность этого вида в данном водоёме [Северин и др., 1994]. За более чем 30-летний перерыв между ихтиологическими исследованиями на водоёме-охладителе Щёкинской ГРЭС произошли определённые изменения структуры рыбного населения в связи с по-

явлением в нём серебряного карася и ротана, но доля горчака по численности осталась, как и прежде, высокой. По результатам обловов мальковым неводом за период наблюдений в Щёкинском вдхр. доля горчака по численности составила в среднем 59% [Быков, Митенков, 2017].

В других водохранилищах его встречаемость в уловах была существенно ниже: в Курчатовском и Новомичуринском – не более 3.2%; в Десногорском – 1%; в Черепетском и Шатурских озёрах – менее 0.1% [Быков и др., 2015; Быков, 2021].

Бычок- песочник *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) в водоёмах-охладителях Смоленской и Курской АЭС является обычным, но не многочисленным чужеродным видом. В водоёме-охладителе Курской АЭС вероятно появился на стадии ранней молоди с технической водой, перекачиваемой насосной станцией из р. Сейм для поддержания НПУ данного водоёма. В Десногорском вдхр. данный вид появился сразу после зарегулирования р. Десны, где был обычным видом [Семенченко и др., 2014]. Типичным биотопом его обитания в данных водохранилищах является подверженная интенсивному воздействию ветро-волновых явлений и поэтому слабо зарастающая гидрофитами песчаная литораль до глубин 1.5 м.

Его встречаемость в уловах малькового невода на Курчатовском вдхр. составляла 0.5%; в Десногорском – не более 0.7% [Быков и др., 2017; Быков, 2020а].

Бычок- кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) был пойман нами только в Новомичуринском вдхр. В среднем и нижнем течении рек Проня и Ока этот вид в настоящее время является обычным при учётных съёмках молоди рыб [Иванчев, Иванчева, 2010]. В расположенному выше по течению р. Прони – Пронском вдхр., данный вид не зафиксирован [Быков, Митенков, 2017].

Доля бычка- кругляка в уловах волокушки на водоёме-охладителе Рязанской ГРЭС составляла около 1% по численности от всего улова. Характерной особенностью обитания этого вида в данном водохранилище является мозаичное распределение в литоральной зоне циркуляционного течения, обильно зараста-

ющей валлиснерией спиральной *Vallisneria spiralis* L. Подводное обследование показало, что бычки сосредоточены на песчаных участках дна, не застраивающих гидрофитами, а облов мальковым неводом таких подводных «полян», размером не более 2×2 м, среди сплошных зарослей валлиснерии затруднителен. Поэтому доля кругляка в уловах низкая, хотя при визуальном наблюдении концентрация его на таких участках дна относительно высокая [Быков и др., 2015].

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) – инвазийный вид с расширяющимся в бассейне Дона [Карбанов и др., 2009; Иванчева и др., 2014] ареалом. В наших уловах в бассейне Оки он впервые был зафиксирован в водоёме-охладителе Щёкинской ГРЭС осенью 2020 г. Его доля в уловах малькового невода составляла тогда 5,4% по численности. В уловах из других водоёмов-охладителей данный вид до настоящего времени не зафиксирован. Так как амурский чебачок ранее не отмечался в уловах волокушки в притоках Щёкинского вдхр. и вообще в водоёмах и водотоках Тульской обл., то появление его в водоёме-охладителе Щёкинской ГРЭС является примером случайной интродукции при зарыблении водохранилища посадочным материалом растительноядных рыб или сазана из рыболовных хозяйств, расположенных вероятно в Донском бассейне.

Что касается встречаемости в уловах традиционных объектов садкового рыболовства – радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) и сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869, то необходимо отметить, что данные виды не натурализуются в водоёмах-охладителях и их численность меняется в зависимости от количества рыб, уходящих при пересадках из садков действующих рыболовных хозяйств и интенсивности их вылова. Наибольшее количество поимок форели и сибирского осетра фиксировали в осенне-зимний период в Десногорском вдхр. [Быков и др., 2017].

Обсуждение

Для увеличения рыбопродуктивности водохранилищ с целью наиболее рациональ-

ного освоения их сырьевой базы методами «пастбищной аквакультуры» проводилась целенаправленная интродукция высокопродуктивных гидробионтов. В 1980-е гг. все водоёмы-охладители рассматриваемой группы зарыблялись толстолобиками и карпом [Никифоров и др., 1989; Мосияш, Саппо, 1989; Авинский и др., 1990]. Для борьбы с биопомехами (прежде всего зарастания макрофитами) методами биологической мелиорации в 1990-е гг. все водоёмы-охладители зарыблялись белым амуром, а водоёмы-охладители АЭС, а также Черепетской и Рязанской ГРЭС – чёрным амуром.

Разведение и товарное выращивание в садковых рыболовных хозяйствах канального сомика в эти годы приводило к уходу его из садков и натурализации во всех водоёмах-охладителях. Также в результате непреднамеренной интродукции, но несколько позднее (в 1990-е гг.), в водоёмах-охладителях Курской и Смоленской АЭС появились самовоспроизводящиеся популяции мозамбикской тиляпии и периодически встречаются в уловах радужная форель и сибирский осётр.

Активное расширение ареалов мелких чужеродных видов (горчак, ротан, амурский чебачок, бычки) и серебряного карася привело к появлению данных саморасселенцев в большинстве водоёмов-охладителей Центральной России.

Появление в Десногорском вдхр. наибольшего количества чужеродных для Днепровского бассейна видов рыб объясняется сочетанием положительных результатов всех векторов интродукции, описанных выше. Несколько меньшее число интродуцентов обитает в Курчатовском вдхр., вероятно из-за ликвидации садкового рыболовного хозяйства Курской АЭС. В водоёмах-охладителях ГРЭС зафиксировано наличие в составе ихтиофауны примерно одинаковое количество чужеродных видов рыб (табл. 3).

Таблица 3. Современный состав чужеродных видов рыб в водоёмах-охладителях АЭС и ГРЭС Центральной России

Семейства, виды рыб	Водоёмы-охладители					
	Смоленской АЭС (Десногорское вдхр.)	Курской АЭС (Курчатовское вдхр.)	Шатурской ГРЭС (Шатурские озёра)	Черепетской ГРЭС (Черепетское вдхр.)	Щёкинской ГРЭС (Щёкинское вдхр.)	Рязанской ГРЭС (Новомичуринское вдхр.)
Cyprinidae – карповые						
1. <i>Carassius auratus complex</i> – серебряный карась	2	3	3	3	3	3
2. <i>Cyprinus carpio</i> – сазан	1	2	2	2	2	2
3. <i>Hypophthalmichthys nobilis</i> – пёстрый толстолобик	2	1	1	1		1
4. <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> – белый толстолобик	2	2	1	2	2	2
5. <i>Ctenopharyngodon idella</i> – белый амур	2	2	1	1	1	2
6. <i>Mylopharyngodon piceus</i> – чёрный амур	1	1	1	1		2
7. <i>Rhodeus sericeus</i> – обыкновенный горчак	1	1	1	1	3	2
8. <i>Pseudorasbora parva</i> – амурский чебачок						2
Ictaluridae – икталуровые						
9. <i>Ictalurus punctatus</i> – канальный сомик	1	1	1	2	1	1
Cichlidae – цихловые						
10. <i>Oreochromis mossambicus</i> – мозамбикская тиляпия	1	2				
Gobiidae – бычковые						
11. <i>Neogobius fluviatilis</i> – бычок- песочник	2	2				
12. <i>Neogobius melanostomus</i> – бычок- кругляк						2
Odontobutidae - головешковые						
13. <i>Percottus glenii</i> – ротан	1				3	
Acipenseridae – осетровые						
14. <i>Acipenser baerii</i> – сибирский осётр	1					
Salmonidae – лососевые						
15. <i>Parasalmo penshinensis</i> – радужная форель	2					
Всего видов:	13	9	7	7	7	9

Примечание. 1 – редкий вид (встречаемость (*N*) <1%); 2 – обычный вид (встречаемость (*N*) 1–10%); 3 – многочисленный вид (встречаемость (*N*) > 10%).

Большее количество термофильных всеянцев в водоёмах-охладителях АЭС объясняется также натурализацией в них мозамбикской тиляпии, обитающей в условиях более высоких показателей температуры воды циркуляционного течения зимой по сравнению со сбросными водами ГРЭС, где они ниже пороговых для её выживания.

Сравнение динамики среднемесячных показателей температуры воды в водоёмах-охладителях ГРЭС в тёплый период года (с апреля

по ноябрь) за 1980-е гг. и за 2011–2017 гг. показало их схожесть. В зимний период разница температур воды в 7–9 °C объясняется существенным сокращением объёма тёплых сбросных вод в настоящее время, по сравнению с 1980-ми гг., когда объём выработки электроэнергии ГРЭС был максимальен [Никаноров и др., 1989; Авинский и др., 1990]. Соответственно и отепляющее влияние зоны циркуляционного течения в водоёмах-охладителях, как по площади, так и по интенсивности воз-

действия на биологические процессы в водоёмах, было существенно выше в тот период.

Падение объёма производства товарной рыбы в садковых рыбоводных хозяйствах на всех охладителях ГРЭС из-за снижения температуры воды зимой в начале XXI в. привело к сокращению площадей акватории водоёмов, занятых садковыми линиями и, соответственно, снижению объёма выпадающего через садковую дель комбикорма, основного компонента питания многих интродуцентов. Внедрение в технологическую схему разведения новых объектов садкового рыбоводства в Центральной России за последние 20 лет, за исключением упомянутых в данной работе, не проводилось. Преднамеренная интродукция за этот же период в рассматриваемой группе водоёмов также не осуществлялась.

Для видов китайского равнинного фаунистического комплекса отсутствие естественного воспроизводства, сокращение объёмов зарыбления и высокий пресс браконьерского вылова привели к стремительному сокращению их численности в среднем по водоёмам на 20% в год [Быков, 2016; 2020б]. Биологически не обоснованные, но излишне зарегулированные Росрыболовством нормативы по зарыблению водоёмов-охладителей мелким рыбопосадочным материалом с 2019 г. даже в значительных количествах не приводят к положительному результату. Было установлено, что степень выедания щукой *Esox lucius* L., 1758 и речным окунем сеголеток растительноядных рыб в зимний период, в 1.3–2.2 раза выше, чем молоди аборигенных видов, сходных размеров [Ермолин, 1989].

Размерно-возрастной состав стад растительноядных рыб полностью зависит от периодичности и объёмов зарыбления, поскольку наибольшее количество возрастных групп наблюдается только в регулярно зарыбляемых водоёмах.

При рассмотрении таксономической структуры ихтиофауны водоёмов-охладителей АЭС и ГРЭС Центральной России необходимо отметить, что наибольшая доля чужеродных видов характерна для сем. Cyprinidae (от 33 до 58%). Виды относящиеся к Percidae, Esocidae, Siluridae, Cobitidae, Nemacheilidae

являются в этих водохранилищах только аборигенами, а представители Gobiidae, Acipenseridae, Salmonidae, Odontobutidae, Ictaluridae и Cichlidae, наоборот, только чужеродными видами (табл. 4).

Учитывая относительно невысокое общее видовое разнообразие рыбного населения водоёмов-охладителей ГРЭС (17–25 видов) осредненный показатель суммарной доли чужеродных видов рыб для этой категории водохранилищ составляет 35.8%. Причём большую часть чужеродных видов в них составляют рыбы, основным вектором инвазии которых была преднамеренная интродукция.

Водоёмы-охладители АЭС, несмотря на большее количество обитающих в них видов рыб имеют в среднем более низкую долю аборигенов – 61%, вероятно из-за большей степени доступности проникновения чужеродных видов рыб по сравнению с водоёмаами-охладителями ГРЭС.

На водоёмах-охладителях АЭС до настоящего времени работают товарные рыбоводные хозяйства с широким ассортиментом культивируемых гидробионтов, отдельные экземпляры которых регулярно попадают в естественную среду обитания при пересадках, погрузках, уходах из садков при порезах и разрывах дели.

Эти водохранилища относительно регулярно зарыбляют в биомелиоративных целях. Причём посадочный материал для зарыбления в последние годы Филиалы Росэнергоатома не выращивают в местных садковых хозяйствах в связи с конкурсными процедурами по закупкам, а привозят из других регионов, обычно из Южного Федерального округа России, где натурализовавшиеся представители сем. Gobiidae или амурский чебачок [Карабанов и др., 2009] уже являются многочисленными видами в выростных прудах и подводящих каналах прудовых рыбоводных хозяйств.

Реки Днепровского бассейна – Десна и Сейм, на которых построены водоёмы-охладители Смоленской и Курской АЭС, имеют более разнообразный состав чужеродной ихтиофауны [Семенченко и др., 2014] чем притоки р. Оки – Черепеть, Упа, Проня, в зоне подпора которых функционируют водоёмы-охладители ГРЭС [Быков, Митенков, 2017].

Таблица 4. Соотношение представителей аборигенных и чужеродных видов в составе ихтиофауны водоёмов-охладителей АЭС и ГРЭС Центральной России

Соотношение аборигенных и чужеродных видов рыб	Водоёмы-охладители											
	Смоленской АЭС (Десногорское вдхр.)		Курской АЭС (Курчатовское вдхр.)		Шагурской ГРЭС (Шатурсkie озера)		Черепетской ГРЭС (Черепетьское вдхр.)		Щёкинской ГРЭС (Щёкинское вдхр.)		Рязанской ГРЭС (Новомичуринское вдхр.)	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Cyprinidae – карповые												
Аборигенных	12	66.7	13	65	9	52.9	5	41.7	8	57.1	11	61.1
Чужеродных	6	33.3	7	35	8	47.1	7	58.3	6	42.9	7	38.9
Percidae – окуневые												
Аборигенных	3	100	3	100	3	100	2	100	2	100	3	100
Чужеродных	0		0		0		0		0		0	
Esocidae – щуковые												
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0		0		0	
Siluridae – сомовые												
Аборигенных	0		1	100	0		0		0		0	
Чужеродных	0		0		0		0		0		0	
Cobitidae – вьюновые												
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0				0		0		0		0	
Nemacheilidae – немахейловые												
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0		0		0	
Ictaluridae – икталуровые												
Аборигенных	0		0		0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100	1	100
Cichlidae – цихловые												
Аборигенных	0		0		0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	1	100	0		0		0		0	
Gobiidae – бычковые												
Аборигенных	0		0		0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	1	100	0		0		0		1	100
Odontobutidae – головешковые												
Аборигенных	0		0		0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	0		0		0		1	100	0	
Acipenseridae – осетровые												
Аборигенных	0		0		0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	0		0		0		0		0	
Salmonidae – лососевые												
Аборигенных	0		0		0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	0		0		0		0		0	
Всего видов:	31	100	29	100	23	100	17	100	20	100	25	100
в том числе: аборигенных	18	53	20	69	15	65.2	10	58.8	13	65	17	68
чужеродных	13	47	9	31	8	34.8	7	41.2	7	35	8	32

Наблюдая динамику встречаемости саморасселенцев в водоёмах-охладителях АЭС, возможно спрогнозировать появление новых видов, прежде всего, относящихся преимущественно к семейству Gobiidae, с учётом расположения этих водоёмов на притоках Днепровского инвазионного коридора, где представители данного семейства [Слынько и др., 2010; Семенченко и др., 2014] составляют наибольшую долю в составе чужеродных представителей ихтиофауны бассейна р. Днепр.

Сходная ситуация прогнозируется с появлением бычка-кругляка в водоёмах-охладителях ГРЭС, расположенных в бассейне р. Оки, где данный вид активно расширяет ареал как в самой Оке, так и в её притоках.

Зарыбление водохранилищ спецводопользования посадочным материалом растительноядных рыб из прудовых рыбоводных хозяйств юга России приведёт на разном временном промежутке к появлению в них амурского чебачка.

Заключение

В водоёмах-охладителях АЭС обитает большее количество чужеродных видов рыб, чем в водоёмах-охладителях ГРЭС, по причине более стабильного термического режима, благоприятного для обитания натурализовавшихся стенотермных представителей тропической ихтиофауны.

Доля представителей китайского пресноводного фаунистического комплекса, объектов пастьбищной аквакультуры и биомелиорации в структуре ихтиофауны водоёмов-охладителей зависит, прежде всего, от объёмов зарыбления и интенсивности эксплуатации их запасов.

Наиболее многочисленным инвазийным видом во всех водоёмах данной группы является серебряный карась. Количество чужеродных видов рыб в водоёмах-охладителях будет увеличиваться преимущественно за счёт мелких по размерам саморасселенцев, вероятнее всего представителей семейств Gobiidae и Cyprinidae.

Финансирование работы

Обследование водоёмов проведено в рамках выполнения ежегодного государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» по ресурсной тематике в целях разработки прогноза рекомендуемого вылова водных биоресурсов во внутренних водоёмах России.

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

- Абраменко М.И. Адаптивные механизмы распространения и динамики численности *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе (на примере Азовского бассейна) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 2. С. 3–27.
- Авакян А.Б., Шарапов В.А. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.: Энергия, 1977. 400 с.
- Авинский В.А., Печников А.С., Филиппов А.А. О рациональном рыбохозяйственном использовании водоёмов-охладителей (на примере Черепетского водохранилища) // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1990. Вып. 309. С. 112–118.
- Акселева Ю.Ю. Динамика численности и видовой состав рыб рыбопропускного устройства Фёдоровского гидроузла (р. Кубань) за период с 2011 по 2015 годы // В сб.: Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы. Мат. 6-й междунар. научно-практич. конф., посвящ. 105-летию со дня рожд. д-ра биол. наук, проф. В.Е. Тимофеева и 95-летию со дня рожд. канд. биол. наук, доцента А.И. Борисовой / Отв. ред. С.И. Павлов. Самара: СГСПУ, 2017. С. 118–122.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 1. 382 с.
- Безносов В.Н., Кучкина М.А., Суздалева А.Л. Исследование процесса термического эвтрофирования в водоёмах-охладителях АЭС. // Водные ресурсы. 2002. Т. 29. № 5. С. 610–615.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 322 с.
- Быков А.Д. Рыбохозяйственное значение и оценка влияния белого амура на экосистему водоёмов-охладителей Центральной России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2016. № 2. С. 25–36.

- Быков А.Д. Современное состояние ихтиофауны курских водохранилищ // Вопросы рыболовства. 2020а. Т. 21. № 2. С. 169–180.
- Быков А.Д. Промыслово-биологическая характеристика толстолобика Десногорского водохранилища // Рыбное хозяйство. 2020б. № 4. С. 79–84.
- Быков А.Д. Результаты рыбохозяйственных исследований Шатурской группы озёр // Рыбное хозяйство. 2021. № 1. С. 52–60.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А. Современное состояние ихтиофауны водохранилищ Тульской области // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18. № 4. С. 446–461.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А., Меньшиков С.И. Современное состояние и состав рыбного населения Десногорского водохранилища // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2017. № 9. С. 28–43.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А., Меньшиков С.И., Соловьёв И.Н. Особенности формирования и состав рыбного населения водоёма-охладителя Рязанской ГРЭС // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2015. № 8. С. 11–21.
- Быков А.Д., Староверов Н.Н. Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в структуре ихтиоценозов водохранилищ Тульской области // Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 66–69.
- Ермолин В.П. К расчёту длины и навески посадочного материала при выпуске в водоёмы с естественной ихтиофауной // Растильноядные рыбы в водоёмах разного типа. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 301. С. 130–144.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань: НП «Голос губернии», 2010. 292 с.
- Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П., Сарычев В.С. Распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в бассейне Верхнего Дона // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 2. С. 40–46.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Новые находки амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) в Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2. № 1. С. 2–6.
- Коткин К.С. Реабилитация экосистемы водоёма-охладителя Курской АЭС после массовой гибели тиляпии // Вода: химия и экология. 2013. № 3 (57). С. 118–122.
- Кудерский Л.А. Самоакклиматизация американского канального сомика в Черепетском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 187. С. 219–232.
- Лапин С.А., Гангнус И.А., Зозуля Н.М. Специфика сезонной изменчивости гидролого-гидрохимических характеристик Десногорского водохранилища // Вопросы рыболовства. 2014. Т. 15. № 3. С. 277–284.
- Лапина Н.М., Грузевич А.К., Гангнус И.А., Тригуб А.Г. Экспедиционные исследования среды обитания гидробионтов в пресноводных водоёмах Центральной части России в 2015 г. // Труды ВНИРО. 2016. Т. 159. С. 207–210.
- Материалы, обосновывающие объёмы возможного вылова водных биоресурсов во внутренних водах Российской Федерации за исключением внутренних морских вод Российской Федерации на 2018 год / Фонды ФГБНУ «ВНИРО». М.: ВНИРО, 2017. Т. 4 (в 2 книгах): Волжско-Каспийский рыбохозяйственный бассейн. Книга 1: Северный рыбохозяйственный район Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна. 330 с.
- Мишвелов Е.Г., Олейников А.А. Канальный сомик верхнего и среднего течения р. Большой Егорлык // Российский журнал биологических инвазий. 2008. Т. 1. № 1. С. 32–35.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоёмов (обзор) // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 7–69.
- Мосияш С.С., Саппо Г.Б. Биологические показатели и численность промысловых видов рыб водоёма-охладителя Курской АЭС // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 227. С. 80–88.
- Никитенко А.И., Горячев Д.В., Клец Н.Н., Зингис И.В., Назаров А.С., Кароваев А.Н. Результаты ихтиологических исследований на Черепетском водохранилище в 2021 году // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2022. Т. 16. № 12 (203). С. 807–816.
- Никаноров Ю.И., Чумаков В.К., Ермолин В.П., Таиров Р.Г. Ихтиофауна, состояние рыбных запасов и перспективы рыбохозяйственного использования водоёмов-охладителей // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 227. С. 3–35.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 265 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И., Кафтаникова О.Г., Ленчина Л.Г., Калиниченко Р.А., Виноградская Т.А., Новиков Б.И., Афанасьев С.А., Синицына О.О. Гидробиология водоёмов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. Киев, Украина: Наукова думка, 1991. 192 с.
- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Percottus glebbi* Dybowsky, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2. № 1. С. 22–35.
- Северин С.О., Сазонова Е.А., Александров Ю.В. Пространственно-временная структура распределения, роста и численности молоди рыб в водохранилищах энергетических объектов Тульской области // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1994. Вып. 328. С. 11–49.
- Семенченко В.П., Сон М.О., Новицкий Р.А., Квач Ю.В., Панов В.Е. Чужеродные макробес позвоночные и рыбы в бассейне реки Днепр // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 4. С. 76–96.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3. № 4. С. 74–89.
- Суздалева А.Л., Безносов В.Н., Горюнова С.В. Биологические инвазии в природно-технических системах //

Вестник Российского университета дружбы народов.
Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности.
2015. № 3. С. 34–39.

Терещенко В.Г., Надиров С.Н. Формирование структуры
рыбного населения предгорного водохранилища //
Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 2. С. 169–178.

ALIEN FISH SPECIES IN COOLING RESERVOIRS OF NUCLEAR POWER PLANTS AND STATE DISTRICT POWER STATIONS OF CENTRAL RUSSIA

©2023 Bykov A.D.

All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),
Moscow, 105187, Russia
e-mail: 89262725311@mail.ru

The article presents an overview of alien fish species living in cooling reservoirs of nuclear power plants and state district power stations in Central Russia. A brief description of recipient reservoirs is given as a habitat for thermophilic fish species that are not characteristic of the native ichthyofauna of the region. The essays on the history of the appearance of these species, the peculiarities of biology, occurrence in catches, and fishery significance in six small reservoirs of special water management located within the borders of the Moscow, Smolensk, Ryazan and Kursk regions of Russia are given. The main vectors of invasions of hydrobionts in cooling reservoirs for each alien species recorded as a result of ichthyological monitoring in this group of reservoirs are shown. The forecast of the dynamics of the number of alien fish species is given depending on changes in the thermal regime of reservoirs, the volume of stocking and the intensity of fishing in the cooling reservoirs of nuclear power plants and power plants of Central Russia.

Keywords: cooling pond, alien fish species, introduction, self-spreading, naturalization.

ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА АКТИВНОСТЬ ОКСИДОРЕДУКТАЗ В ТКАНЯХ МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА В ЧЁРНОЕ МОРЕ *ANADARA* *KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)

© 2023 Головина И.В.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, 299011, Россия
e-mail: ivgolovina@mail.ru

Поступила в редакцию 26.05.2022. После доработки 28.04.2023. Принята к публикации 18.05.2022

Изучали влияние солёности на активность ферментов энергетического обмена и антиоксидантной защиты: малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37), лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и каталазы (1.11.1.6) в тканях анадары. Четыре группы взрослых моллюсков (длина раковины 37.0–55.5 мм) в течение двух суток подвергли экспозиции к различной солёности (15‰, 25‰, 35‰ и 45‰) при температуре воды 21 °C и постоянной аэрации (6.5 ± 0.3 мг O₂/л). Активность МДГ достигала максимальной величины в ткани ноги и гепатопанкреаса анадары при нативной для вселенца солёности 35‰, достоверно превысив свои значения в условиях 15 и 25‰ в 1.7 раза ($p < 0.05$) в обеих тканях; в жабрах активность фермента сохранялась на стабильном уровне. Обнаружена тенденция к увеличению активности ЛДГ в ноге и жабрах на 24–48% в условиях солёности 25–35‰ на фоне крайне низкой активности фермента в гепатопанкреасе во всех опытах. Установлена отрицательная корреляция (r) в ноге и жабрах между индексом МДГ/ЛДГ и активностью ЛДГ (от –0.66 до –0.82, $p < 0.05$). Максимальная активность каталазы в ноге, жабрах и гепатопанкреасе отмечена в интервале солёности 25–35‰. В жабрах выявлена значительная корреляция активности каталазы и ЛДГ при 25‰ ($r = 0.72$, $p < 0.05$) и 35‰ ($r = 0.96$, $p < 0.05$), а также активности каталазы и МДГ ($r = 0.71$ –0.89, $p < 0.05$) во всем исследованном диапазоне солёности. Синхронное снижение активности оксидоредуктаз за пределами оптимальной солёности для анадары (25–35‰) может быть одной из причин замедления роста моллюсков в водоёмах, где солёность не оптимальна.

Ключевые слова: *Bivalvia*, Arcidae, вид-вселенец, солёностная толерантность, метаболические маркеры, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-40-50

Введение

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* – индо-тихоокеанский вселенец, проник в Чёрное море немногим более полувека назад, впервые обнаружен в акватории Кавказского побережья в 1968 г. [Киселёва, 1992]. Экзотический вид имеет сложную таксономическую историю: первоначально на основании морфологических характеристик был идентифицирован как *Cunearca cornea*/*Scapharca cornea* (Reeve, 1844), затем как *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789), но с помощью генетических маркеров было показано, что вселившаяся анадара соответствует таксону *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) [Krapal et al., 2014; Strafella et al., 2017]. Чужеродный вид образовал в Азово-Черноморском бассейне устойчивые поселения и успешно конкурирует с аборигенными

Bivalvia благодаря комплексу поведенческих, физиологических и биохимических реакций, позволяющих выживать в условиях пониженной солёности, антропогенного загрязнения, воздействия гипоксии и сероводорода [Анистратенко, Халиман, 2006; Soldatov et al., 2010; Golovina et al., 2016; Головина, 2019; Zhivoglyadova et al., 2021].

Естественный ареал анадары охватывает широкий диапазон солёности: от океанической (32–35‰) до слабосолёной воды Азовского моря (10–14‰). Моллюск успешно интегрируется в сообщества макрозообентоса морских лагун с неустойчивым гидрологическим режимом, где солёность значительно варьирует [Rinaldi, 1985; Acarli et al., 2012; Kolyuchkina et al., 2019]. Время выживания *A. kagoshimensis* (=*Scapharca inaequivalvis*) при солёности 7–9‰ составляет примерно

две недели [Suzuki et al., 2012]. Её способность существовать при различной солёности, эвригалинность, зависит от разнообразных адаптаций и продолжает изучаться для целей экологического мониторинга, а также марикультуры, поскольку кровьсодержащие моллюски сем. Arcidae обладают высокой питательной ценностью и обилием биоактивных веществ [Suzuki et al., 2012; Wang et al., 2017]. На протяжении года исследованы рост и выживаемость молоди *A. kagoshimensis* (=*A. inaequivalvis*), выращенной в подвесных сетях в лагуне Суфа (Измир, Турция) в условиях естественного сезонного изменения солёности (от 33.4 до 43.8‰) и температуры (от 8–9 до 31 °C) [Acarli et al., 2012], при этом выживаемость моллюска достигала 65–100%, хотя рост происходил довольно медленно. Определены иммунные параметры (фагоцитарная активность лимфоцитов крови, содержание активных форм кислорода, активность лизоцимов и кислых фосфатаз, общее количество лимфоцитов крови), а также изменчивость генов, связанных с осмотической регуляцией, у *A. kagoshimensis* в условиях различной солёности и при внезапном понижении солёности, которое имитировало приток пресной воды после ливня на побережье Китая [Zhang et al., 2019]. При помощи методов проточной цитометрии и световой микроскопии исследовано влияние экспериментальной гипоосмотической нагрузки на морфофункциональные показатели гемоцитов черноморской *A. kagoshimensis* [Kladchenko et al., 2021].

Метаболические аспекты адаптации анадары к широкому диапазону солёности до настоящего времени освещены не в полной мере. Представляет интерес установление биохимической стратегии поддержания энергетического обмена в тканях *A. kagoshimensis* при колебаниях солёности морской воды, что может приводить к дополнительным энергетическим затратам и/или снижению аэробной активности моллюсков [Berger, Kharazova, 1997; Sokolova et al., 2012; Carregosa et al., 2014]. Неспецифические ферментные биомаркеры – малатдегидрогеназа (МДГ), лактатдегидрогеназа (ЛДГ) и каталаза используются в процессе изучения физиолого-биохимиче-

ских реакций моллюсков на гипоксию/аноксию, сероводородное заражение, изменение температуры и солёности, подкисление и загрязнение морской воды [Горомосова, Шапиро, 1984; Paganini et al., 2010; Golovina et al., 2016; Somero et al., 2017; Dong et al., 2018; Yusseppone et al., 2018; Головина, 2019; Haider et al., 2019; Sokołowski et al., 2021]. Ферменты дегидрогеназы, особенно ЛДГ и цитоплазматическая МДГ, являются удобной экспериментальной системой для исследователей [Somero, 2010; Bishop, Iliffe, 2012; Yancey, Siebenaller, 2015; Dong et al., 2018]. Активность цитозольной МДГ у факультативных анаэробов гораздо выше митохондриальной, фермент играет жизненно важную роль в энергетическом обмене у всех эукариот, в том числе и моллюсков [Горомосова, Шапиро, 1984, Gietl, 1992]. Он участвует в генерации и перемещении восстанавливающих эквивалентов между различными субклеточными органеллами, катализирует взаимное превращение оксалоацетата и малата, малат-аспартатный шунт. ЛДГ является терминальным ферментом гликолиза, используется как индикатор интенсивности анаэробного метabolизма. Соотношение активности МДГ и ЛДГ, конкурирующих за цитозольный НАДН, характеризует метаболическую направленность процессов, величина индекса МДГ/ЛДГ в тканях гидробионтов растёт при адаптации к негативным воздействиям [Горомосова, Шапиро, 1984; Bishop, Iliffe, 2012; Головина, 2019]. Каталаза принадлежит к числу наиболее интенсивно изучаемых антиоксидантных ферментов, участвует в первичной защите клеток от окислительного повреждения, отсутствует в анаэробных условиях и индуцируется кислородом [Miroshnichenko, 1992; Hermes-Lima, Zenteno-Savin, 2002; Amira, Sifi, Soltani, 2011]. В настоящей работе исследовали в условиях эксперимента *in vivo* влияние краткосрочной солёносной нагрузки разного уровня на активность оксидоредуктаз – МДГ, ЛДГ и каталазы – в тканях двустворчатого моллюска-вселенца *A. kagoshimensis*.

Материал и методика

Взрослые особи *A. kagoshimensis* собраны в августе 2021 г. водолазом вручную на глу-

бине 17 м в бухте Ласпи ($44^{\circ}24'46,7''$ с. ш.; $33^{\circ}42'19,1''$ в. д.). Моллюски были полностью погружены в песчано-илистые осадки, их присутствие выдавали небольшие воронки. После транспортировки моллюсков очистили от эпифионтов на створках и поместили в аквариум с проточной морской водой. Высота раковины анадары (от макушки до края створки) составляла от 29.0 до 44.5 мм, длина – от 37.0 до 55.5 мм. Через неделю моллюсков разделили на четыре группы, по 7 экз. в каждой. Необходимую солёность в аквариумах создавали постепенно, растворяя морскую соль (Red Sea Salt, Франция) со скоростью 1% в час. Затем в течение двух суток моллюсков подвергли экспозиции к различной солёности: 15% (контроль), 25%, 35% и 45% при температуре воды в аквариумах 21°C и постоянной аэрации (6.5 ± 0.3 мг $\text{O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$). Для удаления метаболитов в аквариумах ежедневно обновляли воду, сохраняя величину солёности. Содержание кислорода в воде контролировали с помощью оксиметра ELWRO PRL T N5221 (Польша), солёность – портативным рефрактометром WZ212 (Kelilong Electron Co., China). Моллюсков кормили смесью микроводорослей, содержащей *Isochrysis galbana* Parke, 1949 и *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher, 1959.

Препарирование тканей, гомогенизацию и центрифugирование проводили при охлаждении ($0\text{--}4^{\circ}\text{C}$). Иссечённые ткани мгновенно замораживали на сухом льду и до последующего биохимического анализа хранили при температуре -80°C в морозильной камере (Farma 900 Series, ThermoScientific, USA). Активность МДГ (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) и ЛДГ (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27) измеряли спектрофотометрически при длине волны 340 нм по скорости окисления восстановленной формы кофермента НАДН, используя в качестве среды выделения 0.2 М Трис-НСl буфер, pH 7.5 [Мильман и др., 1974]. Реакцию начинали внесением аликвоты супернатанта, хранящегося во льду, и фиксировали изменение оптической плотности через каждые 30 с в течение 2–3 мин. Субстратом для определения активности ЛДГ служил пируват, для МДГ – оксалоацетат. Активность каталазы (H_2O_2 :

H_2O_2 -оксидоредуктаза; 1.11.1.6) оценивали по изменению экстинции при длине волны 410 нм с помощью метода, основанного на способности пероксида водорода формировать с молибдатом аммония окрашенный комплекс [Гирин, 1999]. Активность ферментов измеряли в цитоплазме тканей при температуре инкубации реакционной смеси 25°C . Содержание белка определяли микробиуретовым методом, используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин. Колориметрическую реакцию проводили при комнатной температуре в течение 15 мин и измеряли оптическую плотность при 330 нм.

Статистическая обработка и графическое оформление полученной информации проводились при помощи стандартного программного обеспечения Microsoft Excel. Результаты представлены как $\bar{x} \pm \text{SE}$, для всех случаев отбора проб $n=7$. Для каждого измерения проводили 2–3 повторности, результаты соответствующих повторностей усредняли. Различия считались достоверными при $p < 0.05$. Рассчитывали линейный коэффициент корреляции (r).

Результаты

В ходе экспериментов установлено изменение активности оксидоредуктаз – МДГ, ЛДГ и каталазы – в тканях анадары под влиянием различной солёности среды. Результаты выражены в процентах по отношению к контролю (15 %) соответствующих тканей моллюсков и отражены на рисунке (рис. 1 A – D). Взрослые особи анадары в течение двух суток выдерживали заданный уровень солёности, гибели моллюсков не происходило.

Активность МДГ достигала своего максимального уровня в ноге и гепатопанкреасе моллюска при солёности 35%, достоверно превысив свои значения в условиях 15 и 25% в 1.7 раза ($p < 0.05$) в обеих тканях (рис. 1 A). Дальнейшее увеличение солёности до 45% вызвало тенденцию к снижению активности МДГ в ноге и гепатопанкреасе. Характер динамики активности фермента в этих тканях в интервале солёности от 15 до 45% был одинаков. Однако в ноге анадары при 45% активность МДГ практически вернулась к исходной величине и существенно не отличалась

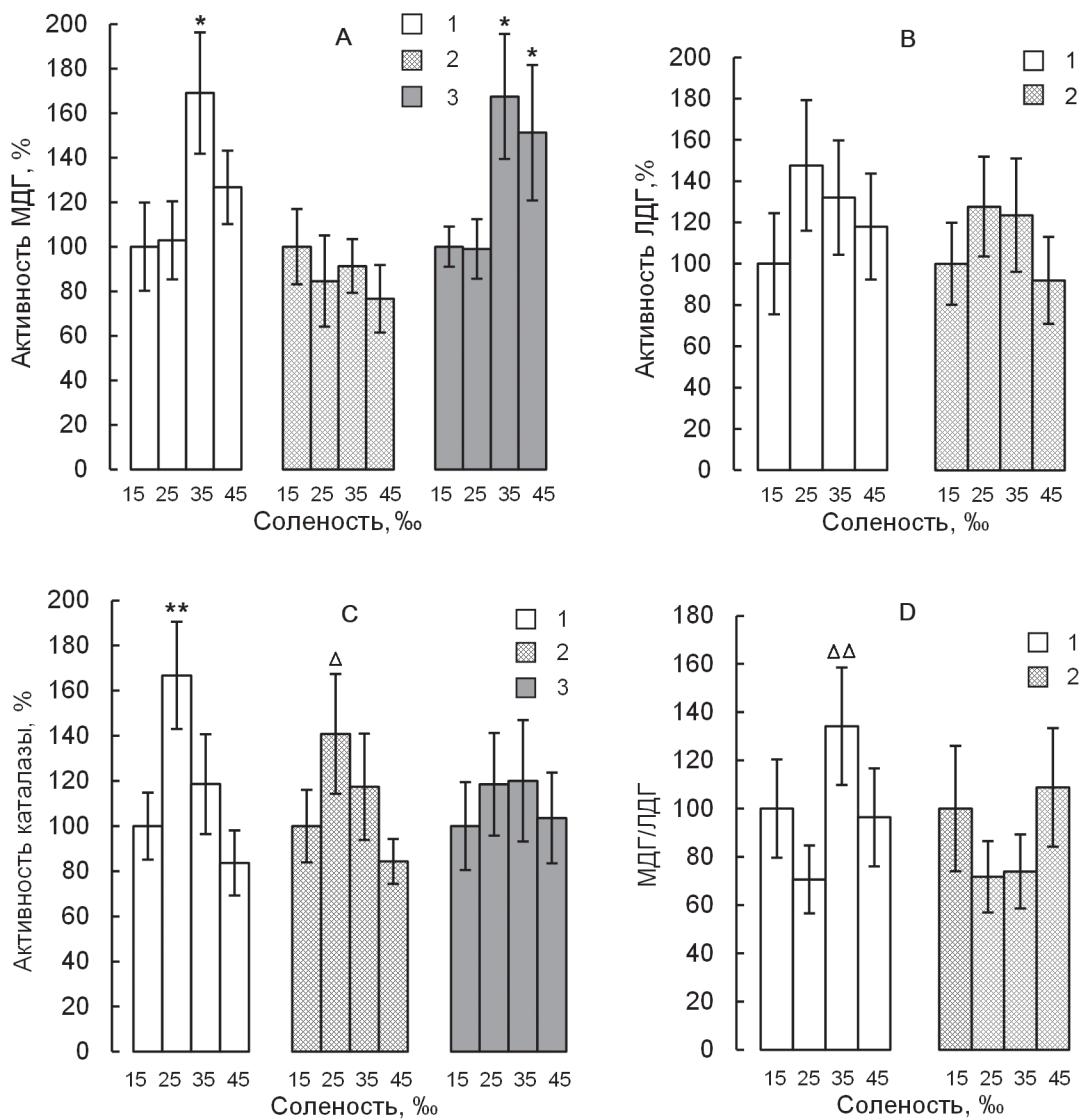


Рис. 1. Влияние солёности на активность малатдегидрогеназы (А), лактатдегидрогеназы (В), каталазы (С) и индекс МДГ/ЛДГ (Д) в ноге (1), жабрах (2) и гепатопанкреасе (3) *A. kagoshimensis*. Различия значимы при $p<0.05$: * – по сравнению с 15 и 25‰; ** – по сравнению с 15 и 45‰; Δ – по сравнению с 45‰; ΔΔ – по сравнению с 25‰.

от таковой при 15 и 25‰, а в гепатопанкреасе – сохранилась на более высоком уровне по сравнению 15 и 25‰ ($p<0.05$). В жабрах анадары не зафиксировано значительных колебаний активности МДГ в исследованном диапазоне солёности.

Активность ЛДГ в ноге и жабрах при солёности 25–35‰ увеличивалась на 24–48%, изменения не были статистически значимы, но обе ткани проявили синхронную вариацию активности заключительного фермента гликолиза в широком интервале солёности: от 15 до 45‰ (рис. 1 В). В гепатопанкреасе анадары установлена крайне низкая, следовательно, активность ЛДГ во всех опытах, вследствие чего она не отображена на диаграмме.

Максимальная величина индекса МДГ/ЛДГ выявлена в ноге анадары при 35‰ (рис. 1 Д), что в 1.9 раза выше, чем при 25‰ ($p<0.05$). Увеличение индекса было обусловлено значительным повышением активности МДГ при 35‰ (рис. 1 А). В жабрах соотношение активности ферментов гликолиза демонстрировало V-образную тенденцию к увеличению при солёности 15 и 45‰ как результат снижения активности ЛДГ в этих условиях (рис. 1 В). За исключением опыта при 35‰, величина индекса МДГ/ЛДГ в ноге и жабрах в других экспериментах была практически идентична. Установлена отрицательная корреляция (r) в ноге и жабрах между индексом МДГ/ЛДГ и активностью ЛДГ во всех опытах (от -0.66 до -0.82 , $p<0.05$).

Реакция каталазы в ноге и жабрах была аналогична динамике активности ЛДГ в этих тканях: максимальная активность каталазы отмечена в интервале солёности 25–35‰ (рис. 1 С). Подобная картина, но с меньшей амплитудой изменений активности каталазы, наблюдалась в гепатопанкреасе. Наибольшие изменения активности каталазы произошли в ноге анадары. По сравнению с контролем активность фермента увеличилась в 1.7 раза при 25‰ ($p<0.05$), затем снижалась относительно своего максимума: в 1.4 раза при 35‰ и в 2 раза при 45‰ ($p<0.05$). В жабрах активность каталазы и МДГ положительно коррелировала во всём исследованном диапазоне солёности ($r = 0.71\text{--}0.89$, $p<0.05$). Значительная корреляция в жабрах выявлена также между активностью каталазы и ЛДГ при 25‰ ($r = 0.72$, $p<0.05$) и 35‰ ($r = 0.96$, $p<0.05$).

Обсуждение

Уровень минерализации водной среды ограничивает распространение гидробионтов, влияя на их жизнедеятельность и возможность натурализации в новом водоёме, успех адаптации организмов во многом зависит от способности перестраивать водно-солевой обмен [Berger, Kharazova, 1997; Sokolova et al., 2012]. Чтобы получить более полное представление о механизме солёносной толерантности *A. kagoshimensis* в настоящей работе мы проанализировали реакцию оксидоредуктаз энергетического обмена и антиоксидантной защиты в тканях анадары на изменение солёности от 15 до 45‰, что соответствует диапазону солёности воды в местах естественных поселений вида [Анистратенко, Халиман, 2006; Acarli et al., 2012; Kolyuchkina et al., 2019; Zhivoglyadova et al., 2021]. В соответствии с нашими результатами, активность МДГ в ноге и гепатопанкреасе *A. kagoshimensis* достигала максимальной величины в условиях нативной океанической солёности – 35‰, что свидетельствует об увеличение метаболической активности при оптимальной солёности для вселенца, а также о возможности значительной вариации активности фермента даже в небольшом временном масштабе. Активность МДГ в жабрах анадары обладала большей устойчи-

востью по сравнению с тканями ноги и гепатопанкреаса к кратковременному изменению солёности, аналогичные результаты были получены нами ранее в условиях экспериментального воздействия сероводорода [Головина, 2019]. Сохранение высокой активности МДГ в тканях обусловлено преадаптацией гидробионтов к анаэробиозу [Bishop, Iliffe, 2012; Somero et al., 2017]. Для двустворчатого моллюска *Potamocorbula amurensis* (=*Corbula amurensis*) (Schrenck, 1862), инвазивного вида в заливе Сан-Франциско (США), установлено, что активность МДГ положительно коррелировала с солёностью в тканях ноги и мантии при акклиматации к солёности 2‰, 14‰ (контроль) и 28‰ [Paganini et al., 2010]. В интервале от низкой до высокой солёности активность МДГ достоверно увеличивалась в ноге и мантии на 18 и 38%, соответственно. Средняя скорость фильтрации у *P. amurensis* при 28‰ была вдвое выше, чем при 2‰ ($p<0.05$). Сообщается, что у *A. kagoshimensis* (=*Scapharca subcrenata*) (Lischke, 1869) в процессе акклиматации (14–20 дней) по мере снижения солёности от 33‰ (нативная) до 13‰ наблюдались гистологические изменения в мантии и жабрах вплоть до некроза и вакуолизации эпителия и отпадения ресничек [Shin et al., 2009]. Соотношение между потребляемым кислородом и выделяемым азотом в атомных эквивалентах (отношение O/N) в данном эксперименте варьировало от 27 до 1, при этом значения уменьшались с уменьшением солёности, что свидетельствует об увеличении использования белка как источника энергии при адаптации к более низкой солёности.

Помимо участия в энергетическом обмене аминокислоты и их катаболиты используются морскими моллюсками в качестве осмолитов [Yancey et al., 1982; Carregosa et al., 2014]. Органические осмолиты в отличие от солей не разрушают макромолекулы даже при высоких концентрациях и эвригалинные виды накапливают их. По-видимому, это сыграло положительную роль в адаптации *A. kagoshimensis* как тепловодной формы морей Индо-Пацифики к более низкой температуре и солёности Чёрного моря, так как в жабрах и гепатопанкреасе успешного вселен-

ца содержание аминокислот в 2.8–5.4 раза, а мочевины – в 20–27 раз выше по сравнению с аборигенной мидией *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 [Soldatov et al., 2010], приспособленной к более узкому диапазону солёности (14–27‰) [Шурова, 2013]. Многие органические осмолиты обладают цитопротекторными свойствами, что, возможно, способствует относительно стабильной активности оксидоредуктаз анадары в широком диапазоне солёности. Так, упомянутый осмолит мочевина является низкомолекулярным антиоксидантом, естественным криопротектором, влияет на конформационную структуру и функцию ферментов, в том числе ЛДГ, способен образовывать клатратную сеть, связывать ионы металлов переменной валентности и защищать от токсичности сульфидов. [Стид, Этвуд, 2007; Yancey, Siebenaller, 2015]. Предполагают, что различные смеси осмолитов служат для детоксикации сульфидных радикалов и/или хранения сульфидов для будущего использования сульфидокисляющими микробными эндосимбионтами в жабрах моллюсков, подобно анадаре, обитающих в осадочных породах [Gainey, Greenberg, 2005; Yancey, Siebenaller, 2015]. Благодаря органическим осмолитам морские беспозвоночные выживают при высоких осмоляльностях несмотря на постоянные разрывы ДНК, число которых коррелирует с повышением содержания внутриклеточных неорганических ионов [Dmitrieva et al., 2006].

В пределах экологически значимого диапазона солёность обычно оказывает умеренное влияние на биоэнергетические потребности водных беспозвоночных [Sokolova et al., 2012]. Согласно нашим данным, активность ЛДГ и каталазы понижается при отклонении солёности от оптимальной (25–35‰), что согласуется с характерной для моллюсков способностью снижать интенсивность метаболизма в ответ на воздействие неблагоприятных факторов среды [Горомосова, Шапиро, 1984; Высоцкая и др., 2005; Yusseppone et al., 2018; Головина, 2019]. Установленная тенденция к росту индекса МДГ/ЛДГ в тканях анадары в условиях пониженной и повышенной солёности также является неспецифической реакцией моллюсков на многие

воздействия внешней среды и обусловлена, в основном, снижением активности ЛДГ, что позволяет моллюскам избегать чрезмерного накопления лактата и сохранять кислотно-щелочной баланс в тканях. Отрицательная корреляция между величиной индекса МДГ/ЛДГ и активностью ЛДГ в наших опытах иллюстрирует этот процесс. Незначительное снижение активности каталазы при 15 и 45‰ указывает на отсутствие окислительного стресса и отражает устойчивость анадары к широкому диапазону солёности. Показана тенденция к снижению активности каталазы у штаммов с разной окраской раковины у ма-нильского моллюска *Ruditapes philippinarum* (A. Adams & Reeve, 1850) с уменьшением солёности в течение суток с 30 до 5‰ [Nie et al., 2020]. Такой тип реакции встречается у животных с высоким уровнем антиоксидантной защиты [Hermes-Lima, Zenteno-Savin, 2002; Yusseppone et al., 2018]. Примечательно, что характер динамики скорости фильтрации и дыхания двусторчатого моллюска-вселенца *Brachidontes pharaonis* (P. Fischer, 1870) при солёности 15, 25, 37 и 45‰ представляется собой куполообразную кривую [Sarà et al., 2008], что совпадает с изменением активности ЛДГ и каталазы в том же интервале солёности в тканях *A. kagoshimensis* в наших опытах. Относительно высокая активность МДГ и незначительное снижение активности ЛДГ предполагает сохранение доминирующей роли аэробного энергетического пути у *A. kagoshimensis* в условиях кратковременной солёносной нагрузки. По-видимому, стабильный уровень активности МДГ в жабрах при различной солёности обусловлен способностью анадары экономно потреблять кислород даже в условиях нормоксии [Soldatov et al., 2010]. Сообщается, что активность МДГ положительно коррелирует со скоростью потребления кислорода у моллюсков и может быть альтернативным показателем скорости дыхания и фильтрации [Dahlhoff et al., 2002; Sokołowski et al., 2021]. Производство оксалоацетата и малата зависит от интенсивности аэробного метаболизма (дыхания митохондрий) и активности цитозольной МДГ: повышенная активность митохондриальной цепи электронного транспорта приводит к росту

активности малатного пути шунтирования, где малат переносится в цитозоль и превращается обратно в оксалоацетат цитозольной МДГ [Gagné et al., 2009]. Установленная положительная корреляция между активностью оксидоредуктаз и каталазы в жабрах *A. kagoshimensis*, схожий характер динамики активности ЛДГ и каталазы в тканях ноги и жабр свидетельствуют о функциональной связи и сбалансированности процессов энергетического обмена и антиоксидантной (АО) защиты в тканях вселенца в исследованном диапазоне солёности. Известно, что *A. kagoshimensis* способна поддерживать необходимый уровень окислительных процессов и АО защиты, благодаря эритроцитарному гемоглобину, значительному пулу каротиноидов и других низкомолекулярных антиоксидантов, а также эффективности ферментов АО системы [Gostyukhina et al., 2013; Golovina et al., 2016].

В то же время, в тканях инвазивного для прибрежной системы Португалии манильского двустворчатого моллюска *R. philippinarum* максимальный уровень глюкозы и гликогена установлен при 35‰ [Carregosa et al., 2014]. Изменение солёности в сторону снижения или повышения приводило к значительному уменьшению содержания этих субстратов; результаты показали также значительное снижение содержания белка при более низких солёностях. Авторы объясняют это высокими энергетическими затратами *R. philippinarum* на осморегуляцию за пределами оптимальной солёности и аноксическим состоянием, которое испытывает моллюск из-за закрытия створок раковины как механизма, позволяющего кратковременно выдерживать сублетальную солёность. Солёность может повышать перекисное окисление липидов и индуцировать/ингибировать механизмы детоксикации в зависимости от вида Bivalvia [Velez et al., 2016]. Воздействие как пониженной, так и повышенной солёности приводит к изменению уровня белка, глюкозы, гликогена и ионов с важными биологическими функциями, что отражается на показателях роста моллюсков и означает более низкую продуктивность в тех областях экосистемы, где неоптимальная солёность [Yancey et al., 1982, Acarli et

al., 2012; Carregosa et al., 2014]. Установлено, что выживаемость арки *A. kagoshimensis* (=*S. subcrenata*) при пониженной солёности (ниже 13‰) резко падает, хотя и зависит от температуры воды и продолжительности воздействия гипотонической среды [Shin et al., 2009]. Сообщается, что в современный период осолонения Азовского моря до 14‰ и возрастающего обогащения донных осадков органическим веществом произошло превращение фильтратора-сестонофага, вселенца *A. kagoshimensis* в доминирующий вид в бентосе региона, в то время как в периоды опреснения до 9–10‰ численность и биомасса анадары снижалась [Zhivoglyadova et al., 2021; Болтачева и др., 2022]. Как показано для лессепского мигранта индо-тихоокеанского вида митилиды *B. pharaonis* фактор солёности может иметь решающее значение при всех тестируемых температурах [Sarà et al., 2008]. Моллюски могут модулировать свою биохимию/физиологию, чтобы компенсировать изменение как солёности, так и температуры, но ухудшение состояния и смертность возникают, когда эти факторы достигают экстремальных величин и меняются в унисон, что установлено на примере *Anadara trapezia* (Deshayes, 1839) [Taylor et al., 2017].

Заключение

Полученные результаты характеризуют *A. kagoshimensis* как устойчивого к широкому диапазону солёности океанического вселенца в Чёрное море. Кратковременное изменение солёности за пределами оптимальной для анадары (25–35‰) приводит к снижению активности оксидоредуктаз (МДГ, ЛДГ, каталазы) и росту индекса МДГ/ЛДГ, неспецифической реакции моллюсков на негативные воздействия внешней среды. Снижение активности ферментов энергетического обмена в тканях *A. kagoshimensis* может быть одной из причин замедления роста моллюсков и падения продуктивности в водоёмах, где солёность не оптимальна. Результаты свидетельствуют о способности анадары поддерживать энергосберегающую адаптационную стратегию в условиях умеренного осмотического стресса, позволяют получить более полное представление о механизмах солёносной толерантно-

сти вселенца и могут быть использованы как базовая информация для мониторинговых исследований и управления аквакультурой моллюсков.

Благодарности

Автор признательна Оксане Юрьевне Вяловой, к. б. н., ст. н. с. отдела физиологии животных и биохимии ФИЦ ИнБЮМ, за организацию сбора моллюсков в полевых условиях и доставку их в лабораторию.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках госзаказа ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом», номер гос. регистрации НИОКР 121041400077-1.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / CEE) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (BIVALVIA, ARCIDAE) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.

Болтачева Н.А., Ревков Н.К., Надольный А.А., Аннинская И.Н. Донная фауна юго-западной части Азовского моря. Таксономический состав макрозообентоса и его биоценотическая структура в 2016–2017 гг. // Морской биологический журнал. 2022. Т. 7. № 2. С. 3–22. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.01>

Высоцкая Р.У., Ломаева Т.А., Такшеев С.А., Амелина В.С., Бахмет И.Н. Активность лизосомальных и некоторых других ферментов в тканях мидий при разном уровне солёности // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Петрозаводск: Издательский дом ПИН, 2005. С. 72–75.

Гирин С.В. Модификация метода определения активности каталазы в биологических субстратах // Лабораторная диагностика. 1999. № 4. С. 45–46.

Головина И.В. Устойчивость к негативным воздействиям и соотношение активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4. № 3. С. 37–47. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.04>

Горюсова С.А., Шapiro А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1984. 120 с.

Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99.

Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. М., 1974. С. 346–364.

Стид Дж.В., Этвуд Дж.Л. Супрамолекулярная химия. М.: Академкнига, 2007. Т. 1. 480 с.

Шурова Н.М. Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 2013. 206 с.

Acarli S., Lok A., Yigitkurt S. Growth and Survival of *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) in Sufa Lagoon, Izmir, Turkey // The Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgeh. 2012. Vol. 64. P. 2–7. <http://hdl.handle.net/10524/23598>

Amira A., Sifi K., Soltani N. Measure of environmental stress biomarkers in *Donax trunculus* (Mollusca, Bivalvia) from the gulf of Annaba (Algeria) // European Journal of Experimental Biology. 2011. No. 2. P. 7–16. <http://www.pelagiaresearchlibrary.com>

Berger V.J., Kharazova A.D. Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs // Hydrobiologia. 1997. Vol. 355. P. 115–126.

Bishop R.E., Iliffe T.M. Ecological physiology of the anchialine shrimp *Barbouria cubensis*: a comparison of epigean and hypogean populations // Marine Biodiversity. 2012. Vol. 42, iss. 3. P. 303–310. <https://doi.org/10.1007/s12526-012-0113-8>

Carregosa V., Figueira E., Gil A.M., Pereira S., Pinto J., Soares A.M., Freitas R. Tolerance of *Venerupis philippinarum* to salinity: osmotic and metabolic aspects // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2014. Vol. 171. P. 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.02.009>

Dahlhoff E.P., Stillman J.H., Menge B.A. Physiological community ecology: variation in metabolic activity of ecologically important rocky intertidal invertebrates

- along environmental gradients // Integrative and Comparative Biology. 2002. Vol. 42. No. 4. P. 862–871. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.862>
- Dmitrieva N.I., Ferraris J.D., Norenburg J.L., Burg M.B. The saltiness of the sea breaks DNA in marine invertebrates: possible implications for animal evolution // Cell Cycle. 2006. Vol. 5. P. 1320–1323. <https://doi.org/10.4161/cc.5.12.2867>
- Dong Y., Liao M., Meng X., Somero G.N. Structural flexibility and protein adaptation to temperature: Molecular dynamics analysis of malate dehydrogenases of marine molluscs // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2018. Vol. 115. No. 6. P. 1274–1279. <https://doi.org/10.1073/pnas.1718910115>.
- Gainey L.F.Jr, Greenberg M.J. Hydrogen Sulfide Is Synthesized in the Gills of the Clam *Mercenaria mercenaria* and Acts Seasonally to Modulate Branchial Muscle Contraction // The Biological Bulletin. 2005. Vol. 209. No. 1. P. 11–20. <https://doi.org/10.2307/3593138>
- Gagné F., André C., Blaise C., Pellerin J., Sherry J., Talbot A. An investigation on the disruptive effect of pollution in cold-and warm-adapted clam populations // Invertebrate Survival Journal. 2009. Vol. 6. No. 2. P. 144–153.
- Gietl C. Malate dehydrogenase isoenzymes: cellular locations and role in the flow of metabolites between the cytoplasm and cell organelles // Biochimica Et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 1992. Vol. 1100. No. 3. P. 217–234. [https://doi.org/10.1016/0167-4838\(92\)90476-T](https://doi.org/10.1016/0167-4838(92)90476-T)
- Golovina I.V., Gostyukhina O.L., Andreyenko T.I. Specific Metabolic Features in Tissues of the Ark Clam *Anadara kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae), a Black Sea Invader // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 137–145. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020065>.
- Gostyukhina O.L., Soldatov A.A., Golovina I.V., Borodina A.V. Content of carotenoids and the state of tissue antioxidant enzymatic complex in bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* Br. // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. 2013. Vol. 49. Iss. 3. P. 309–315. <https://doi.org/10.1134/S0022093013030055>
- Haider F., Sokolov E.P., Timm S., Hagemann M., Rayon E.B., Marigomez I., Izagirre U., Sokolova I.M. Interactive effects of osmotic stress and burrowing activity on protein metabolism and muscle capacity in the soft shell clam *Mya arenaria* // Comparative Biochemistry and Physiology. 2019. Part A. Vol. 228. P. 81–93. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.10.022>
- Hermes-Lima M., Zenteno-Savín T. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress // Comparative Biochemistry and Physiology. Part C: Toxicology. Pharmacology. 2002. Vol. 133. No. 4. P. 537–556.
- Kladchenko E.S., Andreyeva A.Yu., Kukhareva T.A., Rychkova V.N., Soldatov A.A., Mindukshev I.V. Impact of Low Salinity on Hemocytes Morphology and Functional Aspects in Alien Clam *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. Iss. 2. P. 203–212. <https://doi.org/10.1134/S2075111721020089>
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Spiridonov V.A., Zalota A.K., Biryukova S.V., Basin A.B., Simakova U.V., Nabozhenko M.V. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: A case study of Taman Bay (the Sea of Azov) // Regional Studies in Marine Science. 2019. Vol. 28. P. 100573. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100573>
- Krapal A.-M., Popa O.P., Levarda A.F., Iorgu E.I., Costache M., Crocetta F., Popa L.O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2014. Vol. 57. No. 1. P. 9–12. <https://doi.org/10.2478/travmu-2014-0001>
- Miroshnichenko O.S. Biogenesis, physiological role, and properties of catalase // Biopolymers and cell. 1992. Vol. 8. No. 6. P. 3–25. <http://dx.doi.org/10.7124/bc.00033C>
- Nie H., Jahan K., Zhang W., Huo Z., Yan X. Physiological and biochemical responses of different shell color strains of Manila clam to low salinity challenges // Aquaculture Reports. 2020. Vol. 16. P. 100260. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2019.100260>
- Paganini A., Kimmerer W.J., Stillman J.H. Metabolic responses to environmental salinity in the invasive clam *Corbula amurensis* // Aquatic Biology. 2010. Vol. 11. P. 139–147. <https://doi.org/10.3354/ab00304>
- Rinaldi E. *Rapana venosa* (Valenciennes) spiaggiata in notevole quantità sulla spiaggia di Rimini (Fo) // Bollettino Malacologico. 1985. Vol. 16. P. 9–17.
- Sarà G., Romano C., Widdows J., Staff F.J. Effect of salinity and temperature on feeding physiology and scope for growth of an invasive species (*Brachidontes pharaonis* – Mollusca: Bivalvia) within the Mediterranean sea // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2008. Vol. 363. No. 1–2. P. 130–136. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.06.030>
- Shin Y.K., Lee W.C., Jun R.H., Kim S.Y., Park J.J. Survival of the ark shell *Scapharca subcrenata* and physiological and histological changes at decreasing salinity // Fisheries and Aquatic Sciences. 2009. Vol. 12. No. 3. P. 209–218. <http://dx.doi.org/10.5657/fas.2009.12>
- Sokolova I.M., Sukhotin A.A., Lannig G. Stress effects on metabolism and energy budgets in mollusks // In: Abele D., Vazquez-Medina J.P., Zenteno-Savín T. (Eds.), Oxidative Stress in Aquatic Ecosystems, Part IV. Blackwell Publishing Ltd., 2012. P. 263–280. <https://doi.org/10.1002/9781444345988.ch19>
- Sokołowski A., Świeżak J., Hallmann A., Olsen A.J., Ziolkowska M., Øverjordet I.B., Nordtug T., Altin D., Krause D.F., Salaberria I., Smolarz K. Cellular level response of the bivalve *Limecola balthica* to seawater acidification due to potential CO₂ leakage from a sub-seabed storage site in the southern Baltic Sea: TiTank experiment at representative hydrostatic pressure // Science of the Total Environment. 2021. Vol. 794. P. 148593. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148593>
- Soldatov A.A., Andreenko T.I., Golovina I.V., Stolbov A.Y. Peculiarities of organization of tissue metabolism in molluscs with different tolerance to external hypoxia // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology.

2010. Vol. 46. No. 4. P. 341–349. <https://doi.org/10.1134/S0022093010040022>
- Somero G.N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’ // Journal of Experimental Biology. Special is. 2010. Vol. 213. P. 912–920. <https://doi.org/10.1242/jeb.037473>
- Somero G.N., Lockwood B.L., Tomanek L. Biochemical adaptation: response to environmental challenges from life’s origins to the anthropocene. Sunderland: Sinauer Associates, 2017. P. 572.
- Strafella P., Ferrari A., Fabi G., Salvalaggio V., Punzo E., Cuicchi C., Santelli A., Cariani A., Tinti F., Tassetti A.N., Scarcella G. *Anadara kagoshimensis* (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in Adriatic Sea: morphological analysis, molecular taxonomy, spatial distribution, and prediction // Mediterranean Marine Science. 2017. Vol. 18. No. 3. P. 443–453. <https://doi.org/10.12681/mms.1933>
- Suzuki H., Yamaguchi K., Seto K. Effect of Hypoxia and Low Salinity on Growth and Survival of the Ark Shell *Scapharca kagoshimensis* through the Field Experiment in Lake Nakumi, Southwest Japan // Aquaculture Science. 2012. Vol. 60. No. 2. P. 261–268. <https://doi.org/10.11233/aquaculturesci.60.261>
- Taylor A.M., Maher W.A., Ubrihien R.P. Mortality, condition index and cellular responses of *Anadara trapezia* to combined salinity and temperature stress // Journal of experimental marine biology and ecology. 2017. Vol. 497. P. 172–179. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.09.023>
- Velez C., Figueira E., Soares A.M., Freitas R. Native and introduced clams biochemical responses to salinity and pH changes // Science of the Total Environment. 2016. Vol. 566. P. 260–268. <https://doi.org/10.1016/j.scitenv.2016.05.019>
- Wang Q., Xie X., Zhang M., Teng W., Liang M., Kong N., Wang C., Zhou Z. Effects of temperature and salinity on survival and growth of juvenile ark shell *Anadara broughtonii* // Fisheries Science. 2017. Vol. 83. P. 619–624. <https://doi.org/10.1007/s12562-017-1095-z>
- Yancey P.H., Clark M.E., Hand S.C., Bowlus R.D., Somero G.N. Living with water stress: evolution of osmolyte systems // Science. 1982. Vol. 217. No. 4566. P. 1214–1222. <https://doi.org/10.1126/science.7112124>
- Yancey P.H., Siebenaller J.F. Co-evolution of proteins and solutions: protein adaptation versus cytoprotective micromolecules and their roles in marine organisms // The Journal of experimental biology. 2015. Vol. 218. No. 12. P. 1880–1896. <https://doi.org/10.1242/jeb.114355>
- Yusseppone M.S., Rocchetta I., Sabatini S.E., Luquet C.M., Ríos de Molina M.D.C., Held C., Abele D. Inducing the alternative oxidase forms part of the molecular strategy of anoxic survival in freshwater bivalves // Frontiers in physiology. 2018. Vol. 9. P. 100–112. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00100>
- Zhang M., Li L., Liu Y., Gao X. Effects of a Sudden Drop in Salinity on Immune Response Mechanisms of *Anadara kagoshimensis* // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20. No. 18. P. 4365–4384. <https://doi.org/10.3390/ijms20184365>
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K., Frolenko L.N., Afanasyev D.F. The Expansion of the Bivalve Mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) in the Sea of Azov // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. No. 2. P. 192–202. <https://doi.org/10.1134/S2075111721020120>

EFFECT OF SALINITY ON THE ACTIVITY OF OXIDOREDUCTASES IN TISSUES OF THE ARK CLAM ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906), A BLACK SEA INVADER

© 2023 Golovina I.V.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russia
e-mail: ivgolovina@mail.ru

Effect of salinity on the activity of the enzymes of energy metabolism and antioxidant protection: malate dehydrogenase (MDH, 1.1.1.37), lactate dehydrogenase (LDH, 1.1.1.27), and catalase (1.11.1.6) was studied in the tissues of anadara. Four groups of adult molluscs (shell length of 37.0–55.5 mm) were exposed to different salinity (15‰, 25‰, 35‰ and 45‰) for two days at a water temperature of 21 °C and constant aeration (6.5 ± 0.3 mg O₂/L). MDH activity reached its maximum value in the tissue of the foot and hepatopancreas at a native salinity for the invader – 35‰, that exceeded 1.7-fold ($p < 0.05$) its values under 15 and 25‰ in both tissues; in the gills that activity of the enzyme remained at a constant level. A trend towards an increase in LDH activity in the foot and gills by 24–48% was found under salinity of 25–35‰ against the background of extremely low activity of the enzyme in the hepatopancreas in all experiments. A negative correlation (r) between the MDH/LDH index and LDH activity (from –0.66 to –0.82, $p < 0.05$) was found in the foot and gills. The maximum activity of catalase in the foot, gills, and hepatopancreas was noted in the salinity range of 25–35‰. In the gills, a significant correlation was found between the activity of catalase and LDH at 25‰ ($r = 0.72, p < 0.05$) and 35‰ ($r = 0.96, p < 0.05$), as well as the activity of catalase and MDH ($r = 0.71–0.89, p < 0.05$) over the studied salinity range. In the anadara a synchronous decrease in the activity of oxidoreductases beyond the optimal salinity (25–35‰) may be one of the reasons for the slowdown in the growth of molluscs in water bodies where salinity is not optimal.

Key words: Bivalvia, Arcidae, alien species, salinity tolerance, metabolic markers, Black Sea.

НАХОДКА СОСНОВОГО СЕМЕННОГО КЛОПА *LEPTOGLOSSUS OCCIDENTALIS* (HETEROPTERA: COREIDAE) В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ РОССИЯ)

© 2023 Емец В.М.

Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В.М. Пескова,
Воронеж, 394080, Россия
e-mail: emets.victor@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.02.2023. После доработки 01.05.2023. Принята к публикации 25.05.2023

На юго-восточной окраине лесного массива Воронежского заповедника (квартал 541, центральная усадьба, 51°52'33" с. ш.; 39°39'09" в. д.) снаружи на окне главного административного здания 19 ноября 2021 г. была отмечена самка соснового семенного клопа *Leptoglossus occidentalis* (Heidemann, 1910). Это – активно расселяющийся вид, родиной которого является Северная Америка, где он вредит семенным плантациям хвойных пород деревьев и кустарников, значительно уменьшая их семенную продуктивность. Нахodka *L. occidentalis* на территории Воронежского заповедника – самая северная в европейской части России (ближайшее местонахождение расположено в 40 км южнее Воронежского заповедника, на окраине г. Воронежа). Это, вероятно, результат непреднамеренной интродукции автотранспортом: рядом с главным административным зданием заповедника расположены 3 стоянки для туристических автобусов и машин экскурсантов.

Ключевые слова: сосновый семеной клоп, *Leptoglossus occidentalis*, Coreidae, Воронежский заповедник, Россия, чужеродный вид, новая находка.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-51-55

Сосновый семеной клоп *Leptoglossus occidentalis* (Heidemann, 1910), относящийся к семейству краевиков (Coreidae), – быстро расселяющийся инвазивный вид. Он происходит из Северной Америки, к настоящему времени его ареал стал почти космополитичным: он отмечен почти во всех странах Европы, на Кавказе, в Северной и Южной Африке, Передней, Средней и Восточной Азии, а также в Центральной и Южной Америке (обзоры распространения вида на Евроазиатском континенте и по земному шару содержатся в ряде статей [Fent, Kment, 2011; Werner, 2011; Гапон, 2012; Гниченко и др., 2017; Van der Heyden, 2019; Van der Heyden, Faúndez, 2020; Калашян и др., 2021].

Распространению *L. occidentalis* по земному шару явно способствовал большой набор кормовых растений. Взрослые особи и нимфы клопа питаются на молодых побегах и генеративных органах более 40 видов хвойных деревьев и кустарников, принадлежащих к семействам Pinaceae (*Abies*, *Cedrus*, *Larix*, *Libocedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*,

Tsuga) и Cupressaceae (*Calocedrus*, *Cupressus*, *Juniperus*) [Connely, Schowalter, 1991; Blatt, Border, 1996; Bates et al., 2001; Lis et al., 2008; Barta, 2009; Werner, 2011; Hizal, 2012; Tamburini et al., 2012; Kulijer et al., 2017; Adamska, Dzięgielewska, 2021]. Клоп также отмечен как вредитель на фисташковых плантациях (*Pistacia vera*, Anacardiaceae) [Rice et al., 1985]. *L. occidentalis* представляет серьёзную угрозу не только для питомников хвойных растений и молодых лесов [Barta, 2009], но и для охраняемых (заповедных) естественных сосняков Европы [Adamska, Dzięgielewska, 2021]. Его нимфы и взрослые особи, питаясь соком из незрелых шишек, уменьшают семенную продуктивность; крупные инвазии могут вызывать постепенное отмирание деревьев [Hizal, Inan, 2012; Pimpão et al., 2017; Farinha et al., 2018]. Этот клоп известен также как переносчик фитопатогенного гриба *Sphaeropsis sapinea* (= *Diplodia pinea*), который вызывает некротические изменения хвои, коры и древесины хвойных деревьев, в том числе *Pinus sylvestris* [Luchi et al., 2011].

Естественные сосняки могут значительно повреждаться tandemом клоп – фитопатогенный гриб [Гниненко, 2018].

Данные о распространении *L. occidentalis* в России немногочисленны. Этот вид впервые был выявлен на территории России в Ростове-на-Дону в 2009 г.; в 2010–2016 гг. *L. occidentalis* был обнаружен в Крыму и на Северном Кавказе от Анапы до Новороссийска (в Ставропольском крае, Краснодарском крае, Республике Северная Осетия – Алания, Республике Адыгея) [Гапон, 2012; Гниненко и др., 2014; Гапон и др., 2016; Гниненко и др., 2017]. На север граница инвазионного ареала *L. occidentalis* в России распространилась до северной границы Ростовской обл. [Чеплянский и др., 2016; Гниненко, 2018]. В 2019 г. вид был отмечен севернее Ростовской обл.: на севере Воронежской обл. (Воронеж, дендрарий ВЛТУ) [Голуб и др., 2020]. В 2021 г. *L. occidentalis* впервые найден севернее Воронежа на территории Воронежского заповедника (квартал 543, центральная усадьба: 51°52'33" с. ш., 39°39'09" в. д.).

19 октября 2021 г. снаружи на стекле окна рабочего кабинета, расположенного на втором этаже главного административного здания Воронежского заповедника, был замечен крупный (20 мм) клоп. Эта особь (рис. 1) была определена по фотографиям гемиптерологом-систематиком Н.Н. Винокуровым как *Leptoglossus occidentalis* (Heidemann, 1910). Клоп (самка) хранится в фондовой коллекции насекомых Воронежского заповедника.



Рис.1. Самка соснового семенного клопа на подоконнике окна рабочего кабинета в главном административном здании Воронежского заповедника (центральная усадьба, квартал 541, 19.10.2021). Фото В. Емец.

У найденной особи *L. occidentalis* чётко выражены видовые диагностические признаки: 1) зигзагообразная белая перевязь в виде перевёрнутой буквы Ч на надкрыльях; 2) внутреннее и наружное расширения задних голеней почти равной длины, занимают менее 70% длины голени (рис. 1) [Гапон, 2012; Brailovsky, 2014]. Однако белый рисунок на надкрыльях *L. occidentalis* может быть выражен иногда слабо или отсутствовать [Swanson, 2011]. Распространённый в Палеарктике *L. gonagra* (Fabricius, 1775) отличается от *L. occidentalis* следующими признаками: 1) переднеспинка с узкой светлой поперечной полосой; 2) надкрылья без белой зигзагообразной перевязи; 3) наружное расширение задней голени с 2 крупными зубцами, занимает 85–90% длины голени [Brailovsky, 2014].

Обнаруженный на здании клоп, вероятно, искал место для зимовки. Описаны многочисленные случаи зимовки *L. occidentalis* в отапливаемых постройках человека в Северной Америке и Европе [McPherson et al., 1990; Gall, 1992; Blatt, 1994; Dusoulier et al., 2007; Lis et al., 2008; Mjøs et al., 2010; Fent, Kment, 2011; Werner, 2011; Kulijer et al., 2017; Kulijer, Ibrahim, 2017; Adamska, Dzięgielewska, 2021]. В природной обстановке *L. occidentalis* может зимовать под корой мёртвых деревьев и пней, а также в гнездах хищных птиц и грызунов [Gall, 1992].

L. occidentalis хорошо летает [Fent, Kment 2011; Jamâa et al., 2013]. Наилучшее доказательство – находки клопа на морских нефтяных платформах, отстоящих от берега на расстояние свыше 300 км [Endrestøl, Hveding, 2017]. Очень вероятно распространение вида автотранспортом, перевозящим посадочный материал, сосновую древесину, новогодние ёлки [Mitchell, 2000; Dusoulier et al., 2007; Rabitsch, 2008; Petrakis, 2011; Гапон, 2012]. Рядом с главным административным зданием Воронежского заповедника расположены 3 автостоянки для туристических автобусов и машин экскурсантов. Большинство экскурсантов приезжают на машинах из Воронежа, на окраине которого в дендрарии ВЛТУ был обнаружен *L. occidentalis* [Голуб и др., 2020]. Наиболее вероятно, что расстояние в 40 км от ближайшего местонахождения обнаружен-

ный в заповеднике экземпляр *L. occidentalis* преодолел пассивно на автомашине.

Благодарности

Автор выражает признательность Н.Н. Винокурову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск) за определение экземпляра *L. occidentalis*.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Летопись природы» (осуществление государственного экологического мониторинга), № 051-00029-20-00.

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

- Гапон Д.А. Первые находки североамериканского клопа *Leptoglossus occidentalis* Heid. (Heteroptera, Coreidae) на территории России и Украины, закономерности его распространения и возможности расширения ареала в Палеарктике // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91. № 3. С. 559–568.
- Гапон Д.А., Бусарова Н.В., Комаров Ю.Е. Новые находки американского хвойного клопа *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) в России и на сопредельных территориях // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12, вып. 2. С. 221–222.
- Гниненко Ю.И. Выявление инвазивных клопов в лесах России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. 32 с.
- Гниненко Ю.И., Гапон Д.А., Щуров В.И., Бондаренко А.С. Сосновый семеной клоп *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera, Coreidae) появился в России // Защита и карантин растений. 2014. № 6. С. 38–40.
- Гниненко Ю.И., Раков А.Г., Хегай И.В. Сосновый семеной клоп *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae) – новый инвайдер в лесах России // Карантин растений. Наука и практика. 2017. № 1. С. 18–23.
- Голуб В.Б., Аксёнова Е.В., Соболева В.А., Корнев И.И. Новые данные о распространении тропического постельного клопа *Cimex hemipterus* и американского хвойного клопа *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Cimicidae, Coreidae) в европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 2–7.
- Калашян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А. Первая находка соснового семенного клопа *Leptoglossus occidentalis* Heid. (Heteroptera, Coreidae) в Армении // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 21. № 2. С. 52–55.
- Чеплянский И.Я., Латышова Н.С., Бондарева О.Н. Сосновый семеной клоп расширяет свой ареал // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2016. № 46. С. 95–98.
- Adamska I., Dzięgielewska M. Can the western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* (Heidemann, 1910) threaten coniferous forests in Poland? // Ecological Questions. 2021. Vol. 32. No. 1. P. 1–12.
- Barta M. New facts about distribution and host spectrum of the invasive Nearctic conifer pest, *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in south-western Slovakia // Journal of Forestry. 2009. Vol. 55. No. 2. P. 139–143.
- Bates S.L., Lait C.G., Borden J.H., Kermode A.R. Effect of feeding by the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis*, on the major storage reserves of developing seeds and on seedling vigor of Douglas-fir // Tree Physiology. 2001. Vol. 21. P. 481–487.
- Blatt S.E. An unusually large aggregation of the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae), in a man-made structure // Journal of the Entomological Society of British Columbia. 1994. Vol. 9. P. 71–72.
- Blatt S.E., Border J.H. Distribution and impact of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Coreidae) in seed orchards in British Columbia // The Canadian Entomologist. 1996. Vol. 128. P. 1065–1076.
- Brailovsky H. Illustrated key for identification of the species included in the genus *Leptoglossus* (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Anisoscelini), and descriptions of five new species and new synonyms // Zootaxa. 2014. No. 3794. P. 143–178.
- Connely A.E., Schowalter T.D. Seed losses to feeding by *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) during two periods of second year cone development in Western White Pine // Journal of Economic Entomology. 1991. Vol. 84. P. 215–217.
- Dusoulier F., Lupoli R., Aberlenc H.P., Stereito J.C. L'invasion orientale de *Leptoglossus occidentalis* en France: bilan de son extension biogeographique en 2007 (Hemiptera, Coreidae) // L'Entomologiste. 2007. Vol. 63. No. 6. P. 303–308.
- Endrestøl A., Hveding H. *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) erobrer Europa // Insekt-Nytt. 2017. Vol. 42. No. 3/4. P. 5–21.
- Farinha A.C.O., Silva J.E.P., Correia A.C., Sousa E.M.R., Roques A., Branco M. Is *Leptoglossus occidentalis* entirely responsible for the high damage observed on cones and seeds of *Pinus pinea*? Results from a fertirrigation trial in Portugal // Forest Ecology and Management. 2018. No. 429. P. 198–206.
- Fent M., Kment P. First record of the invasive western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Turkey // North-Western Journal of Zoology. 2011. Vol. 7. P. 72–80.

- Gall W.K. Further eastern range extension and host records for *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae): well-documented dispersal of a household nuisance // Great Lakes Entomologist. 1992. Vol. 25. P. 159–171.
- Hizal R. Two Invasive Alien Insect Species, *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) and *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae), and their distribution and host plants in Istanbul Province, Turkey // Florida Entomologist. 2012. Vol. 95. No. 2. P. 344–349.
- Hizal R., Inan M. *Leptoglossus occidentalis* (Heidemann, 1910) is an invasive insect species // Bartın Orman Fakültesi Dergisi. 2012. Vol. 14. No. 21. P. 56–61.
- Jamâa M.L.B., Mejri M., Naves P., Sousa E. Detection of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) in Tunisia // African Entomology. 2013. Vol. 21. No. 1. P. 165–167.
- Kulijer D., Dautbašić M., Hrašovec B., Vesnić A., Šarić S., Mujezinović O. *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) in Bosnia and Herzegovina – current distribution and earliest documented records // Šumarski list. 2017. No. 11–12. P. 577–582.
- Kulijer D., Ibrahim H. First report of invasive species *Leptoglossus occidentalis* in Kosovo (Heteroptera: Coreidae) // Acta entomologica slovenica. 2017. Vol. 25. No. 1. P. 115–118.
- Lis J.A., Lis B., Gubernator J. Will the invasive western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae), seize all of Europe? // Zootaxa. 2008. No. 1740. P. 66–68.
- Luchi N., Mancini V., Feducci M., Santini A., Capretti P. *Leptoglossus occidentalis* and *Diplodia pinea*: a New Insect – Fungus Association in Mediterranean Forests // Forest Pathology. 2011. Vol. 42. No. 3. P. 246–251.
- McPherson J.E., Packauskas R.J., Taylor S.J., O'Brien M.F. Eastern range extension of *Leptoglossus occidentalis* with a key to *Leptoglossus* species of America North of Mexico (Heteroptera: Coreidae) // The Great Lakes Entomologist. 1990. Vol. 23. No. 2. P. 99–104.
- Mitchell P.L. Leaf-footed bugs (Coreidae) // In: Schaefer C.W., Panizzi A.R. (Eds) Heteroptera of Economic Importance. U.S.A., Florida, CRC Press. 2000. P. 337–403.
- Mjøs A.T., Nielsen T.R., Ødegaard F. The Western Conifer Seed Bug (*Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910) (Hemiptera, Coreidae) found in SW Norway // Norwegian Journal of Entomology. 2010. Vol. 57. P. 20–22.
- Petrakis P.V. First record of *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Greece // Entomologia Hellenica. 2011. Vol. 20. P. 83–93.
- Pimpão M., Valdivieso T., Trindade C.S., Naves P., Sousa E. *Leptoglossus occidentalis* damages on stone pine female reproductive structures // Options Méditerranéennes, A. 2017. No. 122. P. 85–89.
- Rabitsch W. Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) // Zootaxa. 2008. No. 1827. P. 1–44.
- Rice R.E., Uyemoto J.K., Ogawa J.M., Pemberton W.M. New findings on pistachio problems // California Agriculture. 1985. Vol. 39. No. 1–2. P. 15–18.
- Swanson D.R. A Synopsis of the Coreoidea (Heteroptera) of Michigan // The Great Lakes Entomologist. 2011. Vol. 44. No. 3–4. P. 139–162.
- Tamburini M., Maresi G., Salvadori C., Battisti A., Zottoli F., Pedrazzoli F. Adaptation of the invasive western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* to Trentino, an alpine region (Italy) // Bulletin of Insectology. 2012. Vol. 65. No. 2. P. 161–170.
- Van der Heyden T. Summarized data on the European distribution of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Anisoscelini) // Revista Chilena de Entomología 2019. Vol. 45. No. 3. P. 499–502.
- Van der Heyden T., Faúndez E.I. First records of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae) in Brazil and South Africa // Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay. 2020. Vol. 24. No. 1. P. 28–30.
- Werner D.J. Die amerikanische Koniferen-Samen-Wanze *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) als Neozoon in Europa und in Deutschland: Ausbreitung und Biologie // Entomology Heute. 2011. Vol. 23. P. 31–68.

FINDING OF THE WESTERN CONIFER SEED BUG *LEPTOGLOSSUS OCCIDENTALIS* (HETEROPTERA: COREIDAE) IN THE VORONEZH NATURE RESERVE (CENTRAL RUSSIA)

© 2023 Emets V.M.

Voronezh State Natural Biosphere Reserve, Voronezh, 394080, Russia
e-mail: emets.victor@yandex.ru

In the south-east of the forest area of the Voronezh Nature Reserve (quarter 541, central estate, 51°52'33" N; 39°39'09" E,) outside on the window of the main administrative building, a female of the western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* (Heidemann, 1910) was recorded on November 19, 2021. It is an actively spreading species native to North America, where it damages seed plantations of coniferous trees and shrubs reducing significantly their seed productivity. This finding is the northernmost in the European part of Russia (the nearest location is 40 km to the south of the reserve, on the outskirts of Voronezh). This is probably the result of unintentional introduction by motor vehicle (there are three parking lots for tourist buses and cars of visitors next to the main administrative building of the reserve).

Key words: western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis*, Coreidae, Voronezh Nature Reserve, Russia, alien species, new find.

ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA) *PHYLLONORYCTER PLATANI* (STAUDINGER, 1870) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2023 Ермолов И.В.

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

Поступила в редакцию 15.02.2021. После доработки 29.04.2023. Принята к публикации 16.05.2023

Обзор посвящён комплексам паразитоидов *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae) по всему ареалу вида. В общей сложности минёра атакуют 72 вида из 7 семейств Hymenoptera. В Европе выявлены 63 вида, в Северной Америке, на Кавказе, в Передней и Средней Азии – 5, 3, 12 и 1 вид, соответственно. Комплексы паразитоидов *Ph. platani* в Евразии характеризуются отсутствием узких специалистов. Показатели заражённости паразитоидами в европейских популяциях *Ph. platani* низки. Анализ состава комплекса паразитоидов свидетельствует о возможном североамериканском происхождении минёра.

Ключевые слова: платановая моль-пестрянка, *Phyllonorycter platani*, паразитоид, Европа.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-56-67

Введение

Платаны (*Platanus spp.*) – ценные декоративные растения, активно используемые в озеленении населённых пунктов Европы, Азии (например, *P. orientalis* L., *P. kerrii* Gagnep.) и Северной Америки (например, *P. racemose* Nutt., *P. wrightii* S. Watson, *P. occidentalis* L.). Активная интродукция этих деревьев, проходившая на протяжении столетий, способствовала расширению ареала ряда специализированных филлофагов. Одним из таких видов стала платановая моль-пестрянка *Phyllonorycter platani* (Lepidoptera, Gracillariidae). Вид описан из Северной Италии [Staudinger, 1870]. В настоящий момент ареал *Ph. platani* включает Центральную и Южную Европу, Ближний Восток, Малую и Среднюю Азию, Кавказ и Северную Америку (штат Калифорния) [Кузнецов, 1981; Šefrová, 2001; 2003; Powell, Opler, 2009]. В Северной Америке минёр был описан как *Ph. felinella* [Heinrich, 1920]. Синонимичность двух названий вида подтверждена генетически (на основе митохондриального гена COI и 28S rDNA) [Tóth, Lakatos, 2018].

По всей вероятности, инвазия *Ph. platani* в Европе проходила на протяжении XIX–XX вв. [Šefrová, 2001]. Вследствие этого зафиксированная в литературе история формиро-

вания вторичного ареала моли на континенте фрагментарна и затрагивает лишь её последний период. Подтверждено, что к началу XX в. вид был известен из прибрежных районов Средиземного моря и ограничен севером Африки и югом Европы (южные районы Испании и Франции, Италия и Балканы) [Rebel, 1901; Šefrová, 2001]. К концу века моль (со скоростью 10–15 км в год) расширила вторичный ареал по всей Европе (до южной Швеции) [Šefrová, 2001; 2003].

Материалов о динамике ареала *Ph. platani* на Кавказе, в Малой и Средней Азии не обнаружено. Известно, что в середине XX в. Г.Д. Авакян [1953] назвал минёра новым вредителем для Армении. Первые сборы *Ph. platani* в Узбекистане были сделаны в 1926 г., в Киргизии – в 1930 г. [Герасимов, 1932]. При этом везде вид был отмечен в массе.

В зависимости от климатических условий в Европе *Ph. platani* даёт от 2 до 4 генераций [Šefrová, 2001; 2003]. Плотность заселения кормового растения минёром может достигать 100 мин на лист [Principi, 1953]. Энтомофаги *Ph. platani* в Европе изучены слабо, известно около 40 видов паразитоидов, атакующих минёра [Marković, Stojanović, 2012]. Полного обзора выявленных паразитоидов моли не существует.

Цель представленной работы – обобщить многочисленные публикации, связанные с комплексами паразитоидов *Ph. platani* по всему ареалу минёра.

Материал и методика

При составлении таблиц статьи использованы следующие публикации: Армения – [Аветян и др., 1976; Мирзоян, 1977], Болгария – [Иванов, Славов, 1986; Girardoz et al., 2007], Великобритания – [Emmet, 1991; Godfray et al., 1995; Agassiz, Lasalle, 1996], Венгрия – [Győrfi, 1941, 1942, 1944, 1947, 1962; Erdős, 1956; Szőcs, 1959, 1965; Fulmek, 1962], Германия – [Fulmek, 1962; Mey, 1991], Грузия – [Жижилашвили, 1952], Израиль – [Halperin, 1990], Иран – [Rajabi, 2011], Италия – [Ferrière, 1952; Principi, 1953; Fulmek, 1962; Celli, 1964; Graham, 1969; Ferracini, Alma, 2007], Нидерланды – [Van Frankenhuyzen, 1983], Польша – [Vidal, Buszko, 1990], Приднестровье – [Антохова, 2005; Антохова, Мешкова, 2011], Россия – [Костюков, Нагорный, 2004], Румыния – [Tudor, Drăghia, 1978], Сербия – [Bogavac, 1959; Marković, Stojanović, 2012], Словакия – [Аимбетова, Ермолаев, 2016], США – [Gates et al., 2002], Таджикистан – [Дегтярёва, 1964], Туркмения – [Кокanova, 1995], Турция – [Schimitschek, 1939; Fulmek, 1962; Beyarslan, 2017], Хорватия – [Matoševic, Melika, 2012], Чехия – [Bouček, 1959a; b], Швейцария – [Girardoz et al., 2007]. Данные таблицы 1 построены с учётом синонимии и современной таксономии [Alekseev et al., 2019].

Результаты и их обсуждение

Ph. platani атакуют представители семи семейств Hymenoptera: Chalcididae, Pteromalidae, Encyrtidae, Torymidae, Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae. Детальное исследование позволило выявить 72 вида паразитоидов: *Conura side* (Walker, 1843) (Chalcididae), *Chlorocytus spicatus* (Walker, 1835), *Conomorium patulum* (Walker, 1835), *Pteromalus chlorogaster* (Thomson, 1878), *P. semotus* (Walker, 1834), *Trichomalus inscitus* (Walker, 1835) (Pteromalidae), *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848) (Encyrtidae), *Torymus frater* Thomson, 1876 (Torymidae), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838,

C. elegantissimus Westwood, 1832, *C. lyncus* Walker, 1838, *C. noyesi* Ozdikmen, 2011, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. pulcher* Masi, 1911, *C. vitticola* (Rondani, 1877), *C. vittatus* Walker, 1838, *Diglypus begini* (Ashmead, 1904), *Elachertus inunctus* Nees, 1834, *Hemiptarsenus unguicellus* (Zetterstedt, 1838), *Pnigalio agraules* (Walker, 1839), *P. incompletus* (Boucek, 1971), *P. longulus* (Zetterstedt, 1838), *P. mediterraneus* Ferrière & Delucchi, 1957, *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. feketei* Györfi, 1939, *S. gordius* (Walker, 1839), *S. gregori* Boucek, 1959, *S. gyorfii* Erdős, 1954, *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *S. turcica* Fahringer, 1944, *S. xanthostoma* (Nees, 1834), *Zagrammosoma talitzkii* (Boucek, 1961), *Achrysocharoides cilla* (Walker, 1839), *Chrysocharis laomedon* (Walker, 1839), *Ch. nephereus* (Walker, 1839), *Ch. nitetis* (Walker, 1839), *Ch. orbicularis* (Nees, 1834), *Ch. pallipes* (Nees, 1834), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. phryne* (Walker, 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Ch. walleyi* Yoshimoto, 1973, *Closterocerus trifasciatus* Westwood, 1833, *Horismenus texanus* (Girault, 1917), *Neochrysocharis chlorogaster* (Erdős, 1966), *N. formosus* (Westwood, 1833), *Pediobius alcaeus* (Walker, 1839), *P. lysis* (Walker, 1839), *P. saulius* (Walker, 1839), *Aprostocetus flavovarius* (Nees, 1834), *A. xanthopus* (Nees, 1834), *Baryscapus evonymellae* (Bouche, 1834), *B. nigrovilaceus* (Nees, 1834), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *M. platanellus* (Mercet, 1922), *Tetrastichus gozeliae* Myartseva, 1989 (Eulophidae), *Colastes braconius* Haliday, 1833, *C. flavitarsis* (Thomson, 1892), *Photelesor bicolor* (Nees, 1834), *Ph. circumscriptus* (Nees, 1834), *Ph. laetus* (Marschall, 1885), *Ph. nanus* (Reinhard, 1880) (Braconidae), *Triclistus podagricus* (Gravenhorst, 1829), *Scambus calobatus* (Gravenhorst, 1829), *S. inanis* (Schrank, 1802), *S. pomorum* (Ratzeburg, 1848), *Scambus sagax* (Hartig, 1838), *Itoplectis alternans* (Gravenhorst, 1829), *I. maculator* (Fabricius, 1775), *Pimpla turionellae* (Linnaeus, 1758) (Ichneumonidae).

В комплекс паразитоидов *Ph. platani* входят также не определённые до вида представители родов: *Pteromalus* sp. [Matoševic, Melika, 2012] (Pteromalidae), *Cirrospilus* sp.

[Мирзоян, 1977; Halperin, 1990], *Elachertus* sp. [Matoševic, Melika, 2012], *Hemiptarsenus* sp. [Halperin, 1990], *Pnigalio* sp. [Bogavac, 1959; Мирзоян, 1977; Halperin, 1990; Godfray et al., 1995; Matoševic, Melika, 2012], *Sympiesis* sp. [Дегтярёва, 1964; Мирзоян, 1977; Halperin, 1990; Антюхова, Мешкова, 2011; Matoševic, Melika, 2012], *Achrysocharoides* sp. [Halperin, 1990; Mey, 1991; Аимбетова, Ермолаев, 2016], *Chrysocharis* sp. [Антюхова, Мешкова, 2011], *Closterocerus* sp. [Halperin, 1990; Gates et al., 2002; Matoševic, Melika, 2012], *Pediobius* sp. [Bogavac, 1959; Антюхова, Мешкова, 2011], *Aprostocetus* sp. [Дегтярёва, 1964], *Tetrastichus* sp. [Жижилашвили, 1952] (Eulophidae), *Apanteles* sp. [Halperin, 1990] (Bracidae), *Mesochorus* sp. [Girardoz et al., 2007; Аимбетова, Ермолаев, 2016] (Ichneumonidae).

Несмотря на то, что *Ph. platani* – пример одного из первых известных случаев инвазии представителей сем. Gracillariidae в Европе, комплексы паразитоидов минёра исследованы удивительно слабо. Для сравнения показатель среднего количества паразитоидов, выявленных на страну, у *Ph. platani* (табл. 1) составляет всего лишь 8.8, а, например, для *Cameraria ohridella* – 18.6 видов паразитоидов [Ермолаев, 2022]. Это связано с тем, что значительное число публикаций по паразитоидам *Ph. platani* выполнено по случайным сборам, сделанным в середине и во второй половине XX в. Количество выявленных видов паразитоидов *Ph. platani* в стране положительно и достоверно ($r = 0.57$; $n = 22$; $P < 0.001$) связано с количеством проведённых в ней исследований. К 2020 г. в Европе было выявлено 63 вида, в Северной Америке, на Кавказе, в Передней и Средней Азии – 5, 3, 12 и 1 вид, соответственно (табл. 1). В Европе наиболее детально комплексы паразитоидов *Ph. platani* изучены в Венгрии (28 видов), Сербии (21 вид) и Германии (19 видов). Поскольку достоверно известно об инвазии *Ph. platani* в Европе [Deschka, 1984; Šefrová, 2001], рассмотрим особенности комплекса паразитоидов на примере этой части света. Всех паразитоидов *Ph. platani* можно условно разделить на случайных, перспективных и потенциальных.

Случайные паразитоиды – виды, отмеченные с *Ph. platani* не более чем в двух локациях вторичного ареала минёра. По всей вероятности, такие связи возникали временно при расширении ареала минёра и носили явно случайный характер. Это 44 вида (или 69.9% списка паразитоидов *Ph. platani* Европы).

Перспективные паразитоиды – виды, имеющие к *Ph. platani* некие фенологические, поведенческие или физиологические адаптации. Такие паразитоиды формируют связи с минёром на территории 50% его вторичного ареала и более. В нашем случае – это 5 видов (или 7.9%). К ним относятся *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Pediobius saulius*, *Minotetra stichus frontalis* и *M. platanellus*. Рассмотрим характеристики наиболее значимых видов.

Pediobius saulius – первичный, часто вторичный, редко третичный одиночный эндопаразитоид личинок и куколок преимущественно минирующих насекомых [Bouček, Askew, 1968]. Вид широко распространён в Палеарктике [Viggiani, 1964]. В Швейцарии [Girardoz et al., 2007], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016] и Хорватии [Matoševic, Melika, 2012] *P. saulius* доминировал среди паразитоидов *Ph. platani*, в Сербии [Marković, Stojanović, 2012] и Болгарии [Girardoz et al., 2007]) был вторым. Паразитоид предпочитает атаковать *Ph. platani* на стадии куколки [Halperin, 1990].

Minotetra stichus platanellus – одиночный или грекарный эктопаразитоид гусениц и куколок 9 видов сем. Gracillariidae [Universal Chalcidoidea Database, 2021]. Известен как вторичный паразитоид *Pholetesor circumscriptus* и *Sympiesis sericeicornis* [Graham, 1987]. В четырёх странах Европы (Великобритания [Godfray et al., 1995], Германия [Mey, 1991], Сербия [Marković, Stojanović, 2012] и Россия [Костюков, Нагорный, 2004]) был отмечен как доминант среди паразитоидов *Ph. platani*, в Хорватии [Matoševic, Melika, 2012] и Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016] был вторым и третьим, соответственно. *M. platanellus* атакует *Ph. platani* от гусениц младшего возраста (L2–L3) до куколки [Halperin, 1990; Mey, 1991]. На одной гусенице *Ph. platani* находили до 6 [Mey, 1991] и даже 7 [Agassiz, Lasalle, 1996] личинок *M. platanellus*. Существует мнение [Mey, 1991], что *M. platanellus*

Таблица 1. Видовая структура комплекса паразитоидов платановой моли *Ph. platani* в Северной Америке и Евразии (по данным на 2020 г.)

Вид	Избранные																					
	Армения	Болгария																				
Chalcididae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Conura side*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pteromalidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chlorocytus spicatus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Conomorium patulum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pteromalus chlorogaster</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. semotus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trichomalus inscitus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eucyrtidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ageniaspis testaceipes</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Torymidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Torymus frater*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eulophidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cirrospilus diallus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. eleganissimus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. lyncus*</i>	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. noyesi*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. pictus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. pulcher*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. vittatus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diglypus begini*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Elachertus inunctus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hemiptarsenus unguicellus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pnigallo agraulis*</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

<i>P. incompletus</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. longulus</i> *	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. mediterraneus</i> *	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. pectinicornis</i> *	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ ³	-
<i>P. soemius</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sympiesis dolichogaster</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. feleteti</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. gordius</i> *	-	+ ³	-	+ ²	-	+ ²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. gregori</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. gyorfi</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. serviceicornis</i> *	-	+ ³	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. turcica</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. xanthostoma</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zagromosoma talizkii</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Achrysocharoides cilia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysoscaris laomedon</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. nephreus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. nitetis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. orbicularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. pallipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. pentheus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. phryne</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. pubicornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. walleyi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Closterocerus trifascianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Horismenus texanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neochrysocharis chlorogaster</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. formosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pediobius alcaenus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. lysis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. saulius</i>	-	+ ²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ ²	-	-	+ ¹	-	-
<i>Prostocetus flavovarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 1. Окончание

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
<i>A. xanthopus</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Baryscapus evonymellae</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>B. nigroviolaceus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Minotetrastichus frontalis*</i>	—	+ ¹	+	+	+ ³	—	+ ²	—	+	+	+	+	—	+ ³	+ ²	—	—	+ ³	—	+ ²	—	—	
<i>M. platanelhus*</i>	—	—	+ ¹	+	+ ¹	—	+	—	—	—	+ ¹	—	+ ¹	—	—	—	—	—	+ ²	—	—	—	
<i>Tetrastichus gozelae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Braconidae																							
<i>Colastes braconioides*</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>C. flavitarsis*</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pholetesor bicolor</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. circumscriptus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. laetus</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. nanus</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ichneumonidae																							
<i>Triclistus podagricus</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scambus callobatus*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. inanis*</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. pomorum*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. sagax*</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hoplectis alternans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>I. maculator</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pimpla turionella</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего:		1	11	16	28	19	2	9	1	11	8	5	4	10	1	21	17	5	1	3	8	4	8

Примечание. +¹, +², +³ – место среди доминирующих видов. * – эктопаразитоид.

мог расширить ареал в Центральной Европе вслед за продвижением *Ph. platani* на север.

M. frontalis – грегарный эктопаразитоид гусениц и куколок минирующих насекомых. Известен как вторичный и третичный паразитоид представителей Eulophidae и Braconidae [Graham, 1987]. В Болгарии *M. frontalis* доминировал среди паразитоидов *Ph. platani* [Girardoz et al., 2007], в Швейцарии [Girardoz et al., 2007], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016], Израиле [Halperin, 1990] вид был вторым, в Германии [Mey, 1991], Хорватии [Matošević, Melika, 2012] и Сербии [Marković, Stojanović, 2012] – третьим по численности в комплексе минёра. *M. frontalis* начинает атаковать *Ph. platani* с гусениц младшего возраста [Halperin, 1990]. Наши исследования пространственного распределения *M. frontalis* показали, что паразитоид не встречается севернее границы неморальных лесов [Ермолаев и др., 2018].

S. sericeicornis – преимущественно одиночный первичный (иногда вторичный) эктопаразитоид личинок и куколок минирующих насекомых [Bouček, Askew, 1968]. Один из наиболее обычных паразитоидов в комплексе *Ph. platani*. Отмечен в 16 странах из 22 исследованных (табл. 1).

Потенциальные паразитоиды также обладают определёнными адаптациями к *Ph. platani* и формируют связи с минёром на территории менее 50% его вторичного ареала. Как правило, эти территории может объединять схожесть абиотических условий среды. Примером являются 14 видов (22.2%): *Cirrospilus elegantissimus*, *C. lyncus*, *C. vittatus*, *Pnigalio agraules*, *P. longulus*, *P. pectinicornis*, *Chrysocharis nephereus*, *Closterocerus trifasciatus*, *Neochrysocharis formosus*, *Pediobius alcaeus*, *Baryscapus nigrovilaceus*, *Colastes bracinius*, *Pholetesor circumscriptus*, *Scambus inanis*. Например, *N. formosus* атакует *Ph. platani* в Центральной Европе (Словакия [Аимбетова, Ермолаев, 2016], Венгрия [Györfi, 1941]), на западе (Хорватия [Matošević, Melika, 2012]) и центре (Сербия [Marković, Stojanović, 2012]) Балканского полуострова. *S. inanis* нападает на минёра на близкой широте: в Великобритании [Godfray et al., 1995], Германии [Mey, 1991], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016].

Комплексы паразитоидов вторичного ареала *Ph. platani* в Европе характеризуются отсутствием в них узких специалистов. Практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи, в том числе, с видами четырёх отрядов минирующих насекомых [Universal Chalcidoidea Database, 2021].

Несмотря на существующие методические различия подходов к оценке заражённости паразитоидами популяций *Ph. platani*, практически во всех работах была показана несостоительность комплекса паразитоидов как основного фактора регуляции динамики численности минёра (табл. 2). Максимальный показатель заражённости паразитоидами *Ph. platani* в популяциях Европы составил 37.5% [Godfray et al., 1995]. Заражённость паразитоидами популяций минёра в Средиземноморье имела сопоставимые значения. Например, в Израиле (Долина Хула, Галилея) этот показатель не превышал 42% [Halperin, 1990]. Основные причины неэффективности паразитоидов во вторичном ареале минёра рассмотрены нами ранее на примере *Cameraria ohridella* [Ермолаев, 2022].

Анализ видовой структуры комплекса паразитоидов по всему ареалу минёра может помочь в выявлении его первичного ареала. Это наиболее актуально в сложных случаях, например, после продолжительной и масштабной интродукции кормового растения минёра. Таким примером может служить *Ph. platani*. Первичный ареал минёра достоверно не известен [Lopez-Vaamonde et al., 2010]. Наиболее распространено предположение о происхождении минёра из естественного ареала кормового растения *Platanus orientalis* L., произрастающего в Южной Европе, Малой и Средней Азии [Deschka, 1984; 1995; Šefrová, 2001; 2003; Tóth, Lakatos, 2018].

Тем не менее, существует ряд доводов о возможном североамериканском происхождении *Ph. platani*. 1. Популяции этого вида минёра Северной Америки и Европы близки генетически (генетическое расхождение между гаплотипами *Ph. platani* двух континентов составляет всего лишь 0.1–0.4%) [Tóth, Lakatos, 2018]. 2. Следствием этого является значительная морфологическая схожесть североамериканских и европейских особей

Таблица 2. Примеры заражённости платановой моли *Ph. platani* паразитоидами в разных частях вторичного ареала минёра в Европе

Страна	Период	Место	Биотоп	Заражённость паразитоидами, %	Авторы
Болгария	2002–2003	София	уличные посадки	18.3–29.1, 24.0*	Girardoz et al., 2007
Великобритания	1991–1993	1 локация в Лондоне и 2 близ города	парковые насыаждения	37.5	Godfray et al., 1995
Венгрия	1957	Будапешт	парк	30.0	Szöcs, 1959
Германия	1988–1989	2 локации в Берлине и Потсдаме, по 1 в Галле и Тауплице	уличные посадки, сады	для осенней генерации 1988 г. 7.3–30.3, 16.4*	Mey, 1991
Приднестровье	–	Тирасполь	уличные посадки, парки	26.0*	Антюхова, Мешкова, 2011
Сербия	2004	Белград	4 уличные посадки, 4 парка	15.0–37.8, 24.5*	Marković, Stojanović, 2012
Хорватия	2004–2006	–	леса и парки	23.9*	Matošević, Melika, 2012
Швейцария	2003–2004	3 локации в Берне и 1 – в Делемоне	уличные посадки	1.1–27.7, 11.9*	Girardoz et al., 2007

Примечание: * – средние значения показателя.

вида [Deschka, 1995]. 3. Ареал *Ph. platani* в Северной Америке занимает сравнительно небольшую территорию преимущественно прибрежной части штата Калифорния, ближайших островов (Санта-Круз и Санта-Каталина) и связан с платаном кистистым (*Platanus racemose*) [Powell, Opler, 2009]. Согласно материалам Г. Дешка [Deschka, 1995], гусеницы *Ph. platani* могут развиваться на платане Райта (*P. wrightii*), произрастающем близ ареала *P. racemose* (юго-запад штата Нью-Мексико, юг штата Аризона (США) и штат Чиуауа (Мексика)). Однако данные, подтверждающие наличие *Ph. platani*, на этой территории, отсутствуют. 4. Несмотря на то, что комплекс паразитоидов *Ph. platani* в Северной Америке исследован далеко не полно, в нём выявлены два узкоспециализированных коинфицирующих паразитоидов *Ph. platani*. Это – *Chrysocharis walleyi* и *Horismenus texanus*. Для первого вида известно всего 3 (все *Phyllonorycter* spp.), для второго – 5 хозяев [Universal Chalcidoidea Database, 2021]. Известно, что заражение и полное развитие идиобионта происходит на одной фазе развития хозяина, у коинфицирующих – на разных [Askew, Shaw, 1986]. Если первая стратегия характерна преимущественно для эктопаразитоидов, то вторая – для специализированных эндопаразитоидов [Тобиас, 2004]. Существование в

комплексе паразитоидов узкоспециализированных представителей с физиологическими адаптациями к хозяину – свидетельство продолжительности взаимодействий в системе «хозяин – паразитоид». Если дополнительно проведённое исследование в Калифорнии покажет широкое распространение и доминирование этих видов (и прежде всего *Ch. walleyi*) в комплексе паразитоидов *Ph. platani* – это может стать весомым аргументом в пользу североамериканского происхождения вида. Для сравнения, узкоспециализированных коинфицирующих паразитоидов Евразии не выявлено (табл. 1). И это странно. Теоретически около 150–200 лет назад *Ph. platani* из Северной Америки мог попасть, например, на Балканский полуостров и затем, расширяя ареал по кормовым растениям, двигаться в двух направлениях: сначала через Малую Азию на Кавказ и в Среднюю Азию и затем из Южной Европы на север континента.

Этот сценарий не противоречит существующим генетическим особенностям популяций *Ph. platani*. Генетический анализ 284 особей *Ph. platani*, собранных из 38 популяций Европы, Азии и Северной Америки (на основе митохондриального гена COI и 28S rDNA), позволил выявить два основных кла-

да: европейский (включая гаплотипы из Северной Америки) и азиатский [Tóth, Lakatos, 2018]. При этом генетическое расстояние между ними по фрагменту гена COI митохондриальной ДНК составило 2.08%, по ядерной ДНК – 0.10%. По предположению авторов, такая генетическая дивергенция могла быть образована после последнего ледникового периода [Tóth, Lakatos, 2018]. Однако подобные процессы могут происходить и значительно быстрее. Например, внутривидовая генетическая изменчивость по гену COI митохондриальной ДНК для 344 особей из первичного и вторичного ареала *Ph. issikii* (Kumata, 1963) составила 2.96% [Kirichenko et al., 2017] и была образована за период чуть больше трёх десятков лет. В любом случае высказанное предположение нуждается в серьёзном дополнительном исследовании.

Благодарности

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

Финансирование работы

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств автора

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Авакян Г.Д. Платановая моль (*Lithocletis platani* Stgr.) как новый вредитель в условиях Армении // Известия Академии наук Армянской ССР. Биологические и сельскохозяйственные науки. 1953. Т. 6 (1). С. 89–94.
- Аветян А.С., Тряпицын В.А., Эртевцян Е.К. Обзор фауны паразитических хальцид (Нутоптерга, Chalcidoidea) Армении // Зоологический сборник. Ереван: Институт зоологии. 1976. Т. 17. С. 33–86.
- Аимбетова С.И., Ермолаев И.В. Паразитоиды четырёх инвазионных видов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) г. Братиславы // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26 (1). С. 105–111.
- Антухова О.В. Основные вредители древесно-кустарниковых пород ботанического сада города Тирасполя // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Материалы II международной научно-практической конференции, 15–16 сентября 2005 г. Тирасполь: Изд-во Приднестровского университета. 2005. С. 5–6.
- Антухова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративных древесно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь: Приднестровский государственный университет. 2011. 204 с.
- Герасимов А.М. Моли-минёры. I. Средне-Азиатские *Lithocletis* (с введением по биологии молей-минёров вообще) // Известия Ленинградского института борьбы с вредителями в сельском и лесном хозяйстве. 1932. Вып. 3. С. 197–248.
- Дегтярёва В.И. Главные вредные чешуекрылые древесно-кустарниковой растительности центральной части Гиссарского хребта и Гиссарской долины (Lepidoptera). Душанбе: Издательство АН Таджикской ССР. 1964. 242 с.
- Ермолаев И.В. Паразитоиды (Hymenoptera) как фактор смертности *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 2. С. 18–37.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовной моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. 2018. Т. 97 (4). С. 401–407.
- Иванов С., Славов Н. Анnotatedный список энтомофагов листовых минирующих молей сем. Gracillariidae, Lyonetiidae и Nepticulidae // Информационный бюллетень ВПС/МОББ. 1986. № 16. С. 7–25.
- Жижилашвили Т.И. Материалы к биологии платановой моли (*Lithocletis platani* Stgr.) // Сообщения АН Грузинской ССР. Тбилиси. 1952. Т. 13 (8). С. 469–476.
- Кокanova Э.О. Грызуши насекомые декоративных насаждений и лесополос и их энтомофаги в Южном Туркменистане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат: Институт зоологии АН Туркменистана, 1995. 19 с.
- Костюков В.В., Нагорный А.А. Сравнительный анализ комплексов паразитов *Phyllonorycter platani* Stgr. на платане и *P. blancardella* F. на айве // Биологическая защита – основа стабилизации агрокосистем. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский ин-т биологической защиты растений. 2004. Вып. 2. С. 189–193.
- Кузнецов В.И. Семейство Gracillariidae – моли-пестрянки // Определитель насекомых европейской части СССР. Том 4. Чешуекрылые. 2-я часть. Л.: Наука. 1981. С. 149–311.
- Мирзоян С.А. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван: Изд-во Айастан, 1977. 453 с.

- Тобиас В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды Русского энтомологического общества. СПб.: ЗИН РАН, 2004. Т. 75 (2). 148 с.
- Agassiz D.J.L., Lasalle J. *Minotetrastichus platanellus* (Mercet) (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid new to Britain, tracking an invading host // Entomologist's Gazette. 1996. Vol. 47. P. 191–194.
- Alekseev V.N., Belokobylskij S.A., Chemyreva V.G., Davidian E.M., Egorenkova E.N., Humala A.E., Kasparyan D.R., Khalaim A.I., Kolyada V.A., Kosheleva O.V., Kostjukov V.V., Kotenko A.G., Lelej A.S., Melika G., Samartsev K.G., Sundukov Yu.N., Timokhov A.V., Trjapitsyn S.V., Trjapitsyn V.A., Tselikh E.V., Achterberg C. van, Zerova M.D. Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. 2. Aprocrita: Parasitica. Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Supplement 8. St Petersburg: Zoological Institute RAS, 2019. 594 p.
- Askew R.R., Shaw M.R. Parasitoid communities: their size, structure, and development // Insect Parasitoids. J. Waage, D. Greathead (eds.). London: Acad. Press, 1986. P. 225–264.
- Beyarslan A. Checklist of Turkish Doryctinae (Hymenoptera, Braconidae) // Linzer Biologische Beiträge. 2017. Vol. 49 (1). P. 415–440.
- Bogavac M. Platanov miner – *Lithocolletis platani* Stgr. // Zaštita bilja. 1959. T. 51. C. 51–61.
- Bouček Z. A study of central European Eulophidae, 1: Eulophinae (Hymenoptera) // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. 1959a. Vol. 33. P. 117–170.
- Bouček Z. A study of central European Eulophidae, 2: *Diaulinopsis* and *Cirrospilus* (Hymenoptera) // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. 1959b. Vol. 33. P. 171–194.
- Bouček Z., Askew R.R. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris. 1968. 260 p.
- Celli G. Contributo allo studio degli Imenotteri parassiti di Insetti minatori. 3. Notizie su alcuni parassiti ed iperparassiti di insetti minatori delle foglie di pioppo (*Paraleucoptera sinuella* Rtt., *Phytomyza populi* Kltb.), di platano (*Lithocolletis platani* Stgr.) e di ciliegio (*Lithocolletis cerasicolella* H.S.) // Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna. 1964. T. 27. P. 49–70.
- Descka G. *Phyllonorycter* (=*Lithocolletis*) *platani* (Staudinger 1870) in Oberösterreich (lepidoptera, Lithocollatidae) // Jahresbericht der Steyrer Entomologenrunde. 1984. Bd. 17. S. 21–31.
- Deschka G. Schmetterlinge als Einwanderer // Einwanderer – Neue Tierarten erobern Österreich. Stapfia 37 zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseum N.F. 1995. Bd. 84. S. 77–128.
- Emmet A.M. A description of the adult and early stages of *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Entomologist's Record and Journal of Variation. 1991. Vol. 103. P. 279–282.
- Erdős J. Additamenta ad cognitionem faunae Chalcidoarum in Hungaria et regionibus finitimis. 6. 19.
- Eulophidae // Folia Entomologica Hungarica. 1956. Vol. 9. No. 1. P. 1–64.
- Ferracini C., Alma A. Evaluation of the community of native euplid parasitoids on *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic in urban areas // Environmental Entomology. 2007. Vol. 36 (5). P. 1147–1153.
- Ferrière Ch. Les parasites de "Lithocolletis platani" en Italie // Bollettino dell' Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna. 1952. T. 19. P. 395–404.
- Fulmek L. Parasitinsekten der Blattminierer Europas. Den Haag: Dr. W. Junk, 1962. 203 s.
- Gates M.W., Heraty J.M., Schauff M.E., Wagner D.L., Whitfield J.B., Wahl D.B. Survey of the Parasitic Hymenoptera on Leafminers in California // Journal of Hymenoptera Research. 2002. Vol. 11 (2). P. 213–270.
- Girardoz S., Volter L., Tomov R., Quicke D.L.J., Kenis M. Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners // Journal of Applied Entomology. 2007. Vol. 131 (9–10). P. 603–612.
- Godfray H.C.J., Agassiz D.J.L., Nash D.R., Lawton J.H. The recruitment of parasitoid species to two invading herbivore // Journal of Animal Ecology. 1995. Vol. 64. P. 393–402.
- Graham M.W.R. de V. The Pteromalidae of North-Western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea) // Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Series. 1969. Supplement 16. 908 p.
- Graham M.W.R. de V. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera // Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Series. 1987. Vol. 55 (1). P. 89–210.
- Győrfi J. *Lithocolletis platani* Stgr. és parazitái // Erdészeti Kísérletek. 1941. Bd. 43. S. 224–235.
- Győrfi J. Faunistische Angaben zur Kenntnis der Verbreitung der Chalcididen im Karpaten-Becken // Fragmenta Faunistica Hungarica. 1942. Bd. 5 (1). S. 9–16.
- Győrfi J. Beiträge zur Kenntnis der Wirte von Schlupfwespen // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 1944. Bd. 30. S. 79–103.
- Győrfi J. Beiträge zur Kenntnis der Ichneumoniden Ungarns. 4 // Fragmenta Faunistica Hungarica. 1947. Bd. 10. S. 69–73.
- Győrfi J. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise der Chalcididen-Arten in Ungarn // Zeitschrift für Angewandte Entomologie 1962. Bd. 49 (2). S. 207–223.
- Halperin J. Arthropod fauna and main insect pest of plane trees in Israel // Phytoparasitica. 1990. Vol. 18 (4). P. 309–319.
- Heinrich C. On some forest Lepidoptera with descriptions of new species, larvae, and pupae // Proceedings of the United States National Museum. 1920. Vol. 57. P. 53–96.
- Kirichenko N.I., Triberti P., Ohshima I., Haran J., Byun B.-K., Li H., Augustin S., Roques A., Lopez-Vaamonde C. From east to west across the Palearctic: phylogeography of the invasive lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) and discovery of a putative new cryptic species in East Asia // PLOS ONE. 2017. 12 (2): e0171104. 22 p.

- Lopez-Vaamonde C., Agassiz D., Augustin S., De Prins J., De Prins W., Gomboc S., Ivinskis P., Karsholt O., Koutroumpas A., Kouttoumpa F., Laštůvka Z., Marabuto E., Olivella E., Przybylowicz L., Roques A., Ryrholm N., Šefrová H., Šima P., Sims P., Sinev S., Skulev B., Tomov R., Zilli Z., Lees D. Chapter 11. Lepidoptera // Roques A. et al (Eds). Alien terrestrial arthropods of Europe. BioRisk. 2010. Vol. 4 (2). P. 603–668.
- Marković Č., Stojanović A. Parasitoids of *Phyllonorycter platani* (Staudinger) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia // Journal of Plant Studies. 2012. Vol. 1 (1). P. 79–84.
- Matošević D., Melika G. Raznolikost parazitoidskih kompleksa domaćih i stranih vrsta lisnih minera u Hrvatskoj // Šumarski list. 2012. Vol. 7–8. S. 367–376.
- Mey W. Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexpansion von vier *Phyllonorycter*-Arten im Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1991. Bd. 67 (1). S. 177–194.
- Powell J.A., Opler P.A. Moths of Western North America. University of California press: Berkeley, Los Angeles, London. 2009. 370 p.
- Principi M.M. Sviluppo postembrionale ed etologie della “*Lithocolletis platani*” Stgr. (“Lepidoptera Gracillariidae”) // Bollettino dell’Istituto di Entomologia della Università di Bologna. 1953. Vol. 19. P. 171–250.
- Rajabi G. Insect pest of rosaceous fruit trees in Iran. Management based on ecological principles. Vol. 1. Second edition. Iranian Research Institute of Plant Protection, Tehran, Iran. 2011. 640.
- Rebel H. Famil. Pyralidae – Micropterygidae // Catalog der Lepidopteren des Palaeartischen Faunengebietes. Berlin: R. Friedländer & Sohn, 1901. Th. 2. 368 s.
- Schimitschek E. Beiträge zur Forstentomologie der Türkei. I // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 1939. Bd. 25. S. 291–310.
- Šefrová H. *Phyllonorycter platani* (Staudinger) – a review of its dispersal history in Europe (Lepidoptera, Gracilla-riidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2001. Vol. 49 (5). P. 71–75.
- Šefrová H. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) // Ekológia (Bratislava). 2003. Vol. 22 (2). P. 132–142.
- Staudinger O. Beitrag zur Lepidopteren Fauna Griechenlands // Horae Societatis Entomologicae Rossiae. 1870. Bd. 7. S. 3–304.
- Szöcs J. The parasitization of mining moths // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1959. Vol. (1–2). P. 147–164.
- Szöcs J. The parasites of mining moths // Folia Entomologica Hungarica (s.n.). 1965. Vol. 18. P. 123–151.
- Tóth V., Lakatos F. Phylogeographic pattern of the plane leaf miner, *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera: Gracillariidae) in Europe // BMC Evolutionary Biology. 2018. Vol. 18. Article number: 135.
- Tudor C., Drăghia I. Chalcidoidea (Hymenoptera) parasites des larves de Microlépidoptères mineurs // Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa”. 1978. Vol. 19. P. 315–319.
- Universal Chalcidoidea Database. 2021. // (<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidooids/database/index.dsml>). Accessed on 21.01.2021.
- Van Frankenhuyzen A. *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lep.: Gracillariidae), een bladmineerde op Platan in Nederland // Entomologische Berichten. 1983. D. 43. B. 19–25.
- Vidal S., Buszko J. Studies on the mining Lepidoptera of Poland. 8. Chalcidoid wasps reared from mining Lepidoptera (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Polskie Pismo Entomologiczne. 1990. T. 60. C. 73–103.
- Viggiani G. Morpho-biologia di *Pediobius saulius* Walk. (Hym. Eulophidae) e considerazioni sulle specie congeneri europee // Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria “Filipo Silvestri” di Portici. 1964. Vol. 22. P. 205–244.

PARASITOIDS (HYMENOPTERA) OF *PHYLLONORYCTER PLATANI* (STAUDINGER, 1870) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2023 Ermolaev I.V.

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

The review is devoted to the complexes of parasitoids *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae). Throughout its range, the miner is attacked by 72 species from 7 families of Hymenoptera. In Europe, 63 species have been identified, in North America, the Caucasus, Western and Central Asia – 5, 3, 12 and 1 species, respectively. Complexes of parasitoids *Ph. platani* in Eurasia are characterized by absence of narrow specialists. Parasitism rates in European populations of miner are low. Analysis of the composition of the complex of parasitoids indicates a possible North American origin of the miner.

Key words: plane leaf miner, *Phyllonorycter platani*, parasitoid, Europe.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЧУЖЕРОДНЫМ ВИДАМ ЖУКОВ- ДОЛГОНОСИКОВ (INSECTA, COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2023 Забалуев И.А.

Тверской Государственный Университет, г. Тверь, 170100, Россия
e-mail: fatsiccor66@mail.ru

Поступила в редакцию 03.10.2022. После доработки 30.04.2023. Принята к публикации 27.05.2023

В статье приводится новая информация о распространении ряда чужеродных видов жуков-долгоносиков на территории европейской части России. Впервые на территории г. Москвы обнаружены популяции *O. asphaltnus* Germar, 1823, *O. porcatus* (Herbst, 1795), *O. pseudonothus* Apfelbeck, 1897 и *Pholicodes inauratus* Boheman, 1833. Североамериканский по происхождению вид *Lignyodes bischoffi* (Blatchley, 1916) впервые приводится для Республики Крым, Краснодарского края, Курской обл. и г. Москвы, *Orchestes steppensis* Korotyaev, 2016 впервые обнаружен в Республике Дагестан, *O. sulcatus* (Fabricius, 1775) в Псковской и Тверской областях. Установлено резкое расширение за последние годы вторичного ареала *Polydrusus formosus* (Mayer, 1779) в Московской обл.

Ключевые слова: жуки-долгоносики, Curculionidae, чужеродные виды, *Otiorhynchus*, *Lignyodes bischoffi*.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-68-76

Введение

Жуки-долгоносики (Curculionidae) – самое крупное семейство растительноядных жесткокрылых (Coleoptera). Ряд видов этого семейства в настоящий момент расширили свои ареалы при прямом или косвенном участии человека. В 2019 г. был опубликован «Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России», где для данной территории приведено 17 чужеродных видов жуков-долгоносиков [Забалуев и др., 2019]. Позже их список был расширен за счёт ещё пяти видов, у которых обнаружены популяции за пределами их естественных ареалов: *Pholicodes inauratus arzanovi* Davidian, 1992 в г. Ижевске (Республика Удмуртия) [Дедюхин, 2019], *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricius, 1787) в Адлерском районе г. Сочи (Краснодарский край) [Забалуев и др., 2020], *Otiorhynchus clavipes* (Bonsdorff, 1785) в г. Санкт-Петербурге [Жукова, Коротяев, 2020], *Bradybatus seriesetosus* Petri, 1912 в г. Саратове [Аникин, 2020 (как *B. creutzei* Germar, 1823); Забалуев, 2022] и *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal, 1835 в Краснодарском крае [Коротяев, Мирошников, 2022].

В настоящей статье приводятся новые данные о распространении ряда ранее уже известных в европейской части России чужеродных видов жуков-долгоносиков, а также сведения о видах, впервые обнаруженных за пределами их естественного ареала.

Материал и методика

Большая часть представленных в работе материалов собрана автором в результате тщательного обследования предполагаемых кормовых растений чужеродных видов в парках, скверах, дворах и на улицах городов. Особое внимание обращалось на наличие прямоугольных погрызов по краям листовой пластиинки, очень характерных для короткохоботных видов подсемейства Entiminae, которые составляют основную часть адвентивной фауны долгоносиков.

Для обнаружения потенциальных для обследований мест, а также уточнения распространения чужеродных видов был использован «гражданский научный проект» iNaturalist.org [2023], который представляет собой агрегатор фотографий различных объектов живой природы, сделанных как специ-

алистами, так и натуралистами-фотолюбителями. Успешное использование данного проекта, например, недавно продемонстрировано для завезённого в Европу азиатского усача *Chlorophorus annularis* (Fabricius, 1787) [Seidel et al., 2021]. После размещения на указанном сайте фотографии чужеродного вида автор статьи связывался с автором снимка для выяснения обстоятельств находки и возможности изучения экземпляра. Данный подход позволил обнаружить ряд новых чужеродных видов, а также существенно расширить сведения по вторичным ареалам известных на этой территории видов.

Идентификация материала, приводимого в данной работе, проведена её автором с использованием коллекции Зоологического музея МГУ. Материал хранится преимущественно в коллекции автора (далее ПКИЗ – персональная коллекция И.А. Забалуева), а также в коллекции А.О. Беньковского и М.Я. Орловой-Беньковской (Зеленоград, Москва) (далее ПКАБ), Д.И. Ряскина (Воронеж) (далее ПКДР) и Р.А. Хряпина (Москва) (далее ПКРХ). Систематика даётся согласно кооперативному палеарктическому каталогу по Curculionoidea [Alonso-Zarazaga et al., 2017], за исключением того, что подсемейство Scolytinae, как и в «Справочнике по чужеродным жесткокрытым», для удобства принимается в качестве отдельного семейства, а не в составе Curculionidae.

Карта изготовлена С.А. Беньковским с использованием программного обеспечения QGIS.

Результаты и обсуждение

Lignyodes bischoffi (Blatchley, 1916)

Материал. Краснодарский край: г. Краснодар, Всероссийский НИИ Биологической защиты растений, заброшенный сад, светоловушка, $45^{\circ}2'56.50''$ с. ш., $38^{\circ}52'22.10''$ в. д., 10.09.2018, Е.Ю. Родионова leg. (ПКИЗ) (1♂, 1♀); Таманский п-ов, станица Голубицкая, $45^{\circ}19'54.55''$ с. ш. $37^{\circ}14'15.30''$ в. д., 31.07.2022 [iNaturalist.org. *Lignyodes bischoffi*, 2022] (1 экз.). Липецкая обл.: Усманский р-н, 2 км СЗ с. Никольское, 20.07.2019, Я.А. Урбанус leg. (ПКИЗ) (1 экз.). Курская обл.: Беловский р-н, окрестности с. Песчаное, лесопо-

лоса у дороги, $51^{\circ}4'37.97''$ с. ш., $35^{\circ}37'15.19''$ в. д., 3.08.2021, Д.И. Ряскин leg. (ПКДР) (1♂); пос. Заповедный, Центрально-Чернозёмный заповедник, $51^{\circ}34'6.27''$ с. ш., $36^{\circ}5'14.68''$ в. д., 16.08.2020, О.В. Рыжков [iNaturalist.org. *Lignyodes bischoffi*, 2020] (1 экз.); г. Курск, Железнодорожный округ, ул. Бутко, на свет, $51^{\circ}44'58.20''$ с. ш., $36^{\circ}13'25.32''$ в. д., 4.08.2021, Д.И. Поляков leg. (ПКИЗ) (1♂). Город Москва: р-н метро «Автозаводская», детский парк «Липки», вечером на плодах *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, $55^{\circ}42'48.13''$ с. ш., $37^{\circ}39'30.88''$ в. д., 1.08.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (30 экз.); р-н метро «Ясенево», ул. Тарусская, на *F. pennsylvanica*, $55^{\circ}36'10.43''$ с. ш., $37^{\circ}31'49.22''$ в. д., 6.08.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (11 экз.); р-н Орехово-Борисово Северное, Борисовские пруды, на *F. excelsior* L., $55^{\circ}37'41.77''$ с. ш., $37^{\circ}43'38.13''$ в. д., 6.08.2022, Р.А. Хряпин leg. (ПКРХ) (2♂, 1♀). Республика Крым: окрестности г. Симферополя, балка Тубай, на свет, $45^{\circ}1'53.40''$ с. ш., $34^{\circ}10'31.80''$ в. д., 17–18.07.2022, В.В. Шапоринский leg. (ПКИЗ) (4 экз.).

Естественный ареал данного вида находится в Северной Америке. В Европе он впервые обнаружен в Словакии в 1960 г. [Dieckmann, 1970], откуда затем стал самостоятельно распространяться, продвигаясь преимущественно в восточном и юго-восточном направлениях. Личинки развиваются в плодах американских видов ясеня (*F. americana*, *F. pennsylvanica*), но вид может заселять и аборигенный ясень обыкновенный (*F. excelsior*) [Пойрас, 1991]. На территории России отмечается с 2007 г. и ранее был известен из Ставропольского края, Ростовской обл. [Арзанов, 2013], Липецкой обл. [Мазуров, 2017] и Республики Северная Осетия – Алания [Мартынов и др., 2020]. В данной статье впервые указывается для Курской обл., Краснодарского края, г. Москвы и Республики Крым. Таким образом, вид широко распространился по многим регионам европейской части России (рис. 1). Очень вероятно его нахождение также в Воронежской и Белгородской областях.

Обнаруженные популяции в черте г. Москвы расположены на 320 км севернее от ближайшего местонахождения вида в лесо-

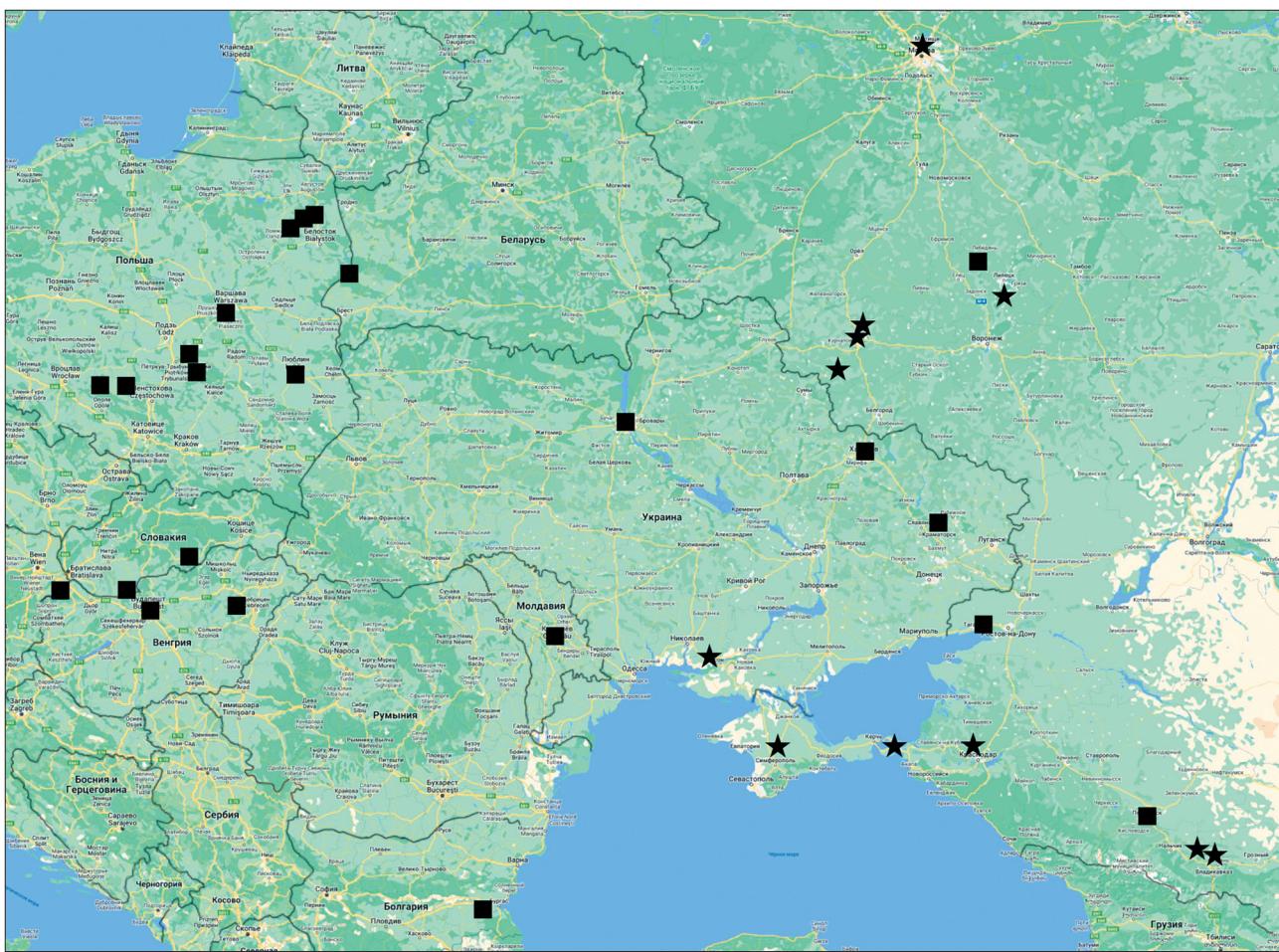


Рис. 1. Карта вторичного ареала *Lignyodes* в Европе. Символом «квадрат» обозначены находки до 2019 г., а символом «звезда» – после 2019 г.

степной зоне Липецкой обл. и скорее всего представляют собой случай непреднамеренной интродукции из вторичного ареала. На отдельных деревьях *F. pennsylvanica* жуки образовывали скопления по 20–30 особей на одной ветке, а заражённость семян составила 86–90%. В небольшом количестве найден и на европейском ясene (*F. excelsior*). Часть заражённых семян в октябре 2022 г. была собрана в пластиковый контейнер и в течение зимы хранилась на уличной стороне дома. В начале апреля 2023 г. плоды были вскрыты и в них обнаружены живые личинки старших возрастов, что подтверждает способность вида успешно перезимовывать на стадии личинки в климатических условиях Москвы.

Orchestes steppensis Korotyaev, 2016

Материал. Республика Дагестан: Нагайский р-н, 12 км Ю с. Червлённые Буруны, закреплённые пески, на *Ulmus pumila* L., 44°2'43.65" с. ш., 45°38'47.63" в. д., 16–

17.06.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (1 экз.).

Азиатский по происхождению вид, минирующий листья вяза приземистого (карагача) (*U. pumila*), реже других видов вязов [Забалуев и др., 2019]. На европейской части России отмечается с 2005 г. и известен из следующих регионов: Ставропольский край, Ростовская, Астраханская, Волгоградская, Саратовская, Ульяновская, Воронежская области, Республика Калмыкия [Коротяев, 2016; Коротяев, Ряскин, 2018], Республика Крым [Забалуев и др., 2019]. Также обнаружен на юге Донецкой обл. [Arzanov et al., 2021]. Единичная находка сделана в Ярославской обл. [Власов, 2019]. Для Дагестана приводится впервые.

Pholicodes inauratus Boheman, 1833

Материал. Город Москва, кампус Московского государственного университета, возле корпуса биологического факультета, 55°42'17.29" с. ш., 37°31'24.29" в. д., под камнем, 4.04.2023, Д.И. Поляков leg. (ПКИЗ)

(1♀); там же, 13.04.2023, Д.И. Поляков leg. (ПКИЗ) (1♀).

Номинативный подвид размножается партеногенетическим способом и распространён в Южной и Восточной Сибири, Восточном Казахстане, а обоеополый подвид *Ph. inauratus arzanovi* встречается в степях юга европейской части России и юго-востока Украины [Давидьян, 1992]. Недавно три микропопуляции ssp. *arzanovi* обнаружены в черте г. Ижевска [Дедюхин, 2019]. Особи из Москвы по окраске соответствуют номинативному подвиду.

Очень вероятно, что непреднамеренная интродукция данного вида произошла с материалами или почвой во время строительных работ, которые велись вокруг корпуса биологического факультета в 2022 г. Тем не менее, находки пока носят единичный характер и требуется дополнительный материал, подтверждающий натурализацию этого вида в условиях Москвы.

Otiorhynchus albidus Stierlin, 1861

Материал. Ставропольский край: окрестности г. Пятигорска, гора Юца, под розеткой *Cirsium* sp., 43°58'36.53" с. ш., 43°1'6.53" в. д., 29.04.2021, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (2♀); г. Пятигорск, парк, отряхивание *Thuja* sp., 1.05.2021, А.О. Беньковский и М.Я. Орлова-Беньковская leg. (ПКАБ) (1♀); там же, дорога к горе Бештау, район Розы Люксембург, в подстилке у основания ствола *Populus italicica* (Du Roi) Moench, 44°4'18.06" с. ш., 43°3'2.80" в. д., 6.05.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (5♀).

Естественный ареал вида охватывает весь Балканский п-ов и Северное Причерноморье [Alonso-Zarazaga et al., 2017; Yunakov et al., 2018; Arzanov et al., 2021]. Известны чужеродные популяции в Германии (Магдебург) [Yunakov et al., 2018], Австрии (Вена) [Schuh et al., 2015; Yunakov et al., 2018], Юго-Восточном Казахстане [Колов, Коротяев, 2017], а также в г. Санкт-Петербурге [Коротяев и др., 2018]. В «Справочнике» [Забалуев и др., 2019] популяции *O. albidus* с востока Краснодарского края и из г. Кисловодска Ставропольского края также были отнесены к чужеродным, поскольку жуков находили на

посадках сосен и в городском парке. Однако в Пятигорске вид обнаружен, как в городских условиях на адвентивных видах растений (туя, пирамidalный тополь), так и под розетками бодяка в естественном биотопе на горе Юца. Последняя находка, по-видимому, может свидетельствовать о способности этого вида ко вторичному расселению в естественные биоценозы.

Otiorhynchus asphaltinus Germar, 1823

Материал. Город Москва: Пресненский р-н, Государственный биологический музей имени К.А. Тимирязева, в паутине между дверями, 7.05.2020, А.С. Власенко leg. (ПКИЗ) (1♂); там же, Столлярный переулок, д. 2, ночью (между 21:00 и 22:00), на листьях *Syringa josikaea* J. Jacq. ex Reichenb., *Rosa* sp. (садовая форма с белыми цветами), *Swida alba* (L.) Opiz и *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., 55°45'49.14" с. ш., 37°34'17.49" в. д., 25.07.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (5♂, 2♀).

Естественный ареал охватывает весь Крымский п-ов, Молдову и Северное Причерноморье, включая Ростовскую обл. и Краснодарский край [Юнаков, 2003]. Кроме того, отдельные реликтовые локальные популяции известны на меловых обнажениях в Саратовской, Липецкой и Белгородской областях [Юнаков, 2003; Коротяев и др., 2018]. Завезён в г. Киев (Украина) [Yunakov et al., 2018] и в г. Сестрорецк (Курортный р-н г. Санкт-Петербурга) [Коротяев и др., 2018]. В Москве обнаружен впервые и отмечается на одном месте с 2020 по 2022 г., что говорит об успешной натурализации вида. Вместе с *O. asphaltinus* на *Parthenocissus quinquefolia* был собран ещё один чужеродный вид из того же рода – *O. sulcatus* (Fabricius, 1775), что косвенно подтверждает инвазионную природу найденной популяции. Вектором инвазии скорее всего послужила непреднамеренная интродукция с грунтом при посадке саженцев. *Otiorhynchus asphaltinus* известен как серёзный вредитель виноградной лозы [Липецкая, Рузаев, 1958]. В столице жуки могут объедать почки и листья различных декоративных растений, портя их внешний вид.

Otiorhynchus porcatus (Herbst, 1795)

Материал. Город Москва, кампус Московского государственного университета, территории спортивного городка, 55°42'1.93" с. ш., 37°32'20.39" в. д., под камнем, 1.09.2022, Д.И. Поляков, Ф.С. Бызов и И.А. Забалуев leg. (5♀).

Европейский вид (Центральная Европа, Британские о-ва, Прибалтика, Скандинавия, Беларусь, Западная Украина) [Alonso-Zarazaga et al., 2017; Yunakov et al., 2018]. Завезён в Канаду [Majka, MacIvor, 2009] и США (штат Мэн) [Hoebelke, Griffin, 2015]. В России был достоверно отмечен в двух регионах: Калининградская обл. [Alekseev, 2002] и Ленинградская обл. [Прасолов, 2005]. Эти находки, скорее всего, относятся к естественному ареалу, почему вид и не был включён в «Справочник» [Забалуев и др., 2019]. Нахodka в Москве отстоит от ближайшей примерно на 640 км. Учитывая, что данный вид не способен к полёту и отсутствует в природных местообитаниях Московской обл. [Легалов и др., 2019], можно утверждать, что найденная популяция относится к чужеродным.

Жуки обнаружены под камнем у основания небольшого куста калины обыкновенной (*Viburnum opulus* L.), на которой обнаружены незначительные погрызы по краям листьев, а также рядом произрастала жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.) с многочисленными следами питания короткохоботных долгоносиков на нижних листьях. Вероятно, жуки кормились на этих растениях в ночное время, что характерно для многих *Otiorhynchus*. Интересно, что и в Северной Америке этот вид также питается на *Lonicera canadensis* Bartr. и *Viburnum* sp. [Majka, MacIvor, 2009; Hoebelke, Griffin, 2015].

Otiorhynchus pseudonothus Apfelbeck, 1897

Материал. Республика Карелия: г. Петрозаводск, пр-кт Александра Невского, д. 66, в квартире, 18.10.2021, В.О. Швецова leg. (1♂); г. Москва: р-н метро «Фрунзенская», 1-я Фрунзенская ул., сквер, ночью на *Swida alba*, 55°43'36.10" с. ш., 37°35'10.16" в. д., 30.09.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (6♂, 3♀).

Приальпийский вид, который в последние годы широко распространился по Западной и Центральной Европе с посадочным материалом [Delbol, 2010; Alonso-Zarazaga et al., 2017; Забалуев и др., 2019]. Жуки питаются листьями различных лиственных и хвойных деревьев и кустарников, а личинки развиваются в почве на их корнях [Delbol, 2010]. В «Справочнике по чужеродным жестокрылым» [Забалуев и др., 2019] сообщалось о единичной находке этого вида в квартире в г. Реутов (Московская обл.), куда он был случайно интродуцирован с саженцем канадской ели, импортированным из Нидерландов и купленным в садовом супермаркете. Недавно похожий случай произошёл в Петрозаводске, где также одиночный жук был найден в квартире на саженце *Picea glauca* (Moench) Voss, 1907 «Conica December». Указанная страна происхождения саженца – Германия. В Москве данный вид смог успешно натурализоваться, поскольку обнаружен в сквере на листьях свидины белой (*Swida alba*). Причём, как и в случае с *O. asphaltinus*, вместе с *O. pseudonothus* на том же растении собран другой чужеродный вид *O. sulcatus*.

На сайте iNaturalist.org есть фотографии, сделанные в 2019 г. около парка имени Жукова в центральной части Краснодара [iNaturalist.org. *Otiorhynchus pseudonothus*. 2019] и в 2021 г. в районе пос. Знаменский в городском округе Краснодара [iNaturalist.org. *Otiorhynchus pseudonothus*. 2021], которые могут относиться к данному виду или очень близкому к нему *O. armadillo* (Rossi, 1792), что невозможно установить без изучения экземпляров в лабораторных условиях. Поэтому по моей просьбе сотрудник Центра защиты леса Краснодарского края А.С. Бондаренко провёл специальные поиски жуков в районе парка Жукова в июле 2022 г. (точку в районе пос. Знаменский проверить не удалось, поскольку она находится на частной территории). Им было обнаружено, что возле парка высаживались декоративные *Thuja* sp. и *Platycladus orientalis* (L.) Franco в кадках, которые потенциально могли быть источником инвазии, но ни сами жуки, ни оставленные ими следы питания на листьях обнаружены не были и, вероятнее всего, вид

не образовал здесь устойчивой популяций. По нашему мнению, это связано с тем, что данные деревья расположены на оживлённой улице вблизи правительенного здания и обрабатывались инсектицидами против кипарисовой радужной златки (*Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767)).

Otiorhynchus sulcatus (Fabricius, 1775)

Материал. Город Москва: р-н Орехово-Борисово Северное, Борисовский проезд, д. 17, во дворе, 15.09.2021, А.С. Зубов leg. (ПКРХ) (1♀); р-н метро «Марьина Роща», ул. Шереметьевская, д. 2, стр. 1, 19.10.2021, А.С. Зубов leg. (ПКРХ) (1♀); Пресненский р-н, Столлярный переулок, д. 2, ночью на *Parthenocissus quinquefolia*, 25.07.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (1♀); р-н метро «Фрунзенская», 1-я Фрунзенская ул., сквер, ночью на *Swida alba*, 55°43'36.10" с. ш., 37°35'10.16" в. д., 30.09.2022, И.А. Забалуев leg. (ПКИЗ) (1♀). Псковская обл.: Себежский р-н, г. Себеж, 56°16'38.52" с. ш., 28°29'31.83" в. д., 28.06.2022 [iNaturalist.org. *Otiorhynchus sulcatus*. 2022a] (1♀). Тверская обл.: Весьегонский р-н, г. Весьегонск, на садовых лилиях, 58°39'27.87" с. ш., 37°16'36.65" в. д., 24.06.2022 [iNaturalist.org. *Otiorhynchus sulcatus*. 2022b] (1♀).

Вид происходит с юга Западной Европы, откуда вместе с декоративными культурами широко расселился по всей Европе, завезён в Северную Америку, Австралию, Новую Зеландию, Чили и на Гавайские о-ва [Забалуев и др., 2019]. В России достоверно отмечался в следующих регионах: Калининградская, Ленинградская, Московская и Ярославская области [Забалуев и др., 2019], Республика Татарстан [Кутушев, Сажнев, 2022]. В Москве обычен на различных кустарниковых насаждениях, а также заселяет цветники во дворах многоквартирных домов. Впервые приводится для Псковской и Тверской областей.

Polydrusus formosus (Mayer, 1779)

Западноевропейский вид, широко распространившийся по Европе и Северной Америке [Забалуев и др., 2019]. В России обнаружен в 2015 г. в Летнем саду г. Санкт-Петербурга [Коротяев и др., 2015] и в 2019 г. в с. Юрасово Воскресенского р-на Московской

обл. [Забалуев, 2020]. По данным ресурса iNaturalist.org [2023] за 4 года наблюдений *P. formosus* существенно расширил свой вторичный ареал и распространился по всей Москве в пределах МКАД и примерно на 30–40 км за её пределами. При этом с. Юрасово остаётся самой восточной точкой, на запад он продвинулся по крайней мере до д. Волково Одинцовского р-на [iNaturalist.org. *Polydrusus formosus*. 2022a], на север до д. Невзорово Пушкинского р-на [iNaturalist.org. *Polydrusus formosus*. 2022b], а на юг – до р-на Южное Бутово [iNaturalist.org. *Polydrusus formosus*. 2022c]. Жуки питаются листьями различных лиственных деревьев, по наблюдениям автора, чаще всего берёзы повислой (*Betula pendula* Roth) и ольхи чёрной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Вектором инвазии, скорее всего, послужила непреднамеренная интродукция с саженцами деревьев из Западной Европы или Крыма, после чего этот вид, способный к активному полёту, стал расселяться самостоятельно.

Заключение

В последние годы наблюдается расширение вторичных ареалов ряда чужеродных видов жуков-долгоносиков на европейской части России. При этом такие виды, как *Lignyodes bischoffi*, *Orchestes steppensis* и *Polydrusus formosus* обладают способностью к активному полёту и, вероятно, самостоятельно расширяют свои вторичные ареалы. Особенно стремительно расселяется *P. formosus*, который за 4 года наблюдений распространился по всей Москве в пределах МКАД и примерно на 30–40 км за её пределами. Другая часть видов, относящихся к огромному роду *Otiorhynchus*, а также *Pholicodes inauratus* неспособны к полёту и активным миграциям, но легко перевозятся вместе с саженцами деревьев и кустарников, при этом их инвазии часто остаются незамеченными из-за скрытного ночного образа жизни. Вполне ожидаемо, что подавляющее большинство новых находок сделано на территории Москвы, поскольку в данном регионе в настоящий момент идёт активное строительство и озеленение территорий. Из отмеченных в статье видов только *Orchestes steppensis* явля-

ется восточноазиатским по происхождению видом и расселяется в западном направлении, все остальные виды происходят из Западной или Южной Европы и расселяются в северном и северо-восточном направлениях. Это касается также и *L. bischoffi*, который хотя и происходит изначально из Северной Америки, но в Россию проник также из Европы.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность А.О. Беньковскому, М.Я. Орловой-Беньковской (г. Москва), С.А. Беньковскому (г. Москва), А.С. Бондаренко (Центр защиты леса Краснодарского края, г. Краснодар), А.С. Власенко (Государственный биологический музей им. К.А. Тимирязева, г. Москва), Ф.С. Бызову, Д.И. Полякову (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва), С.В. Дедюхину (Удмуртский государственный университет, г. Ижевск), Л.В. Егорову (Государственный заповедник «Присурский», г. Чебоксары), Е.Ю. Родионовой (Всероссийский НИИ Биологической защиты растений, г. Краснодар), Д.И. Ряскину (Воронежский государственный университет, г. Воронеж), Я.А. Урбанусу (Центр экологических проектов, г. Липецк), Р.А. Хряпину (г. Москва), В.В. Шапоринскому (г. Симферополь) и В.О. Швецовой (г. Петрозаводск).

Финансирование работы

Исследование поддержано грантом РНФ №21-74-20001.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Аникин В.В. Высокая степень повреждаемости семян клёна полевого жуком *Bradybatus creutzeri* (Curculionidae) в городских биотопах Саратова // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. 2020. Вып. 17. С. 129–131.

Арзанов Ю.Г. *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) – новый для России инвазийный вид долгоносиков // Российский журнал биологических инвазий. 2013. Т. 6, вып. 3. С. 2–6.

Власов Д.В. Нахodka долгоносика *Orchestes steppensis* Kor. (Coleoptera, Curculionidae: Rhaphphini) в Ярославской области // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98, вып. 4. С. 870–872. DOI: 10.1134/S036714451904018X

Давидьян Г.Э. Обзор жуков-долгоносиков рода *Pholicodes* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 71, вып. 3. С. 599–629.

Дедюхин С.В. О южных видах жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionoidea) в фауне г. Ижевска // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о земле». 2019. Т. 29, вып. 4. С. 463–470.

Жукова Е.А., Коротяев Б.А. Интересные находки грибов и насекомых на территории Летнего сада Санкт-Петербурга // В сб.: Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием / Под ред. Д.Л. Мусолина, Н.И. Кириченко, А.В. Селиховкина. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2020. С. 160–161.

Забалуев И.А. Нахodka инвазионного жука-долгоносика *Polydrusus formosus* (Mayer) (Coleoptera, Curculionidae: Polydrusini) в Московской области // Энтомологическое обозрение. 2020. Т. 99, вып. 4. С. 975–976. DOI: 10.31857/S0367144520040103

Забалуев И.А. Новые и интересные находки жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) в Саратовской области. Сообщение 4 // Евразиатский энтомологический журнал. 2022. Т. 21, вып. 4. С. 198–206. DOI: 10.15298/euroasentj.21.4.03

Забалуев И.А., Беньковский А.О., Карпун Н.Н. Curculionidae Долгоносики // В кн.: Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2019. С. 219–274, 519–520.

Забалуев И.А., Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. Первая находка потенциального вредителя капусты *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricius, 1787) (Coleoptera, Curculionidae) в России // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, вып. 3. С. 17–21.

Колов С.В., Коротяев Б.А. Об акклиматизации в Юго-Восточном Казахстане двух видов долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae), вредящих плодовым и ягодным культурам // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96, вып. 1. С. 185–187.

Коротяев Б.А., Жукова Е.А., Шалакитская О.В. О завезённом виде жуков-долгоносиков *Polydrusus formosus* Mayer (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) в Летнем саду Санкт-Петербурга // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94, вып. 4. С. 835–838.

Коротяев Б.А., Катаев Б.М., Ковалёв А.В. О находке в Санкт-Петербурге на сирени (*Syringa L.*) ещё трёх видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ.

- (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97, вып. 1. С. 93–101.
- Коротяев Б.А., Мирошников А.И. О находках нового для фауны России адвентивного долгоносика *Stenopelmus rufinasus* Gyll. (Coleoptera, Curculionidae: Tanyphyrini) в Краснодарском крае // Энтомологическое обозрение. 2022. Т. 10, вып. 4. С. 874–876. DOI: 10.31857/S0367144522040177
- Коротяев Б.А., Ряскин Д.И. Новые данные о распространении долгоносика *Orcheses steppensis* Kor. (Coleoptera, Curculionidae: Rhamphini) в европейской части России // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97, вып. 1. С. 175–178.
- Кутушев Р.А., Сажнев А.С. Материалы по синантропным и адвентивным видам жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Республики Татарстан // Полевой журнал биолога. 2022. Т. 4, вып. 4. С. 315–328. DOI: 10.52575/2712-9047-2022-4-4-315-328
- Легалов А.А., Никитский Н.Б., Грачёв В.Г., Хрисанова М.А. Семейство Curculionidae Latreille, 1802 – Долгоносики // В кн.: Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Часть 2 / Под ред. Н.Б. Никитского и Б.Р. Стригановой. М.: Директ-Медиа, 2019. С. 628–765.
- Липецкая А.Д., Рузаев К.С. Вредители и болезни виноградной лозы. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, 1958. 279 с.
- Мазуров С.Г. Насекомые Краснинского района Липецкой области. Т. 2. Жесткокрылые (Coleoptera). Елец: ООО «Типография», 2017. 319 с.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2, вып. 2. С. 99–122. DOI: 10.18413/2658-3453-2020-2-2-99-122
- Пойрас А.А. Особенности биологии *Lignyodes bischoffi* (Blatchley) (Coleoptera, Curculionidae) в условиях Молдавии // Успехи энтомологии в СССР: Лесная энтомология. Материалы 10-го съезда Всесоюзного энтомологического общества. Ленинград, 1991. С. 103–105.
- Прасолов В.Н. Долгоносики (Curculionoidea part.) Ленинградской области. 2005. (Электронный ресурс) // (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/curcuspb.htm>). Проверено 11.04.2023.
- Юнаков Н.Н. Обзор жуков-долгоносиков подрода *Pontotiorhynchus* subgen. п. рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомологическое обозрение. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 416–436.
- Alekseev V.I. New Beetles (Coleoptera) Species in Kaliningrad Region (Baltic Coast) // Baltic Journal of Coleopterology. 2002. Vol. 2. No. 2. P. 137–143.
- Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C.H.C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A.J., Yunakov N.N. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Curculionoidea. Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografias electrónicas S.E.A., 2017. Vol. 8. 729 pp.
- Arzanov Yu.G., Martynov V.V., Nikulina T.V. Contribution to the fauna of weevil beetles (Coleoptera: Curculionoidea) of the Central Donbass // Caucasian Entomological Bulletin. 2021. Vol. 17. No. 1. P. 5–44. DOI: 10.23885/181433262021171-544
- Delbol M. Les Otiorhynchini de Belgique (Curculionidae: Entiminae) // Entomologie faunistique. 2010. Vol. 62. No. 4. P. 139–152.
- Dieckmann L. Die paläarktischen *Lignyodes*-Arten, einschließlich einer neuen Art aus der Slowakei (Coleoptera, Curculionidae) // Entomologische Nachrichten und Berichte. 1970. Vol. 14. No. 7. P. 97–104.
- Hoebeke E.R., Griffin S.R. First Record of the Palearctic Root Weevil *Otiorhynchus porcatus* (Herbst) (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) in The United States and Additional Records of Other Adventive Weevils Occurring on the Isles of Shoals (Maine and New Hampshire) // The Coleopterists Bulletin. 2015. Vol. 69. No. 4. P. 679–686. DOI: 10.1649/0010-065X-69.4.679
- iNaturalist.org (Электронный ресурс) (<https://www.inaturalist.org/>). 2023. Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Lignyodes bischoffi*. 2020 (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/56912322>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Lignyodes bischoffi*. 2022 (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/128783459>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Otiorhynchus pseudonothus*. 2019 (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/33517795>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Otiorhynchus pseudonothus*. 2021 (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/74613553>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Otiorhynchus sulcatus*. 2022a (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/123798429>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Otiorhynchus sulcatus*. 2022b (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/127826215>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Polydrusus formosus*. 2022a (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/127266763>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Polydrusus formosus*. 2022b (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/127415188>). Проверено 11.04.2023.
- iNaturalist.org. *Polydrusus formosus*. 2022c (Электронный ресурс) // (<https://www.inaturalist.org/observations/122610175>). Проверено 11.04.2023.
- Korotyaev B.A. New data on the changes in the abundance and distribution of several species of beetles (Coleoptera) in European Russia and the Caucasus // Entomological Review. 2016. Vol. 96. No. 5. P. 620–630. DOI: 10.1134/S0013873816050080
- Majka C.G., MacIvor J.S. *Otiorhynchus porcatus* (Coleoptera: Curculionidae): a European root weevil newly discovered in the Canadian Maritime Provinces // Journal of the Acadian Entomological Society. 2009. Vol. 5. P. 27–31.

Schuh R., Jäch M.A., Schönleithner W., Brojer M., Holzer E., Kahlen M., Link A. Bemerkenswerte Käferfunde aus Österreich (XXI) // Koleopterologische Rundschau. 2015. Vol. 85. P. 329–333.

Seidel M., Lüttke M., Cocquempot C., Potts K., Heeney W.J., Husemann M. Citizen scientists significantly improve our knowledge on the non-native longhorn beetle

Chlorophorus annularis (Fabricius, 1787) (Coleoptera, Cerambycidae) in Europe // BioRisk. 2021. Vol. 16. P. 1–13. DOI: 10.3897/biorisk.16.61099

Yunakov N., Nazarenko V., Filimonov R., Volovnik S. A survey of the weevils of Ukraine (Coleoptera: Curculionoidea) // Zootaxa. 2018. Vol. 4404 (1). P. 1–494. DOI: 10.11646/zootaxa.4404.1.1

NEW DATA ON ALIEN SPECIES OF WEEVILS (INSECTA, COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

© 2023 Zabaluev I.A.

Tver State University, Tver, 170100, Russia
e-mail: fatsiccor66@mail.ru

This article presents new information on the distribution of a number of alien species of weevil beetles in the European part of Russia. For the first time populations of *Otiorhynchus porcatus* (Herbst, 1795), *O. asphaltinus* Germar, 1823, *O. pseudonothus* Apfelbeck, 1897, and *Pholicodes inuratus* Boheman, 1833 are found in Moscow. For the first time *Lignyodes bischoffi* (Blatchley, 1916) of North American origin is recorded for the Republic of Crimea, Krasnodar Territory, Kursk Region and Moscow, *Orchestes steppensis* Korotyaev, 2016 is recorded for the Republic of Dagestan, *O. sulcatus* (Fabricius, 1775) is recorded for the Pskov Region and Tver Region. In recent years a dramatic broadening of the secondary range of *Polydrusus formosus* (Mayer, 1779) in Moscow Region is established.

Keywords: weevil beetles, Curculionidae, alien species, *Otiorhynchus*, *Lignyodes bischoffi*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОНДАТРЫ (*ONDATRA ZIBETHICUS* L.) И АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON* Schreber) В ЯКУТИИ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ АЗИЯ, РОССИЯ)

© 2023 Захаров Е.С.^{a, f, *}, Сметанин Н.Н.^b, Сидоров И.А.^c, Захарова О.И.^d,
Филиппова В.В.^{e, f}, Захарова Н.Н.^{f, **}

^a Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук,
Якутск, 677000, Россия

^b Министерство экологии, природопользования и лесного хозяйства Республики Саха (Якутия),
Якутск, 677000, Россия

^c Союз охотпользователей Республики Саха (Якутия), Якутск, 677000, Россия

^d Арктический государственный агротехнологический университет, Якутск, 677000, Россия

^e Институт гуманитарных исследований и проблем малочисленных народов Севера СО РАН,
Якутск, 677027, Россия

^f Институт естественных наук Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова,
Якутск, 677000, Россия

e-mail: *zevsable@gmail.com; **zikbrazz92@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2022. После доработки 02.06.2023. Принята к публикации 22.05.2023

Обсуждаются результаты интродукции ондатры и американской норки в Якутии. Проанализирована динамика заготовки шкурок ондатры за 81-летний период с 1941 по 2021 г. На основе данных добычи построена карта количественного размещения ондатры по территории Якутии. Описаны интродукционные работы в рамках охотхозяйственной деятельности ГУП ФАПК «Сахабулт» в 2002–2004 гг., когда на территории республики были расселены 710 ондатр, в том числе 60 особей, завезённых из Алтайского края. Приводятся данные по численности и распространению американской норки в Якутии, очерчен её современный ареал. Приводятся сведения по интродукции 337 американских норок в 1985–1986 гг. госпромхозом «Усть-Майский» в бассейнах рек Мая и Хамна.

Ключевые слова: ондатра, американская норка, инвазия, интродукция, Якутия, ареал, искусственное расселение, охотничий промысел

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-77-86

Введение

В прошлом веке пушнина занимала одно из ведущих мест во внешней торговле страны. Активно велась работа по возрождению и обогащению фауны ценными видами. Благодаря реинтродукции были полностью или частично восстановлены ареалы некоторых ценных видов животных – обыкновенного (речного) бобра *Castor fiber* L., 1758, соболя *Martes zibellina* L., 1758 и др. Кроме аборигенных видов, интенсивно расселяли зверей, ввезённых из других регионов мира [Павлов и др., 1973; Самые опасные инвазивные..., 2018].

В Якутии из пяти интродуцированных пушных видов, успешно натурализовались только два – ондатра и американская норка [Шадрина и др., 2021]. Обыкновенный бобр,

степной хорь *Mustela eversmannii* Lesson, 1827 и енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 в настоящее время в природе Якутии не встречаются.

Современные литературные данные по интродукции ондатры и американской норки в Якутии охватывают только период 1930–1970 гг. [Грязнухин, Мордосов, 1965; Давыдов, Соломонов, 1967; Кривошеев, 1971; Лабутин, 1971; Павлов и др., 1973]. Более поздние интродукционные работы в литературе не освещены. В настоящей статье представлены материалы по искусственноому расселению ондатры и американской норки, проводившемуся ГУП ФАПК «Сахабулт» и госпромхозом «Усть-Майский» на территории Якутии. Обобщены материалы по динамике численности и современному ареалу

этих видов. Представленные в статье сведения существенно дополняют литературные данные по интродукции и распространению чужеродных видов в республике. Статья направлена на уточнение истории формирования генофонда этих видов.

Материал и методы

Основу настоящей статьи составляют региональные литературные источники, данные респондентов и собственные материалы, собранные авторами в Республике Саха (Якутия). Граница распространения американской норки приведена по данным личных наблюдений, опроса охотников, сотрудников природоохраных учреждений и др. Послепромысловая численность американской норки

характеризуется по материалам управления охотничье-промыслового хозяйства при Совете министров Якутской АССР [Отчёт..., 1970], зимних маршрутных учётов (ЗМУ) Министерства экологии, природопользования и лесного хозяйства Республики Саха (Якутия) (МЭПиЛХ РС(Я)) и литературным источникам [Лабутин, 1971; Борисов и др., 1992; Синицын, 2007]. Характеристика заготовок шкурок ондатры в Якутии дана по официальным данным Территориального органа Федеральной службы государственной статистики по РС (Я) (Саха(Якутия)Стат) и данным АО ФАПК «Сахабулт». При построении карты распространения ондатры использовали данные заготовки шкурок по улусам (районам) (далее – районам) Якутии в период

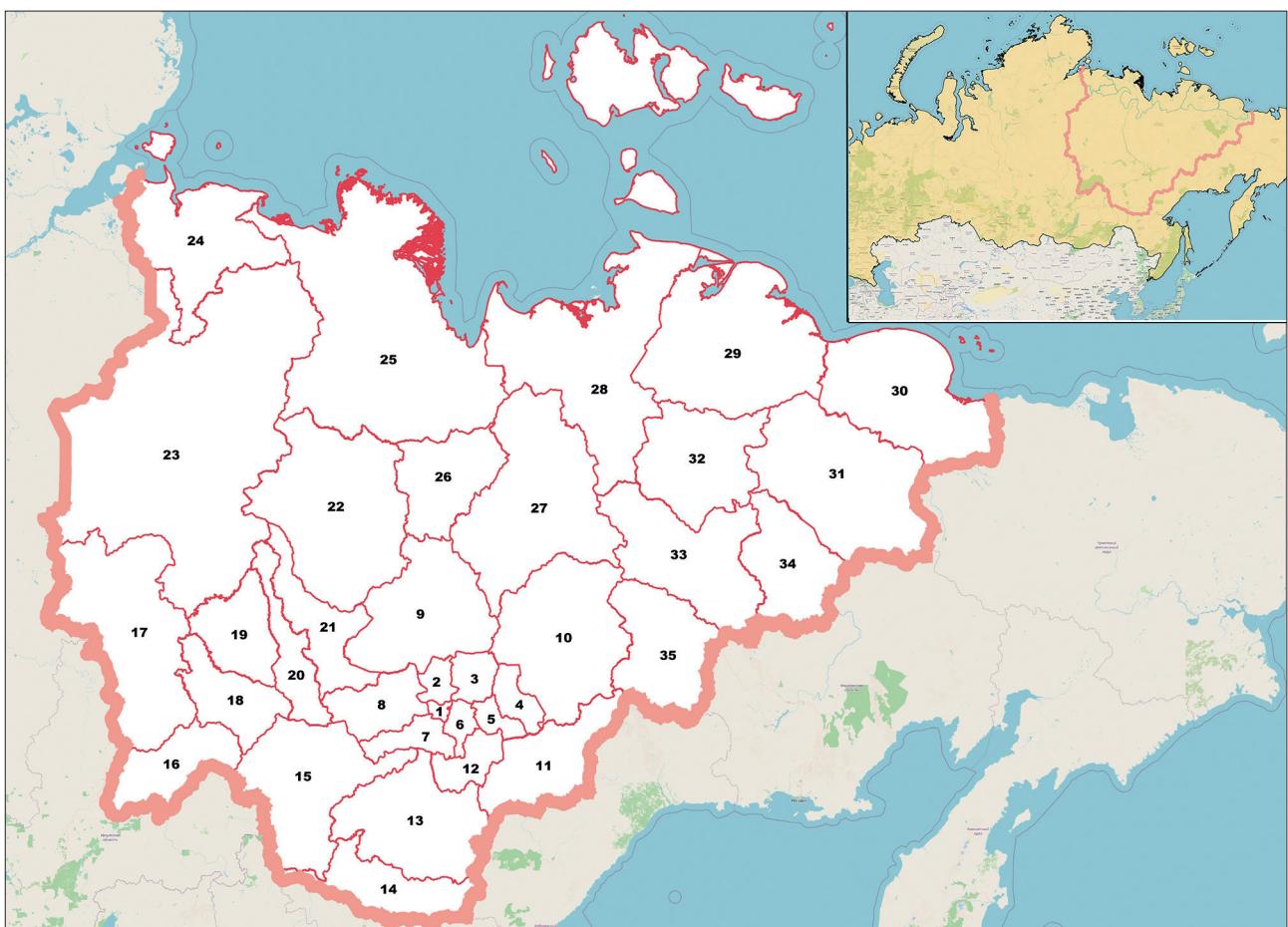


Рис. 1. Местоположение Якутии и её внутреннее административно-территориальное деление. 1 – территория, подчинённая администрации г. Якутск. Районы: 2 – Намский; 3 – Усть-Алданский; 4 – Таттинский; 5 – Чурапчинский; 6 – Мегино-Кангаласский; 7 – Хангаласский; 8 – Горный; 9 – Кобяйский; 10 – Томпонский; 11 – Усть-Майский; 12 – Амгинский; 13 – Алданский; 14 – Нерюнгринский; 15 – Олекминский; 16 – Ленский; 17 – Мирнинский; 18 – Сунтарский; 19 – Нюрбинский; 20 – Верхневилюйский; 21 – Вилуйский; 22 – Жиганский; 23 – Оленёкский; 24 – Анабарский; 25 – Булунский; 26 – Эвено-Бытантайский; 27 – Верхоянский; 28 – Усть-Янский; 29 – Аллаиховский; 30 – Нижнеколымский; 31 – Среднеколымский; 32 – Абыйский; 33 – Момский; 34 – Верхнеколымский; 35 – Оймяконский.

наибольших объёмов добычи 1960–1980 гг. Карта административно-территориального деления представлена на рисунке 1.

Полученные статистические сведения были введены в атрибутивную таблицу QGIS, что позволило построить карты количественного распределения ондатры по районам Якутии. Ареал размещения ондатры по районам совмещён с показателем озёрности территории. Под озёрностью подразумевалась площадь озёр в районе в процентах от всей площади района. Векторные данные озёр были взяты с сайта HydroSHEDS [2023], далее озёрность рассчитывалась в QGIS. Подключение тематических слоёв с ландшафтными и гидрографическими привязками в QGIS позволило выделить современные ареалы ондатры и норки.

При статистических расчётах использован пакет анализа MS Excel [2023].

Результаты

Ондатра в Якутию была завезена из Канады и Финляндии в 1930–1932 гг. в количестве 120 особей. Вид успешно натурализовался и с первых лет начал активно расширять свой ареал. Для ускорения естественного распространения ондатры по территории Якутии велось интенсивное искусственное расселение

зверьков из образовавшихся местных популяций. До 1970 г. на территории республики было выпущено 6550 зверьков [Павлов и др., 1973]. К 1970-м гг. популяция вида, образованная из 120 зверьков-основателей, заселила большую часть свойственных виду местообитаний на территории Якутии. Ондатра быстро заняла лидирующее положение в общем балансе заготовок охотничье-промышленной пушнины. Высокая численность вида в 1960–1980-х гг. позволяла ежегодно заготавливать в среднем 583.0 ± 23.4 тыс. особей, в отдельные годы до 910.1 тыс. особей (рис. 2).

Начавшаяся в середине 1980-х гг. десятилетняя засуха привела к сокращению пригодных для обитания ондатры угодий и снижению её численности [Седалищев, Захаров, 2005; Мордосов, Прокопьев, 2013; Чибыев и др. 2013]. Следует отметить, что завершение процесса натурализации вида в Якутии также сопровождалось уменьшением размеров тела и сглаживанием полового диморфизма зверьков [Шадрина и др., 2009], что вероятно можно рассматривать как процесс морфолого-физиологической адаптации вселенца к новым условиям обитания.

В начале 1990-х гг., в результате перехода к рыночным отношениям и реформирования агропромышленного комплекса, произошло

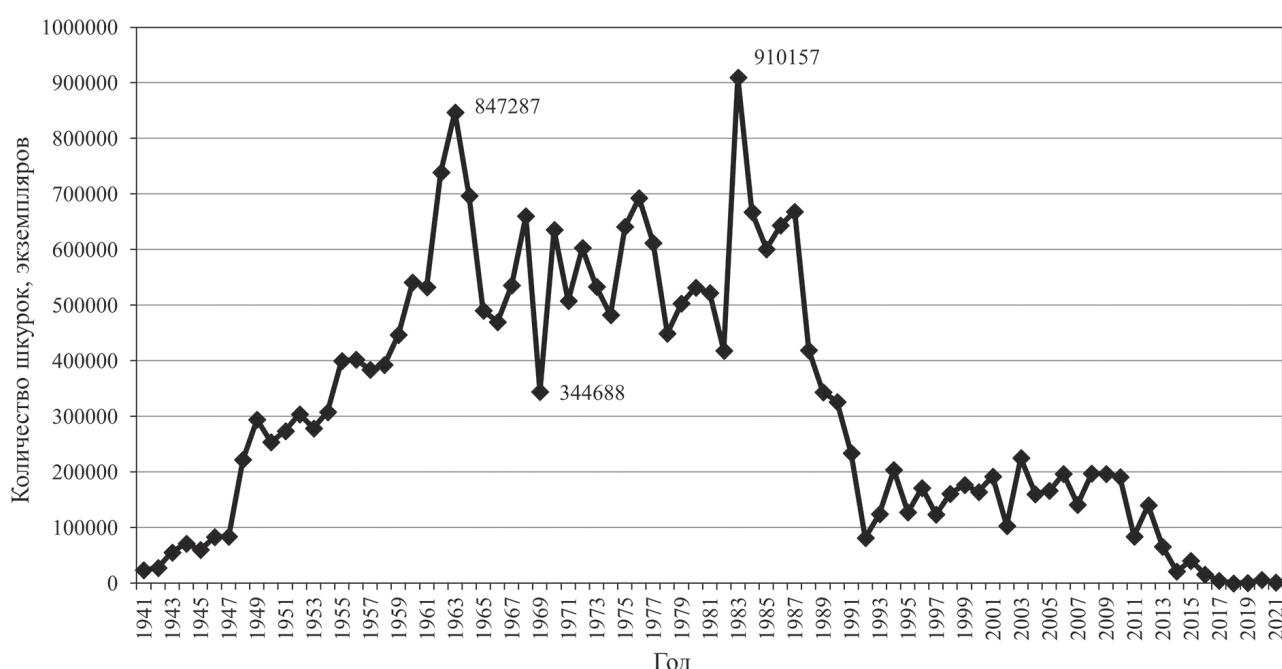


Рис. 2. Закупка шкурок ондатры у охотников в Якутии в 1941–2021 гг. (по данным Саха(Якутия)Стата; АО ФАПК «Сахабулт»).

резкое сокращение заготовки промысловой пушнины, особенно малоценных видов. В частности, в Якутии среднегодовая добыча ондатры в 1991–2012 гг. снизилась до 162.3 ± 9.0 тыс. экз. (рис. 2). В целях стабилизации финансового состояния традиционных охотничьих промыслов и стимулирования государственных поставок промысловый (и клеточной) пушнины в кризисные 1990-е, Указом Президента Республики Саха (Якутия) М.Е. Николаевым № 241 был образован НКОХ «Сахабулт». В начале 2000-х гг. в рамках поддержки и развития ондатрового промысла, наряду с другими мерами, концерном была начата подготовка к интродукционным работам в основных районах промысла этого вида. В бассейне среднего течения р. Лена были выбраны два района, где проводились основные отловы ондатры для последующего искусственного расселения (табл. 1).

В 2002 г. для улучшения племенных характеристик местных ондатр в одно из мест отлова (оз. Улахан-Халама) была завезена и выпущена ондатра из Алтайского края ($n = 60$) (табл. 1). Также, в 2002–2003 гг. в пределах Якутии из бассейна р. Лена бассейн реки Колымы было переселено 340 зверьков. В 2004 г. 310 ондатр были отловлены и расселены в пределах бассейна р. Индигирка. К сожалению, результативность этих работ проследить не удалось. Ориентировочная численность ондатры в этот период оценивалась в 670–

840 тыс. особей, однако добыча была в 2–3 раза ниже допустимых объемов [Сахабулт..., 2007; Сафонов и др., 2016]. Спад заготовок ондатровых шкурок объяснялся сменой поколений охотников, большой трудоемкостью и недостаточным материальным стимулированием промысла. В 2013–2022 гг. при закупочной стоимости 105–238 рублей (в среднем 155.4 руб.) за шкурку ондатры, добыча её в Якутии не превышала 17.6 ± 7.4 тыс. зверьков.

На территории Якутии, в современном ареале ондатры выделяются два крупных устойчивых очага обитания с наиболее высокими плотностями населения. Они приурочены к таёжным районам с широкой развитой озерной системой – Центрально-Якутской и Колымской низменностям (рис. 3). Здесь ондатра находит наиболее благоприятные кормовые и защитные условия [Кривошеев, 1971]. Продуктивность охотничьих угодий по ондатре в бассейнах среднего течения р. Лена, нижней части Колымы и Индигирки в наиболее «урожайные» 1960–1980-е гг. составляла $50–161.2$ экз./100 км². По периферии этих районов продуктивность ондатровых угодий снижается ($1–50$ экз. /100 км²). Горные и тундровые озёра малопригодны для обитания вида, поэтому гористые области на северо-востоке и юге Якутии, обширные тундровые территории на севере практически не заселены этим зверьком (выход шкурок ниже 1 экз./100 км²). Также малочисленна ондатра

Таблица 1. Искусственное расселение ондатры ГУП ФАПК «Сахабулт» в Республике Саха (Якутия) в 2002–2004 гг. [по: Габышев и др., 2023]

Место выпуска	Год и месяц выпуска	Количество, экз.	Место отлова
Левобережье р. Колымы, Среднеколымский район ($67^{\circ}34'26''$ с. ш., $154^{\circ}5'40''$ в. д.)	май 2002	90	Якутия, Кобяйский район, оз. Улахан-Халама (нижнее течение р. Батамай, бассейн р. Лена)
Кобяйский район, оз. Улахан-Халама (нижн. течение р. Батамай, бассейн р. Лена) ($63^{\circ}33'53''$ с. ш., $129^{\circ}16'13''$ в. д.)	июль 2002	60	Алтайский край
Левобережье р. Колымы, Верхнеколымский район ($65^{\circ}59'2''$ с. ш., $150^{\circ}36'52''$ в. д.)	май 2003	250	Якутия, Виллюйский район, ур. Хохочой (бассейн р. Лена)
Абыйский район, бассейн р. Дружина (бассейн р. Индигирка) ($68^{\circ}11'1''$ с. ш., $145^{\circ}12'4''$ в. д.)	май 2004	310	Якутия, Абыйский район, оз. Киэн-Кель (бассейн р. Индигирка)

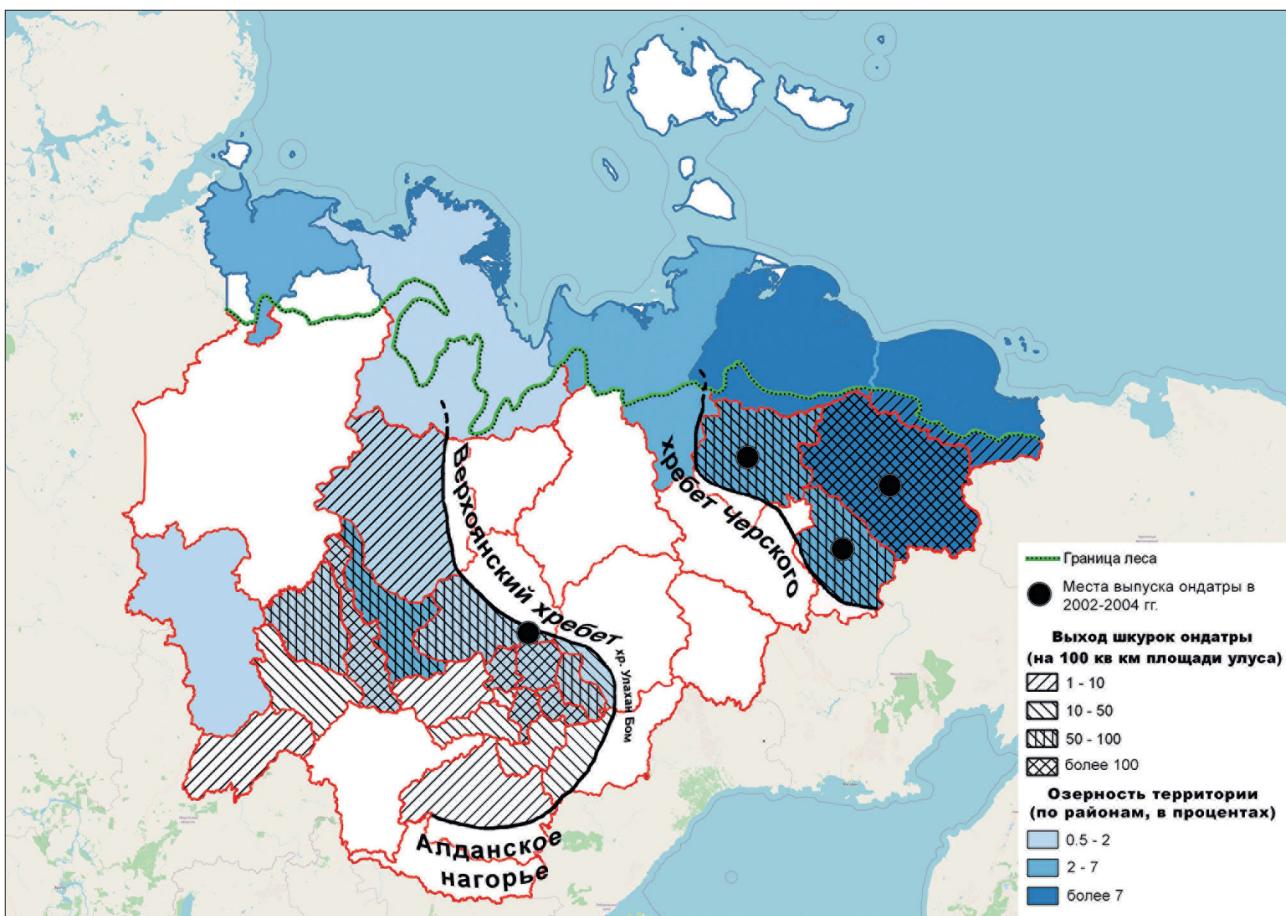


Рис. 3. Озёрность и размещение ондатры по районам Якутии (по данным 1960–1980 гг.). Озёрность ниже 0.5% и выход шкурок ондатры ниже 1 не показаны на карте.

на северо-западе Якутии, где простирается Среднесибирское плоскогорье.

Американская норка впервые завезена в Якутию в 1958 г. для клеточного разведения. В колхоз им. Ленина Мегино-Кангаласского района в порядке эксперимента было доставлено 50 особей. К 1960 г. норку уже разводили колхозы и совхозы Чурапчинского, Вилуйского, Кобяйского, Нижнеколымского и Верхнеколымского районов, а общее производственное поголовье составляло около 1000 особей [Буковская, 1999].

В природу Якутии американская норка впервые была выпущена 1961–1964 гг. в количестве 686 особей. Зверьков завезли из Хабаровского края ($n = 203$) и Горно-Алтайской автономной области ($n = 483$). Норок выпустили в бассейнах рек Пилка, Олёнка, Алдан – в Ленском, Олёнминском и Алданском районах на юге Якутии. Предполагалось, что зверёк заселит все пригодные места обитания в южной части республики [Грязнухин,

Мордосов, 1965; Лабутин, 1971]. В бассейне Колымы американскую норку выпускали в 1961–1987 гг. по рекам – Омолон ($n = 262$), Малый Анюй ($n = 200$), Поповка ($n = 100$), Хинике и Коркодон (нет данных о количестве выпущенных зверьков), Сугой ($n = 100$), Балыгычан и Буюнда ($n = 130$) в пределах Магаданской обл. [Павлов и др., 1973; Дубинин, 1995] (рис. 4). Поголовье вновь созданных популяций повсеместно увеличивалось медленно.

Позже (1985–1986 гг.) для обогащения пушно-промышленной фауны своих охотничьих угодий в Усть-Майском районе ЯАССР силами госпромхоза «Усть-Майский» было расселено 337 американских норок. Зверьков выпускали в незаселённые ещё видом угодья.

Племенным материалом для интродукции послужили четырёхмесячные зверьки из зверосовхоза «Хилокский» Читинской обл. (табл. 2). В первой партии зверьков 1985 г. половое соотношение было равным. Во вторую

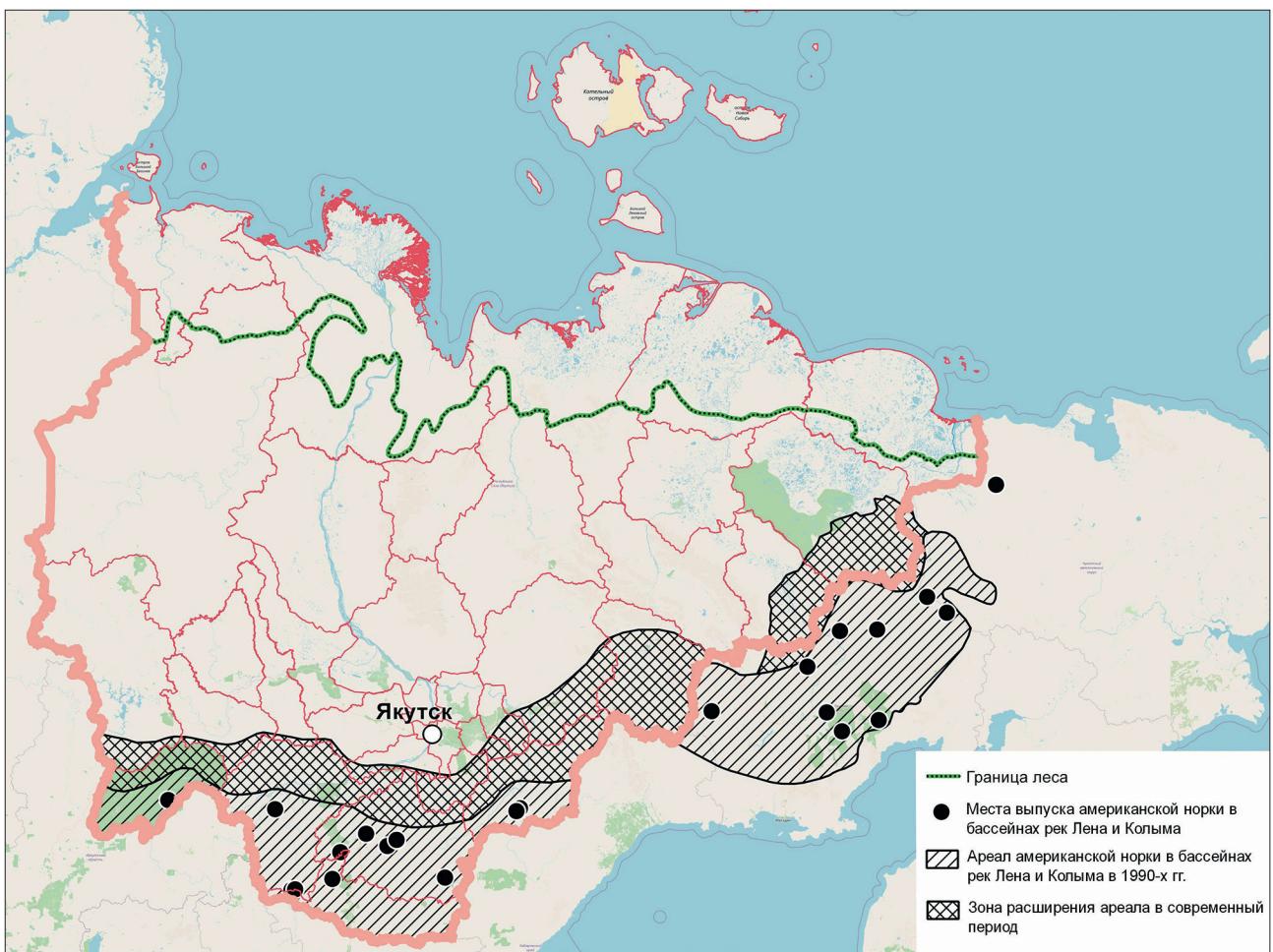


Рис. 4. Распространение американской норки в Якутии.

партию было подобрано больше самок, для компенсации их более высокой смертности в природе по сравнению с самцами. Обе партии расселяли в свободные от норки угодья, по правым притокам р. Алдан – рекам Мая (речки Чабда, У-Урэх) и Хамна.

В феврале-марте 1987 г. следы норок встречались практически во всех районах выпусков, что свидетельствовало о положительных результатах интродукции. Зверьки предпочитали держаться на перекатах и на участках рек, где имелся доступ к открытой воде, широко использовали пустоледицы.

В современный период американская норка в Якутии значительно расширила ареал. В 2000-х гг. зверёк стал встречаться далеко за пределами районов интродукции.

На Западе Якутии, американскую норку охотники впервые заметили в 2000-х гг. По опросным данным, в Мирнинском районе первая норка была отмечена зимой 2011/2012 гг. в долине р. Дыункун (приток р. Улахан-Бо-

туобуя) в правобережном бассейне верхнего течения р. Вилюй. Зимой 2014/2015 гг. здесь было отловлено 2 особи. На притоках Чоны (р. Кильлэмтинэ) норка впервые появилась в 2015–2016 гг. С этого периода она обосновалась и постоянно встречается в этом регионе.

В соседнем Сунтарском районе норка появилась позже, в 2019 г. в бассейне верхнего течения р. Дэрбэ (левый приток р. Лена) была отмечена одна особь. Осенью 2021 г. на юге этого района был добыт ещё один зверек.

На юге Якутии, американскую норку расселяли в бассейнах Лены и Алдана. Правобережье Лены американская норка освоила сравнительно быстро, хотя везде её численность была низкой. К северу она расселилась до верховьев р. Бутама, где в 1970–1980-х гг. ежегодно добывалось не более десятка зверьков этого вида. В настоящее время норка встречается на большей части р. Бутама.

На левобережье Лены норка освоилась значительно позже, что вероятно связано с

Таблица 2. Искусственное расселение американской норки в госпромхозе «Усть-Майский», Усть-Майский район ЯАССР в 1985–1986 гг., завезённой из зверосовхоза «Хилокский» (г. Хилок, Читинская обл.)

Место выпуска	Год выпуска	Количество, экз.		
		самки	самцы	всего
реки Чабда, Хамна, У-Урэх (бассейн р. Алдан) (59°29'52" с. ш., 134°14'45" в. д.; 59°54'2" с. ш., 136°26'22" в. д.; 59°47'56" с. ш., 135°30'16" в. д.)	1985	85	85	170
р. Чабда, устье р. Тэнкэ (59°29'52" с. ш., 134°14'45" в. д.)	1986	36	8	44
р. Хамна, устье р. Орто-Дьюкэт (59°54'2" с. ш., 136°26'22" в. д.)	1986	59	15	74
р. Унгэлэ (приток р. У-Урэх) (59°47'56" с. ш., 135°30'16" в. д.)	1986	39	10	49
ВСЕГО		219	118	337

менее благоприятными условиями обитания. Рельеф левобережья более равнинный, что сказывается на гидрологическом режиме притоков. Активное расселение вида наблюдалось здесь в последние годы. Зимой 2002/2003 гг. крупный самец американской норки был отловлен на междуречье рек Лена и Кенкеме, ещё одна особь в этот сезон была отловлена на одном из островов р. Лена в районе с. Едей Хангаласского района. В 2014 г. зафиксировано появление одной американской норки на р. Тымпынай (бассейн р. Синяя). В настоящее время норка постоянно обитает по рекам Намана, Марха, Мухатта.

В бассейнах рек Алдан и Амга американская норка после интродукции долгое время встречалась только в районах выпусков. В 2000-х гг. ареал вида здесь значительно расширился, норка стала обычным видом значительно севернее от первоначального ареала, по рекам Куолума, Ханда, Ноху. В 2010 г. две норки были отловлены в нижнем течении р. Томпо. По данным опроса охотников, зимой на устьевых участках притоков Амги и Алдана население американской норки может насчитывать от 1 до 5 особей на 10 км водотока.

В бассейне Колымы постинтродукционное саморасселение вида проходило медленно, объединение основных очагов закончилось в 1990-х гг. [Дубинин, 1995]. В начале 2000-х гг. норка начала появляться в колымских районах Якутии. В Верхнеколымском районе она заселила бассейн Колымы до рек Ожогина, Сяпякине. Ниже по течению вид обитает в основном по правобережному

бассейну до рек Берёзовка, Кондаковка, Крестовка (Среднеколымский район), куда она, вероятно, проникает и со стороны Омолона.

В бассейн р. Индигирка американскую норку не расселяли, появилась она здесь в результате естественного саморасселения из соседних речных бассейнов. О распространении вида здесь известно очень мало: лишь то, что норка обитает в верховьях Индигирки, включая бассейн р. Кюенте. На Индигирку этот околоводный хищник мог проникнуть: из верховьев р. Колымы; из верховьев правых притоков рек Алдан и Мая; через бифуркацию из бассейна р. Охота. По данным В.Е. Колодезникова и В.Ю. Чибыева [2011] в 2005–2009 гг. в Оймяконском районе (бассейн верхнего течения р. Индигирка) ежегодно заготавливалось 5–6 шкурок норки.

Таким образом, со времён интродукции в Якутии северная граница ареала американской норки продвинулась к северу на 200–300 км. По данным Департамента биологических ресурсов и особо охраняемых природных территорий Министерства экологии, природопользования и лесного хозяйства Республики Саха (Якутия) (МЭПиЛХ РС(Я)), современная численность вида оценивается приблизительно в 3.5–4.0 тыс. особей, что несколько ниже, чем в конце 1980-х гг. (рис. 5).

Целенаправленная добыча американской норки в Якутии практически не ведётся вследствие низких закупочных цен и отсутствия спроса на мех дикой норки из-за низкого товарного качества. По данным СахаСтата, в 2004–2008 гг. закупочная стоимость

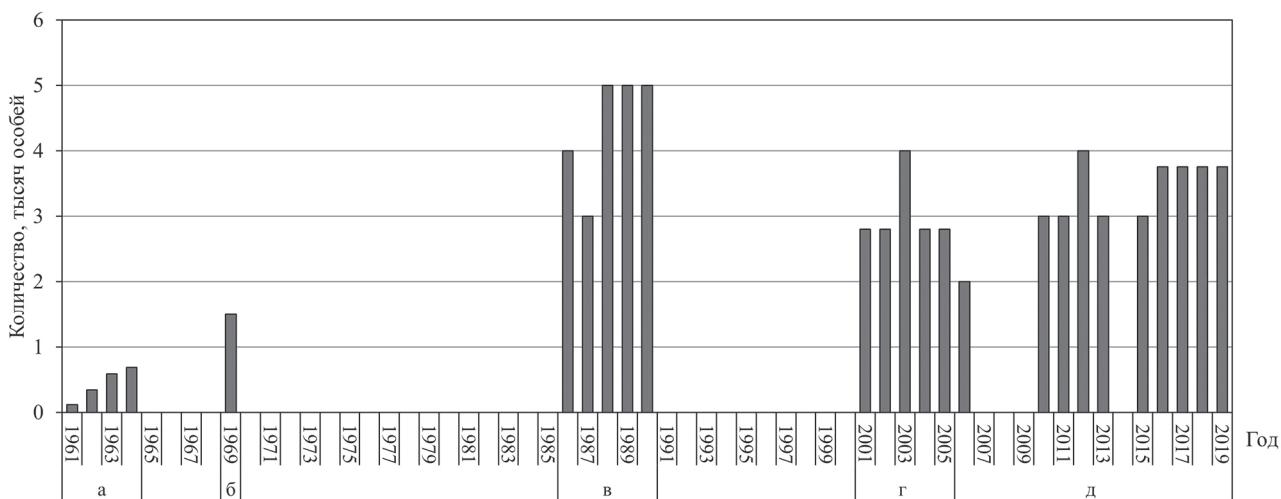


Рис. 5. Численность американской норки в Якутии (а – количество выпущенных зверьков по годам без учёта возможного прироста [по: Лабутин, 1971]; б – [Отчёт..., 1970]; в – [Борисов и др., 1992]; г – [Синицын, 2007]; д – Данные ЗМУ МЭПиЛХ РС(Я).

составляла 189.5–272.2 рубля за шкурку. В современный период зверьков добывают для собственных нужд или случайно в капканы, установленные на соболя.

Заключение

Популяция ондатры в Якутии сформировалась в результате интродукционных работ и саморасселения в первой половине XX в. В 2000-х гг., в рамках охотхозяйственной деятельности ГУП ФАПК «Сахабулт», работы по искусственноенному расселению ондатры были возобновлены. В общей сложности в Якутии с 1930 по 2004 г. было выпущено 7260 особей, в том числе 180 зверьков, завезённых из-за пределов республики. Наиболее устойчивые, многочисленные популяции ондатры сформировались на Колымской и Центральноякутской низменностях. Натурализация вида существенно повысила продуктивность охотничьих угодий этих районов. Ондатра быстро заняла здесь место основного пушного вида. В современный период добыча этого грызуна существенно сократилась из-за отсутствия спроса и низких заготовительных цен.

В 1960-х гг. в природу Якутии была выпущена американская норка. Длительное время после интродукции этот зверёк встречался только в районах искусственного расселения на юге и юго-западе республики. В 1985–1986 гг. интродукционные работы были осуществлены силами госпромхоза «Усть-Майский», в результате чего на юго-востоке республики

в бассейне р. Мая был образован новый очаг. С учётом этих данных общее количество американских норок, интродуцированных в Якутии с 1961 по 1986 г., составило 1023 особи. В колымских районах Якутии норка появилась в 2000-х гг. в результате естественного расселения из Магаданской обл. На р. Индигирку вид проник, вероятно, также в 2000-х гг. из сопредельных речных бассейнов. Современный ареал американской норки в Якутии существенно расширился к северу, популяция вида возросла. Однако, специальной добычи не ведётся вследствие отсутствия интереса у охотников.

Финансирование работы

Исследования выполнены в рамках проектной части государственного задания в сфере научной деятельности Министерства науки и высшего образования РФ по теме FSRG-2020-0019 «Био- и хеморазнообразие экосистем, эволюция и генетические особенности биоиндикаторов Восточной Сибири и разработка технологий освоения возобновляемых растительных ресурсов», 2020–2022 гг. и «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» (номер гос. регистрации ААА-А-А17-117020110058-4)

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Борисов Б.П., Гибет Л.А., Губарь Ю.П., Кукушкин М.А., Мошева Т.С., Назаров А.А., Наумова А.А., Новиков Б.В., Петрашов В.В., Папонов В.А., Томилова Т.П. Фонд охотничьих угодий и численность основных видов диких животных в РСФСР: Справочные материалы. М., 1992. 97 с.
- Буковская З.И. Пушное звероводство Якутии. Якутск: Сахаполиграфиздат, 1999. 166 с.
- Габышев В.В., Сметанин Н.Н., Коркин П.Н. Мягкое золото земли Олонхо. Якутск: Комуул, 2023. 488 с.
- Грязнухин А.Н., Мордосов И.И. Акклиматизация американской норки в Якутии и меры по её охране // Природа Якутии и её охрана: Материалы III Респ. совещ. по охране природы Якутии. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1965. С. 145–147.
- Давыдов М.М., Соломонов Н.Г. Ондатра и её промысел в Якутии. Якутск: Книжное изд-во, 1967. 68 с.
- Дубинин Е.А. Акклиматизация и распространение американской норки в Магаданской области // Fauna и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири: Сборник научных трудов. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. С. 15–21.
- Колодезников В.Е., Чибыев В.Ю. Американская норка в Оймяконском районе (Республика Саха (Якутия)) // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 4-й Международной научно-практической конференции. М.: Изд-во РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева, 2011. С. 272–274.
- Кривошеев В.Г. Ондатра // Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. С. 227–249.
- Лабутин Ю.В. Американская норка // Млекопитающие Якутии. М: Наука, 1971. С. 458–460.
- Мордосов И.И., Прокопьев Н.П. Млекопитающие Лено-Амгинского междуречья. Якутск: Издательский дом СВФУ, 2013. 268 с.
- Отчёт Управления охотниче-промышленного хозяйства при Совете министров Якутской АССР за 1969 год. Якутск, 1970. 46 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотниче-промышленных зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вятское книжное изд-во. Кировское отд-ние, 1973. Ч. 1. 536 с.
- Самые опасные инвазивные виды России (Топ-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сафонов В.М., Захаров Е.С., Корякина Л.П. Ценные виды млекопитающих Северной Якутии // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. №11. С. 88–93.
- Сахабулт: по пути реформ / Сост. Б.И. Павлов. Якутск: Комуул, 2007. 144 с.
- Седалищев В.Т., Захаров Е.С. Промысел ондатры (*Ondara zibethica* L.) в Якутии // Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Пенза, 2005. С. 131–133.
- Синицын А.А. Норки // Учёт и ресурсы охотничьих животных России / Под ред. В.И. Машкина. Киров, 2007. С. 104–106.
- Чибыев В.Ю., Никифоров Н.И., Луковцев Ю.С., Охлопков И.М. Акклиматизированная ондатра *Ondatra zibethica* L. Якутии // Вестник Бурятского гос. университета. Биология, география. 2013. № 4. С. 139–144.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Охлопков И.М. Интродукция млекопитающих в Якутии: анализ результативности, перспектив и негативных последствий // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 4. С. 134–156.
- Шадрина Е.Г., Сыроватская Л.А., Шадринова У.В. Размерная характеристика, фенетическая структура и оценка благополучия популяций ондатры (*Ondatra zibethica* L., 1766) на территории Якутии // Проблемы региональной экологии. 2009. № 4. С. 43–46.
- HydroSHEDS database (Электронный ресурс) // (<https://www.hydrosheds.org/>). Проверено 5.05.2023.
- MS Excel (Электронный ресурс) // (<https://www.microsoft.com/ru-ru/>). Проверено 5.05.2023.

DISTRIBUTION OF THE MUSKRAT (*ONDATRA ZIBETHICUS* L.) AND THE AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON* SCHREBER) IN YAKUTIA (NORTHEASTERN ASIA, RUSSIA)

© 2023 Zakharov E.S.^{a, f, *}, Smetanin N.N.^b, Sidorov I.A.^c, Zakharova O.I.^d,
Filippova V.V.^{e, f}, Zakharova N.N.^{f, **}

^aInstitute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yakutsk, 677980, Russia

^bMinistry of Ecology, Nature Management and Forestry of the Republic of Sakha (Yakutia),
Yakutsk, 677000, Russia

^cUnion of Hunting Companies and Hunter Sole Proprietors of the Republic of Sakha (Yakutia),
Yakutsk, 677000, Russia

^dArctic State Agrotechnological University, Yakutsk, 677007, Russia

^eInstitute for Humanitarian Research and North Indigenous People Problems of Siberian Branch of the Russian
Academy of Sciences, Yakutsk, 677000, Russia

^fInstitute of Natural Sciences, M.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677013, Russia
e-mail: *zevsable@gmail.com; **zikbrazz92@mail.ru

This paper discusses the results of the introduction of the muskrat and American mink in Yakutia (Russia). The time course of harvesting of muskrat skins during an eighty-one-year period (1941–2021) is also analyzed. A map of quantitative distribution of muskrats in Yakutia was constructed on the basis of the harvesting data. The work on muskrat introduction was described within the framework of hunting activities of unitary enterprise of Sakhabult Financial Agro-Industrial Concern in 2002–2004, when 710 muskrats were resettled in the republic, including 60 animals brought from Altai Krai. Data on the abundance and occurrence of the American mink in Yakutia are provided, and the modern geographic range of this animal is outlined. Information about the introduction of 337 American minks in 1985–1986 by Ust-Mayskiy State Hunting/Fishery Enterprise in the basins of the rivers Maya and Khamna is given.

Key words: muskrat, American mink, invasion, introduction, Yakutia, range, artificial resettlement, hunting.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИВНОГО ВИДА БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN.) (APIACEAE) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 Каплин В.Г.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
Санкт-Петербург – Пушкин, 196608, Россия;
e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2023. После доработки 29.04.2023. Принята к публикации 15.05.2023

В Ленинградской обл. борщевик Сосновского, предпочтает хорошо развитые плодородные легко- и среднесуглинистые дерново-подзолистые и дерново-карбонатные почвы; практически отсутствует на болотах и заболоченных землях; на территориях, занятых еловыми лесами, а также сосновками с неплодородными маломощными почвами на песчаных и каменистых субстратах. Наиболее благоприятные гидротермические, орографические, гидрологические, почвенные, экологические условия для развития и распространения борщевика Сосновского наблюдаются в западных, развитых в сельскохозяйственном отношении районах (Сланцевский, Кингисеппский, Ломоносовский, Волосовский, Гатчинский) с расчленённым холмистым рельефом, посевными площадями, занимающими 7–13% их территории, залежными землями. К югу, востоку и северу области условия для развития и распространения борщевика Сосновского заметно ухудшаются, что обусловлено прежде всего к югу и востоку равнинно-низменным характером рельефа, его заболачиванием, распространением мало- и неблагоприятных для борщевика еловых и сосновых лесов, маломощных и бедных почв на каменистых субстратах, особенно к северу на Карельском перешейке и в Подпорожском районе на северо-востоке.

Ключевые слова: гигантские борщевики, Евразия, первичный и вторичный ареалы, факторы распространения и направления инвазии, инвазионный процесс, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-87-106

Введение

Преимущественно голарктический род *Heracleum* L. включает 8 секций, около 70 видов, распространённых в горах и предгорьях Северной Америки, Европы и Азии, на юге до Гималаев, Южной Индии и Цейлона, с центром биоразнообразия на Кавказе (более 30 видов). В Африке известен из горной Эфиопии [Манденова, 1951]. В Российской Федерации распространены 14 видов этого рода, из них 10 видов на Кавказе и в Крыму, 3 вида в Европейской части, в Сибири, на Алтае, Дальнем Востоке и на Сахалине и 1 вид на Камчатке. Среди видов рода *Heracleum* инвазивных три вида гигантских борщевиков секции *Pubescentia*: *H. sosnowskyi* Manden., *H. mantegazzianum* Somm. & Lev. и *H. persicum* Desf. ex Fisch., C.A. Mey. & Avé-Lall. [Jahodová et al., 2007; Kabuce, Priede, 2010; Zakhozhiy et al., 2022]. По определению ЮНЕП, к инвазивным относятся чужеродные виды, проникновение и распространение которых угро-

жает экосистемам или видам и причиняет экономический или экологический ущерб. *H. sosnowskyi* и *H. mantegazzianum* – эндемики Кавказа. Естественный ареал *H. persicum* охватывает Турцию, Иран и Ирак. К главному фактору распространения чужеродных борщевиков *H. sosnowskyi*, *H. mantegazzianum* и *H. persicum*, имеющих наибольшие размеры растений и высокую надземную продуктивность, относится их интродукция человеком для укрепления кормовой базы сельскохозяйственных животных и в декоративных целях.

H. mantegazzianum был интродуцирован и широко распространился в Европе (Исландия, Ирландия, Великобритания, Норвегия, Швеция, Финляндия, Дания, Эстония, Латвия, Беларусь, Польша, Германия, Бельгия, Нидерланды, Франция, Венгрия, Чехия, Словакия, Швейцария, Словения, Австрия, Италия, Босния и Герцеговина, Хорватия, Украина), Северной Америке (Канада; США, включая Аляску), Австралии (включая Тасманию),

Новой Зеландии [Mullerova, Parker, 2022]. *H. persicum* был интродуцирован и распространялся в Европе (Исландия, Великобритания, Дания, Норвегия, Швеция, Финляндия, Эстония, Чехия, Венгрия) [Rijal, 2022].

H. sosnowskyi с 1940-х гг. был завезён в качестве кормового растения в Латвию (1948 г.), Литву (1950 г.), Беларусь (1955 г.), Эстонию (1957 г.), Польшу (1958 г.), Украину [Vuchor, Prots, 2012], бывшую Германскую Демократическую Республику, Венгрию, Данию [Nielsen et al., 2005]. Известен также из Болгарии, Румынии и Сербии [Vladimirov et al., 2019]. В бывшем СССР был впервые интродуцирован из первичного ареала для изучения в кормовых целях в Полярно-Альпийский ботанический сад в Мурманской обл. на Кольском полуострове в 1947 г., в Ленинградскую обл. в 1951 г., Республику Коми в 1953 г., Карелию в 1960 г., Горно-Алтайскую Республику в 1967 г., в Томскую обл. в 1972 г., Новосибирскую обл. в 1976 г., на о. Сахалин в 1962 г., в Иркутскую обл., Приморский край, европейскую часть России (начало 1970-х гг.), в Тюменскую обл. в 1981 г., на Камчатку в 1985 г. Первый экземпляр одичавшей формы *H. sosnowskyi* был обнаружен в Московской обл. (Серпухов) в 1948 г. Его одичание в зарубежной Европе началось в 1970 г., в России в 1980 г., распространение и натурализация в Горно-Алтайской Республике вдоль дорог отмечены в 2005 г., в Томской обл. с 2007 г., Новосибирской – с 2010 г., в Карелии – с 1990 г. Северная граница распространения борщевика Сосновского доходит в Архангельской обл. до 64° с. ш., в Ямало-Ненецком автономном округе – до 68° с. ш.

Материалы и методы

В основу работы положен сопряжённый анализ литературных сведений по экологии, биологии, динамике распространения, основных этапов и направлений инвазии борщевика Сосновского; влияния гидротермических, орографических, почвенно-растительных, абиотических, биотических, и антропогенных факторов на распространение *H. sosnowskyi*, сведений о его распространении (%) в субъектах РФ на сайтах: Все регионы – Антиборщевик [2023], карты рельефа, растительности

и почв Ленинградской обл. [Баланцев, 2022; Ленинградская область..., 2022; Географическая карта..., 2023]. Рассмотрены исторические особенности возделывания и распространения борщевика Сосновского в России. По районам и поселениям площадь, занятая борщевиком, оценивалась в га и % от общей площади района или поселения. В качестве исходных данных также для разработки картосхем распространения борщевика Сосновского использовалась информация с европейских космических аппаратов (КА) Sentinel-2A и Sentinel-2B, размещенная в открытом доступе. Работы по оценке распространения борщевика Сосновского по космическим данным проводились по специальному методу, разработанному и запатентованному в Санкт-Петербургском государственном университете аэрокосмического приборостроения (ГУАП) (патент на изобретение № 2657363 в части способа обнаружения борщевика Сосновского по аэрокосмическим данным). Метод расчетан также на обработку данных беспилотных летательных аппаратов и со спутников среднего и высокого пространственного разрешения, оборудованных многоспектральными камерами [Рыжиков, 2019; Григорьев, Зайцев, Рыжиков, Чичкова, 2020]. Информация с космических аппаратов Sentinel-2 для дешифрирования распространения зарослей борщевика Сосновского широко используется также и другими исследователями [Товстик и др., 2019].

Результаты исследований

Современный ареал борщевика Сосновского в России. В европейской части России к главному фактору распространения борщевика Сосновского из его вторичного ареала в южном направлении относится количество осадков в летний период и увлажнение его местообитаний. Благоприятные условия для произрастания и распространения борщевика складываются во всех областях Северо-Западного федерального округа в зонах лесотундры, тайги, смешанных и лиственных лесов с количеством осадков 500–750 мм, выпадающих преимущественно в тёплое время года. Наибольшие, занятые им площади, отмечены в Вологодской обл. (около 28 тыс.

га), а также в Республике Коми, Ленинградской, Новгородской и Псковской областях (9–12 тыс. га), Республике Карелия и Архангельской обл. (600–650 га). В арктическом и субарктическом климатических поясах в Архангельской, Мурманской областях и в Ямало-Ненецком автономном округе борщевик Сосновского отсутствует. В субарктической тундре Ямало-Ненецкого автономного округа он обнаружен в отдельные годы, где периодически вымерзает. Заросли борщевика занимают наибольшие относительные площади в западной части региона в Псковской, Вологодской, Новгородской и Ленинградской областях (соответственно, 0.21, 0.19, 0.17 и 0.14%). Наибольшие относительные площади, занимаемые зарослями борщевика, наблюдаются на западе Новгородской обл. в Пестовском районе (3.4%), северо-востоке Вологодской обл. в Великоустюгском районе (3.1%), на западе Псковской обл. в Печорском районе (2.1%).

В Центральном федеральном округе РФ в настоящее время наибольшие площади заняты борщевиком в Тверской, Московской и Ярославской областях (11–26 тыс. га) с годовым количеством осадков 500–750 мм, выпадающих преимущественно в весенне-летний период, с преобладанием растительных сообществ южной тайги и смешанных лесов. В Брянской, Смоленской, Калужской, Орловской и Тульской областях в северо-западной части, а также во Владимирской, Ивановской и Костромской областях в восточной части этого округа с преобладанием подтайёжных, смешанных, мелколиственных и широколиственных лесов и годовым количеством осадков 550–750 мм площади, занимаемые этим борщевиком уменьшаются на порядок (1–3 тыс. га). В южной части округа в Курской, Белгородской, Липецкой, Рязанской, Воронежской, Тамбовской областях в зонах лесостепи и степи, с количеством осадков 450–550 мм борщевик Сосновского встречается преимущественно в лесостепи и занимаемые им площади снижаются до 10–120 га с наименьшим его распространением в Белгородской обл.

В Приволжском федеральном округе РФ южнее Центрального и Северо-Западного

округов борщевик Сосновского обнаружен также во всех субъектах округа с наибольшим распространением в северных областях: Нижегородской, Кировской и в Пермском крае (соответственно, около 5 и 10 и 4 тыс. га). Кировская обл. располагается в зонах средней и южной тайги и смешанных широколиственнов-хвойных лесов с годовым количеством осадков 500–680 мм. Наиболее благоприятные условия для борщевика складываются в южной тайге в западной части области в Вятско-Ветлужском физико-географическом округе в Котельническом, Орловском и Свичинском районах. На севере и северо-востоке области в средней тайге он пока не отмечен. В Нижегородской обл. с годовым количеством осадков 520–680 мм в хвойных, смешанных и широколиственных лесах также складываются сравнительно благоприятные условия для распространения борщевика, занимающего наибольшие площади в Сосновском, Первомайском и Городецком районах. Пермский край расположен в северо-восточной части Приволжского округа со значительной протяжённостью с севера на юг (около 650 км), растительностью, включающей три природные зоны: средней тайги, южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов, низменным и равнинным рельефом в западной части края и Уральскими горами в восточной. Борщевик Сосновского на севере и востоке края в среднетайёжной зоне практически не встречается, наибольшие площади заняты им в южнотайёжной зоне в Оханском и Пермском районах с количеством осадков 650–720 мм. Значительное распространение борщевика произошло в более южных областях Приволжского округа с его обнаружением в них на площади 1.0–1.5 тыс. га в Мордовии, Татарстане и Башкортостане. По результатам маршрутных обследований, данный сорняк на сегодняшний день выявлен более чем на 50 участках городского округа, в 15 районах Мордовии. Наиболее активно он внедряется в естественные пойменные фитоценозы близ р. Инсар, на всей её протяженности [Бочкарёв, 2015]. Первый случай дичания борщевика в Татарстане установлен в 1968 г. С 1978 г. отмечено его внедрение в Татарстан из соседних республик: Чувашии, Марий Эл, Удмур-

тии. В 2012 г. в Татарстане им было занято около 110 га, в 2018-м – 600 га, в настоящее время более 1.0 тыс. га. В Башкортостане вид распространился в 8 северных и центральных районах (Аскинском, Иглинском, Краснокамском, Калтасинском, Татышлинском, Ишимбайском, Уфимском, Янаульском). Южнее с уменьшением количества осадков до 350–450 мм, площадей, занятых лесом и лесостепью, и преобладанием степной растительности, борщевик приурочен к лесным и лесостепным участкам, городским паркам, где отмечен в Пензенской (Городищенский, Сосновоборский районы, городской округ Пензы), Ульяновской (Чердаклинский, Сенгилеевский районы), Самарской (Красноярский район), Саратовской (Ртищевский район, городской округ Саратов) областях.

В Уральском федеральном округе борщевик Сосновского распространился в Челябинской, Свердловской, Курганской, Тюменской областях. В Челябинской обл. занятые им площади составляют около 10 тыс. га. В Сибири отмечен на Алтае, в Томской, Омской, Новосибирской, Иркутской областях; на Дальнем Востоке – на Сахалине, Камчатке, в Приморском крае. Наблюдается его интенсивное распространение в Томской и Иркутской областях [Эбель и др., 2018].

Биологические особенности. Борщевик Сосновского – стержнекорневой, травянистый многолетник, с продолжительностью жизни до 12 лет, монокарпик, высотой 2–3.5 м, периодом цветения 30–40 дней. После цветения и плодоношения погибает, размножается семенами. Семена зимуют в почве на глубине до 5 см, сохраняют жизнеспособность до 5 и более лет. Семена осыпаются с растений в радиусе 4 м, распространяются ветром, водой до 2 км. Корневая система хорошо развита, проникает в почву на глубину до 2–3 м, в ширину до 1.5 м. Влаголюбив, слабо засухоустойчив, предпочитает хорошо развитые, аэрируемые, легко- и среднесуглинистые, плодородные почвы, богатые азотом, с нейтральной и слабощелочной реакцией, не выносит длительного затопления в весенний период, затенения в первый год жизни, бедных питательными веществами, маломощных, песчаных почв. Большая часть

надземных органов растений борщевика, отличающихся высокой надземной биомассой, к осени отмирает и сравнительно быстро разлагается, обогащая почву в его густых зарослях питательными веществами. Внедрение *H. sosnowskyi* в экосистемы Севера способствует сохранению и поддержанию почвенного плодородия за счёт ежегодного возврата с опадом значительных объёмов быстро минерализуемого растительного материала (17.4 т/га), в том числе органического углерода (7.4 т/га), азота (208 кг/га) и зольных элементов (847 кг/га) [Лаптева и др., 2021].

Быстро распространяется в нарушенных местообитаниях вдоль дорог, по залежам, окраинам полей, на месте разрушенных, брошенных и сельскохозяйственных построек, свалок, в запущенных населённых пунктах и вблизи них, в парках, садах, вдоль небольших речек. Автомобильные и грунтовые дороги – один из основных путей распространения борщевика. Почти не встречается в сосновых лесах на бедных песчаных маломощных почвах [Ламан и др., 2009]. С 01 января 2015 г. борщевик Сосновского утратил статус сельскохозяйственной культуры, а в декабре 2015 г. Министерством сельского хозяйства РФ внесён в «Отраслевой классификатор сорных растений» [2018], куда он входит, наряду с борщевиком сибирским, под кодами 5505 и 5506.

К наиболее важным условиям распространения инвазивного борщевика Сосновского в его вторичном ареале относятся сумма активных температур, освещённость, режим увлажнения и богатство почвы. В северном направлении его распространение ограничено суммой активных температур менее 800–1000° с порогом 10 °С за период с 01 мая по 31 августа [Далькэ и др., 2018]. Под снегом мощностью более 25 см борщевик выдерживает морозы до –40... –50 °С. При отсутствии снега легко переносит понижение температуры до –5... –7 °С. Способен к росту при температурах от 2 до 30 °С, скорость которого весной возрастает с увеличением температуры. Осеню наибольшая скорость запасания энергии борщевиком наблюдается при низких положительных температурах 2–5 °С. Плохо переносит затенение в первый год

жизни. Сокращение безморозного периода и высокая частота осенних заморозков способствуют гибели растений борщевика. Обычно приурочен к открытым местообитаниям, за исключением болот. Требовательность к богатству почвы и режиму увлажнения ограничивает его распространение в сосновых лесах. Сравнительно благоприятные условия для развития складываются в лиственных лесах и в лесотундре. В условиях потепления климата в тундровой зоне увеличение теплообеспеченности вегетационного периода создаёт предпосылки для сдвига границы распространения борщевика Сосновского на север.

Борщевики Ленинградской обл. В Ленинградской обл. встречаются 4 вида борщевика: сибирский (*Heracleum sibiricum* L.), обыкновенный (*H. sphondylium* L.), Сосновского (*H. sosnowskyi* Manden.) и понтийский (*H. ponticum* (Lipsky) Schischk.). Появление и распространение борщевиков в Ленинградской обл. было связано прежде всего с их изучением как кормовых растений. С 1951 г. борщевик стал объектом изучения Ботаническим институтом (БИН) РАН. В 1965–1979 гг. проводились исследования биологических и химических особенностей видов борщевика на базе научно-опытной станции БИНа «Отрадное» в Приозерском районе, где был получен сорт «Отрадный» на основе борщевика понтийского. В 2018 г. этот вид борщевика был выявлен в Приозерском районе специалистами ФГБНУ «Россельхозцентр» [Ткаченко, Жиглова, 2020]. В 1973–1986 гг. на Павловской опытной станции Всероссийского института растениеводства Россельхозакадемии, организованной в 30 км от Ленинграда, проводились исследования 116 образцов 21 вида *Heracleum*, откуда произошёл выход растений с опытных полей в соседнюю долину р. Поповки, где обнаружен борщевик обыкновенный. Последний опытный участок с борщевиком был запахан в 2000 г. Борщевик сибирский встречается в Выборгском районе в «Гладышевском» заказнике. В Ленинградской обл. борщевик Сосновского культивировали с 1960-х гг. В качестве перспективной кормовой культуры на территории области его площади составляли более 1 тыс. га. В

каждом районе имелось хозяйство, занимающееся семеноводством борщевика Сосновского, где он широко распространился и его численность возрастает. В настоящее время в Ленинградской обл. он обнаружен на площади более 100 тыс. га.

Основные экологические факторы распространения борщевика Сосновского в Ленинградской обл. Ленинградская обл., расположенная на северо-западе европейской части России, на территории Восточно-Европейской равнины в условиях умеренного атлантико-континентального климата с избыточным увлажнением с годовым количеством осадков 600–700 мм, главным образом, в подзонах средней и южной тайги, на юге в зоне смешанных лесов, благоприятных для развития и распространения борщевика Сосновского на всей территории области. Средняя температура января $-6\dots -10^{\circ}\text{C}$, июля $+16\dots +18^{\circ}\text{C}$, высота снежного покрова от 25–30 до 40–50 см, тёплый период с первой декады апреля до конца октября – начала ноября. Весенние заморозки вероятны до конца мая – первой декады июня, осенние – в первой декаде сентября. На распространённость борщевика в Ленинградской обл. наибольшее влияние оказывают условия рельефа местности, тип, мощность и богатство почвенного покрова, почвообразующие породы, степень их дренированности, сельскохозяйственное освоение, развитие болот, речной и транспортной сети, нарушенность естественного растительного покрова, плотность населения в сельской местности. Большая часть территории области имеет хорошо развитую речную и транспортную сеть. Число рек и ручьёв более 25 тыс. Общая протяжённость рек Ленинградской обл. около 50 тыс. км, на её территории проложено около 22.5 тыс. км автомобильных дорог, связывающих густой сетью большое количество населённых пунктов. Болота в этой области составляют около 9.9% её территории. Большую часть области занимают низменности (Приозерская, Приладожская, Приморская, Плюсская, Лужская, Волховская, Свирская, Тихвинская) в основном на берегах Финского залива и Ладожского озера, в долинах крупных рек; Лемболовская, Ижорская, Лодейнопольская, Вепсовская,

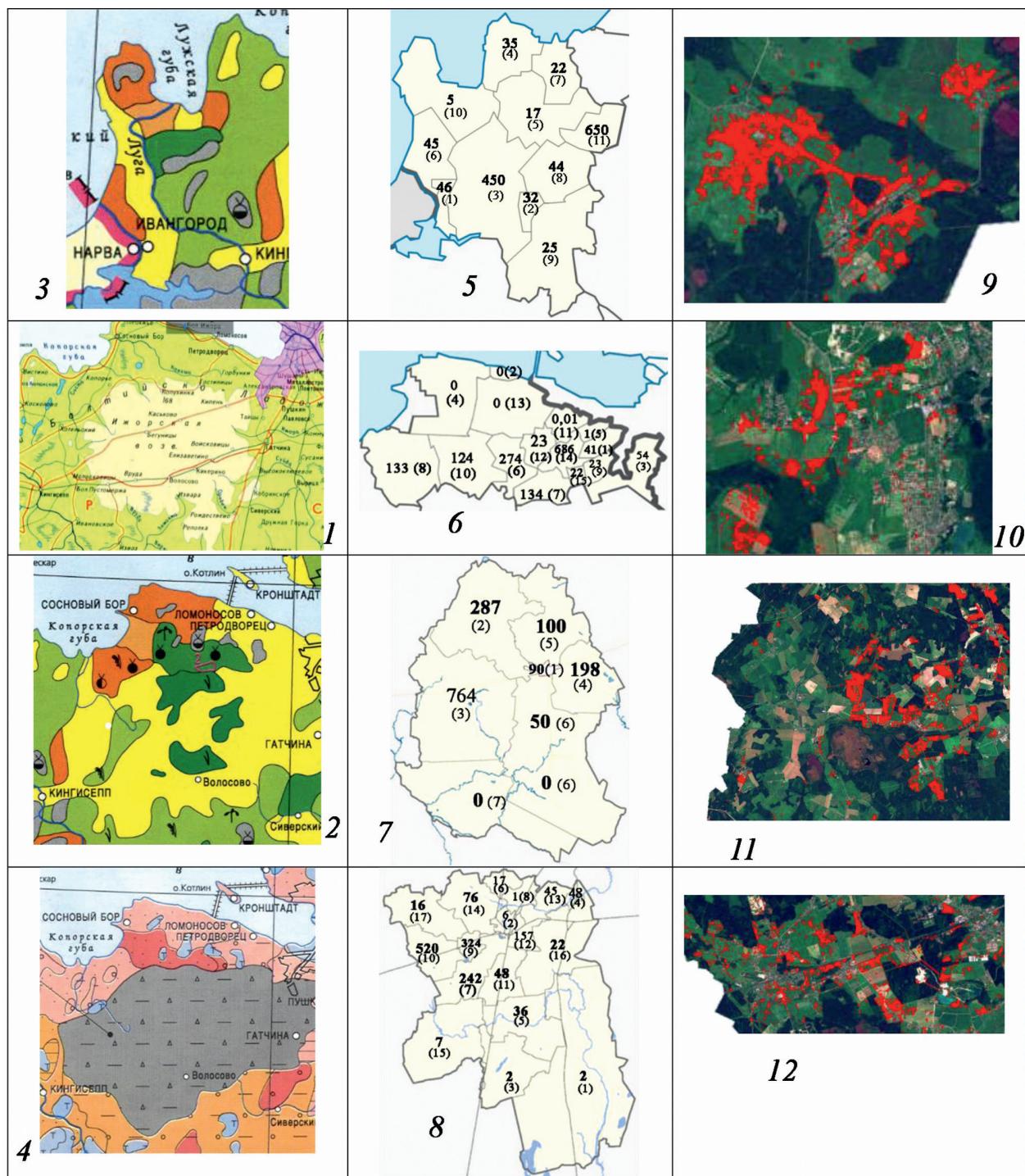


Рис. 1. Фрагменты карт рельефа, почв (1, 4 – Ижорская возвышенность), растительности (2 – Кингисеппский район, 3 – Волосовский, Гатчинский районы), муниципальных районов (5–8), с указанием поселений (в скобках) и площадей (га), занятых в них зарослями борщевика Сосновского, его распределения по спутниковым снимкам [Григорьев и др., 2020] в отдельных поселениях (9–12): 5 – Кингисеппский район, поселения: Ивангородское (1), Кингисеппское (2 городские; Большелуцкое (3), Вистинское (4), Котельское (5), Кузёмкинское (6), Нежновское (7), Опольевское (8), Пустомержское (9), Усть-Лужское (10), Фалилеевское (11) сельские; 6 – Ломоносовский район, поселения: Аннинское (1), Большенижорское (2), Виллозское (3), Лебяженское (4) городские; Горбунковское (5), Гостилицкое (6), Кипенское (7), Копорское (8), Лаголовское (9), Лопухинское (10), Низинское (11), Оржицкое (12), Пениковское (13), Ропшинское (14), Русско-Высоцкое (15) сельские; 7 – Волосовский район, поселения: Волосовское городское (1); Бегуницкое (2), Большеврудское (3), Калитинское (4), Клопицкое (5), Рабитицкое (6), Сабское (7) сельские; 6 – Приморское, 7 – Мельниковское, 8 – Гатчинский район, поселения: Вырицкое (1), Гатчинское (2), Дружногорское (3), Коммунарское (4), Сиверское (5), Таицкое (6) городские; Большеколпанское (7), Веревское (8), Войковицкое (9), Елизаветинское (10), Кобринское (11), Новосветское (12), Пудомягское (13), Пудостьское (14), Рождественское (15), Сусанинское (16), Сяськелевское (17) сельские поселения (условные обозначения см. рис. 1а).

<p>Л Е С А</p> <p>Коренные</p> <p>Еловые сложные</p> <p>Еловые зеленомошные и долgomошные</p> <p>Сосновые, зеленомошные и лишайниковые</p> <p>Сосновые долgomошные и сфагновые заболоченные</p>	<p>Вторичные</p> <p>Осиново-березовые на месте коренных</p> <p>Болота (верховые и переходные)</p> <p>Сельскохозяйственные земли (пашни, луга, кустарники)</p>
<p>Почвы</p> <p>Слабо и среднеподзолистые</p> <p>Сильноподзолистые и подзолы</p> <p>Дерново-подзолистые</p> <p>Дерново-карбонатные</p> <p>Болотные и торфяные</p> <p>Аллювиальные</p>	<p>Почвообразующие породы</p> <p>Глины, суглинки</p> <p>Суглинки валунные</p> <p>Суглинки карбонатные</p> <p>Пески и супеси</p> <p>Маломощные пески на кристаллических породах</p> <p>Торф</p>

Рис. 1а. Условные обозначения для рисунков 1–5.

Лужская возвышенности с высшими точками 176–304 м над ур. м.

Оптимальные условия для развития борщевика Сосновского складываются на Ижорской возвышенности высотой до 176 м над ур. м., шириной около 100 км и длиной 90 км с наибольшей площадью в Волосовском районе. На севере заходит также в южную часть Ломоносовского, на востоке – на северо-запад Гатчинского, на западе – в восточную часть Кингисеппского районов, где площадь, занятая зарослями борщевика, занимает в отдельных поселениях до 630–760 га (рис. 1). Рельеф возвышенности холмисто-моренный, карстовый, местами с сохранившимися коренными смешанными широколиственно-еловыми и южнотаёжными сосновыми лесами. Почвы дерново-карбонатные, сравнительно мощные, плодородные на песчано-глинистых и известняковых подстилающих отложениях, хорошо дренируются, что способствует хорошему укоренению и развитию корневой системы борщевика на глубину до 2 м, в ширину до 1.5 м. Большину часть Кингисеппского района занимают дерново-подзолистые и подзолистые почвы. Дерново-карбонатные почвы распространены в его восточной ча-

сти, расположены на Ижорской возвышенности. На Ижорской возвышенности мало рек, озёр, сухая поверхность. Для неё характерны почти сплошное сельскохозяйственное освоение с вспаханными полями, заросли борщевика расположены по окраинам полей, по залежам, долинам рек, вдоль дорог, вблизи посёлков, по окраинам городов, в заброшенных парках. В **Волосовском, Гатчинском, Ломоносовском и Кингисеппском районах** проходят, соответственно, 40, 52, 29 и 42 автодороги, протекают – 18, 17, 12 и 19 рек. Посевные площади сельскохозяйственных культур в этих районах наибольшие в Ленинградской обл. и составляют, соответственно, 13.2, 12.0, 6.9 и 6.8% территории районов [Посевные площади..., 2018] (табл. 1). Заболоченные территории составляют в Кингисеппском и Гатчинском районах 13–14%, в Ломоносовском и Волосовском – 7–9%. Площади, занимаемые зарослями борщевика, в среднем наибольшие в Ломоносовском районе (около 0.80%), в Кингисеппском районе они составляют 0.47%, в Волосовском и Гатчинском районах – около 0.55%. Наибольшие относительные площади его зарослей отмечены в сельских поселениях в восточной

Таблица 1. Площади муниципальных районов, плотность населения, количество поселений и населённых пунктов, заболоченные земли, посевные и занятые борщевиком Сосновского площади в Ленинградской обл.

Муниципальные районы	Площадь района, кв. км*	Плотность населения, чел./км ² *	Количество населённых пунктов*	Количество поселений		Площадь, занятая борщевиком, %	Заболоченных земель, %	Посевные площади сельскохозяйственных культур, % **
				общее	с борщевиком			
Выборгский	7546	26.1	181	12	10	0.02	3.4	1.6
Приозерский	3597	16.0	103	14	11	0.007	2.4	4.8
Всеволожский	2945	176.4	154	19	17	0.28	9.5	3.5
Кингисеппский	2907	29.2	190	11	11	0.47	13.9	6.8
Сланцевский	2191	21.0	156	7	4	1.29	13.9	3.2
Ломоносовский	1919	41.2	144	15	12	0.80	7.4	6.9
Кировский	2590	42.3	100	11	5	0.52	28.5	1.8
Волосовский	2681	18.8	201	7	7	0.56	8.8	13.2
Гатчинский	2892	91.3	240	17	17	0.54	13.1	12.0
Тосненский	3656	37.2	115	13	12	0.35	13.7	4.5
Лужский	6006	12.8	348	14	12	0.12	17.5	4.1
Волховский	5125	15.8	280	15	11	0.22	24.3	2.8
Киришский	3045	20.0	77	6	6	0.11	14.0	3.2
Тихвинский	7018	9.6	198	9	9	0.08	20.8	1.0
Бокситогорский	7202	7.2	261	7	3	0.09	20.8	0.13
Лодейнопольский	4911	5.7	122	5	5	0.10	8.2	0.9
Подпорожский	7706	3.4	72	5	3	0.013	4.5	0.05

Примечание: * [Wikipedia..., 2023], ** [Посевные площади..., 2018].

части Ломоносовского района в Ропшинском поселении (8.1%), в центральной и восточной частях Кингисеппского района в Большелуцком (0.75%:) и Фалилеевском (5.7%), на западе Волосовского района в Большеврудском (1.4%), на северо-западе Гатчинского района в Войсковицком (10.9%) и Елизаветинском (4.0%) поселениях, где они составляют по 300–700 га (рис. 1).

Сланцевский район расположен в междуречье Нарвы и Луги, рельеф в основном низменный, с болотами вблизи Нарвского водохранилища, в долине р. Плюсса, на юге – равнинно-моренный. В районе 7 поселений со 156 посёлками. В растительном покрове преобладают вторичные осиново-берёзовые леса на дерново-подзолистых почвах. По территории района проходят 41 автодорога, протекают 21 река, наиболее крупные среди них Нарва, Луга, Плюсса. Заболоченные земли преимущественно на севере и северо-востоке, сельскохозяйственные земли – в южной половине района, среди них посевных площадей около 7079 га (3.2%). В этом рай-

оне заросли борщевика распространены преимущественно вблизи деревень и посёлков Загривского сельского поселения (правобережье Нарвы) и на юге в Новосельском сельском поселении, вокруг озера Долгое (Изборье и др.), на заброшенных пашнях, залежах, пустырях вблизи посёлков, автодорог, где эти заросли в поселениях занимают по 350–1300 га их территории (рис. 2). Заросли борщевика занимают в среднем 1.3% площади района. Их наибольшие относительные площади расположены на западе и юге района в Загривском и Новосельском сельских поселениях (по 4.6%).

Рельеф Лужского района равнинный. По его территории протекают около 49 рек, главные из них Луга и её притоки Оредеж, Саба, Ящера; проходят 36 автодорог. Значительная часть района (17.5%) заболочена. В районе 13–14 поселений (одно из них было объединено с Оредежским поселением), включающих 348 населённых пунктов. Западная часть района занята сосняками, северная – вторичными осиново-берёзовыми

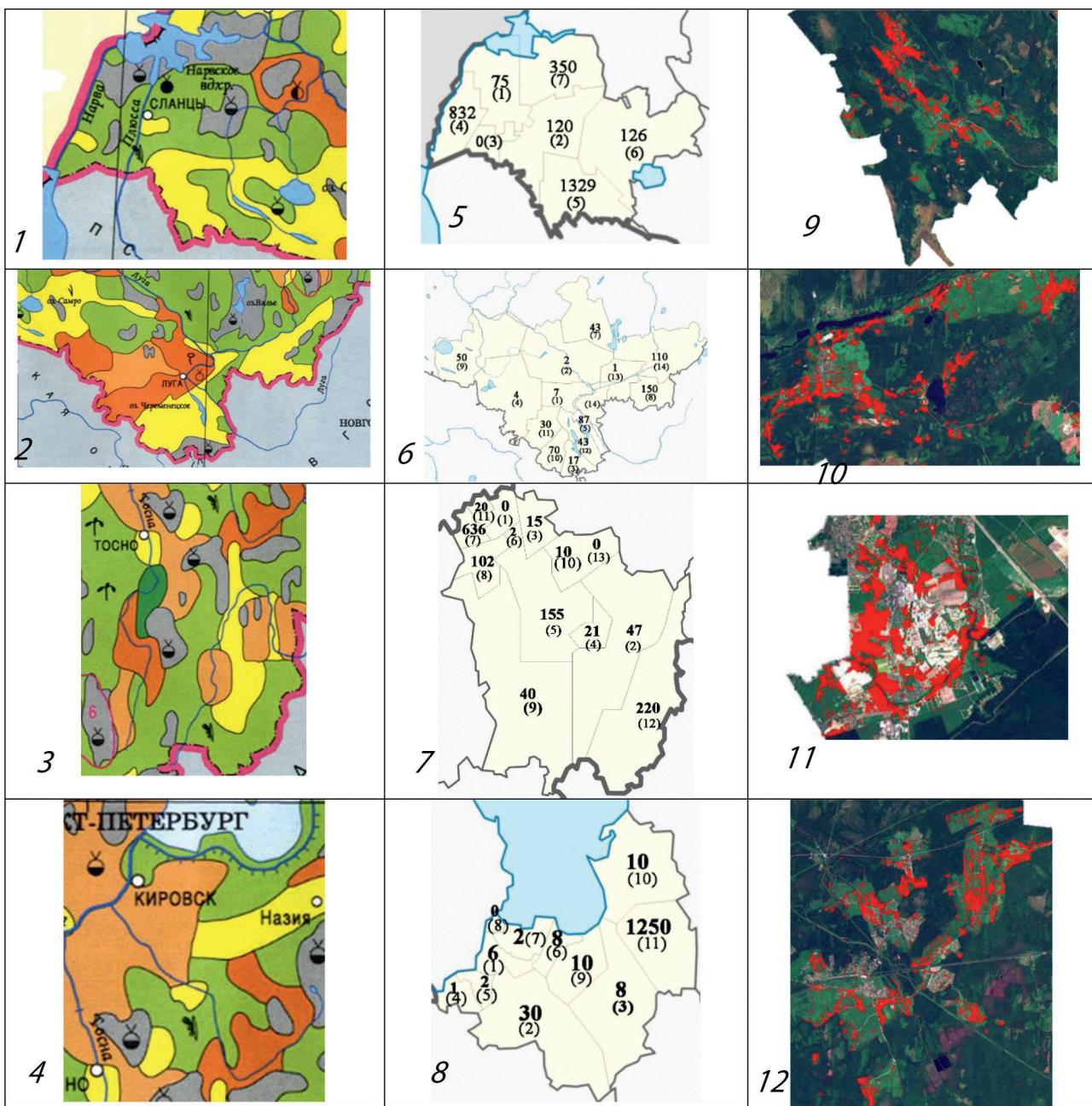


Рис. 2. Фрагменты карт растительности (1 – Сланцевский, 2 – Лужский, 3 – Тосненский, 4 – Кировский районы), муниципальных районов (5–8), с указанием поселений (в скобках) и площадей (га), занятых в них зарослями борщевика Сосновского, его распределение по спутниковым снимкам [Григорьев и др., 2020] в отдельных поселениях (9–12): 5 – Сланцевский район, поселения: Сланцевское городское (1); Выскатское (2), Гостицкое (3), Загривское (4), Новосельское (5), Старопольское (6), Черновское (7) сельские; 6 – Лужский район, поселения: Лужское (1), Толмачёвское (2) городские; Володарское (3), Волошовское (4), Дзержинское (5), Заклинское (6), Мшинское (7), Оредежское (8), Осьминское (9), Ретюнское (10), Серебрянское (11), Скребловское (12), Торковичское (13), Ям-Тёсовское (14) сельские; 7 – Тосненский район, поселения: Красноборское (1), Любанское (2), Никольское (3), Рябовское (4), Тосненское (5), Ульяновское (6), Фёдоровское (7), Форносовское (8) городские; Лисинское (9), Нурминское (10), Тельмановское (11), Трубникоборское (12), Шапкинское (13) сельские; 8 – Кировский район, поселения: Кировское (1), Мгинское (2), Назиевское (3), Отрадненское (4), Павловское (5), Приладожское (6), Синявинское (7), Шлиссельбургское (8) городские; Путиловское (9), Суховское (10), Шумское (11) сельские поселения (условные обозначения см. рис. 1а).

лесами, а юг и восток – сельскохозяйственными землями с посевными площадями около 24 600 га (4.1%) на дерново-подзолистых и дерново-карбонатных почвах, где борщевик

Сосновского усиливает свои позиции в Оредежском, Заклинском, Дзержинском сельских поселениях. Площади, занятые зарослями борщевика, составляют в них по 90–150 га в

долинах притоков рек Луга, Оредеж, вблизи посёлков (Волошово, Оредеж, Почап и др.), на залежах, по окраинам полей, вокруг небольших озёр, вдоль автомобильных дорог. Заросли занимают в среднем 0.12% площади района. Их наибольшие относительные площади расположены на западе и юге района в Оредежском и Дзержинском сельских поселениях (по 4.6%) (рис. 2).

Рельеф **Тосненского района** равнинный, местами с возвышениями до 85–90 м над ур. м., вторичными осиново-берёзовыми лесами и сосняками, заболоченностью около 14%, преобладанием торфяно-болотных, подзолистых и дерново-подзолистых почв, посевными площадями около 16 500 га (4.5%). Плотность населения сравнительно высокая (около 37 чел./км²), автодорог 38, поселений 13, рек 21, наиболее крупная из них Тосна. Борщевик Сосновского распространён в большинстве поселений района. Его заросли занимают в среднем 0.35% площади района. Их наибольшие относительные площади (по 100–640 га) расположены на северо-западе района в Фёдоровском (12.1%) и Форносовском (0.8%) городских поселениях по окраинам городов, посевов, вблизи посёлков, на залежах, по долинам рек (Тигода и др.), вдоль дорог (рис. 2).

Кировский район расположен в центральной части Ленинградской обл., примыкает к юго-западному побережью Ладожского озера, отличается сравнительно высокой плотностью населения (около 42 чел./км²), по его территории проходят 37 автодорог, протекают 19 рек. В районе 11 поселений, включающих 100 населённых пунктов. Рельеф преимущественно равнинный, в растительном покрове преобладают сосняки и осиново-берёзовые леса, в юго-восточной и южной частях этого района обычны болота, заболоченность земель составляет 28.5%, посевные площади около 1.8%. Борщевик Сосновского распространён практически во всех поселениях, где занимает в среднем 0.52% территории района по долинам рек, вдоль автодорог, на залежах, окраинах полей, вблизи населённых пунктов. Наибольшие площади заняты его зарослями в восточной части района в Шумском сельском поселении (около 1250 га,

или 3.2%). На востоке к Кировскому району примыкает Волховский, на юго-востоке – Киришский районы области.

Волховский район расположен в центральной части Ленинградской обл. между Кировским районом на западе и Лодейнопольским на северо-востоке. Плотность населения около 16 чел./км². Рельеф района преимущественно равнинный, в северной части холмистый. В растительном покрове преобладают вторичные осиново-берёзовые леса и сосняки, около 24% его территории заболочены, в почвенном покрове наибольшие площади занимают торфяно-болотные и подзолистые почвы, менее распространены дерново-подзолистые и дерново-карбонатные. Сельскохозяйственные земли расположены в основном в северной и западной части, а также по долинам рек, среди них посевные площади составляют около 14 400 га (2.8%). По территории района проходят 44 автодороги, протекают 37 рек, наиболее крупные среди них Волхов и Сясь. Борщевик Сосновского распространился на большей части района вдоль автодорог, рек, по сельскохозяйственным землям, вблизи посёлков, городов, занимает около 0.2–0.3% территории района. Наибольшие площади его зарослей отмечены вдоль Волхова в Староладожском (2.19%), Кисельниковском (0.46%), а также в Хваловском (0.25%) сельских поселениях (рис. 3).

Киришский район расположен южнее Волховского района в бассейне р. Волхов и её притока Пчёвжи. Плотность его населения около 20 чел./км². Рельеф района равнинный, с высотами до 50 м. По территории района проходят 14 автодорог, протекают 32 реки. Более 60% территории района занимают осиново-берёзовые леса и сосняки, около 14% – болота, в основном в северной части района. В южной части района преобладают подзолистые, дерново-подзолистые почвы, в северной – торфяно-болотные. На сельскохозяйственные земли приходится около 16% территории преимущественно в южной части района, в долинах Волхова и Пчёвжи, посевные площади составляют 3.2%. Заросли борщевика Сосновского занимают наибольшие площади вдоль Волхова и его притоков, дорог, на залежах, по окраинам посевов, по-

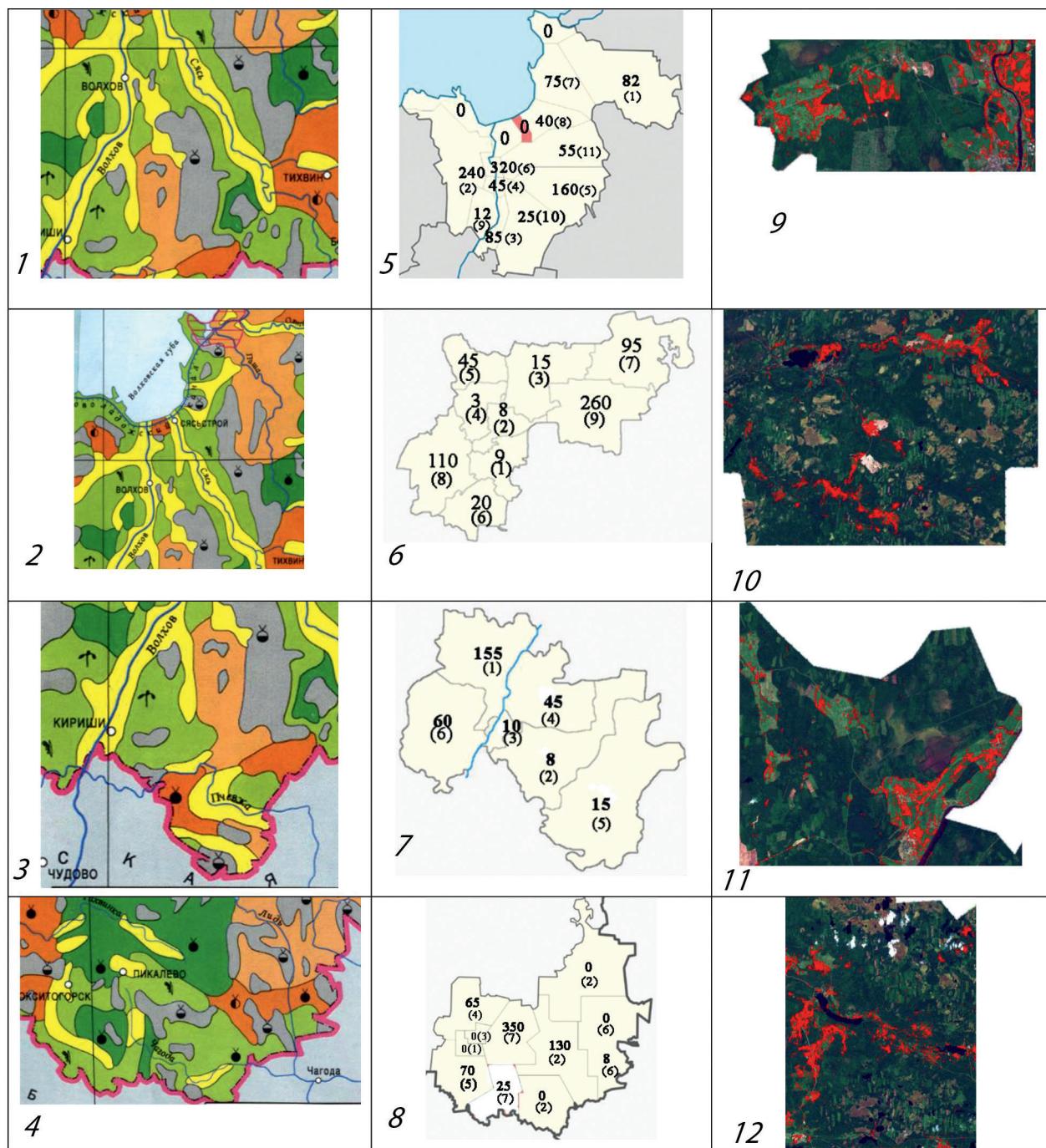


Рис. 3. Фрагменты карт растительности (1 – Волховский, 2 – Тихвинский, 3 – Киришский, 4 – Бокситогорский районы), муниципальных районов (5–8), с указанием поселений (в скобках) и площадей (га), занятых в них зарослями борщевика Сосновского, его распределения по спутниковым снимкам [Григорьев и др., 2020] в отдельных поселениях (9–12): 5 – Волховский район, поселения: Пашское (1), Кисельникское (2), Бережковское (3), Хваловское (5), Вындиновское (9), Староладожское (6), Усадьбищенское (10), Колчановское (11) сельские; Волховское городское (4); 6 – Тихвинский район, поселения Тихвинское городское (1), Борское (2), Ганьковское (3), Горское (4), Коськовское (5), Мелегежское (6), Пашозерское (7), Цыл'ёвское (8), Шугозёрское (9) сельские; 7 – Киришский район, Глажевское (1), Пчевское (2), Грузинское (4), Кусинское (6) сельские; Киришское (3), Будогощское (5) городские; 8 – Бокситогорский район, поселения: Бокситогорское (1), Ефимовское (Ефимовское – центр, Радогощинское – север, Климовское – юг) (2), Пикалевское (3) городские; Большедворское (4), Борское (5), Лидское (Заборское – север, Подборское – юг) (6), Самойловское (Анисимовское – юг) (7) сельские поселения (условные обозначения см. рис. 1а).

сёлков в среднем 0.11% территории района, особенно в Глажевском сельском поселении (0.69%) (рис. 3).

Тихвинский район расположен на востоке области севернее Бокситогорского района. Включает 9 в основном сельских

поселений с 198 населёнными пунктами с плотностью населения 9.6 чел./км², 53 автодорогами и 39 реками, наиболее крупные из них Сясь и Паша. Юго-западная часть района расположена в Тихвинской низменности, его восточная часть захватывает окраины Тихвинской гряды (до 100–170 м над ур. м.), а северо-восточная – Вепсовской возвышенности (до 200–240 м над ур. м.). Заболоченность территории района около 21%. Лесистость района около 70% с преобладанием сосновых, осиново-берёзовых, на северо-востоке еловых лесов. Сельскохозяйственные земли расположены в основном в долинах рек, где посевные площади составляют около 7 тыс. га (1%) в основном на подзолистых почвах. Борщевик Сосновского распространён практически во всех поселениях района, его заросли занимают в среднем 0.08% территории района, с преобладанием в Шугозёрском сельском поселении на востоке (0.26%) в долине реки Паша, по залежам, окраинам посевов, посёлков, вдоль дорог, вокруг Шугозера (рис. 3).

Бокситогорский район расположен в юго-восточной части области и имеет сходные природные условия с Тихвинским районом. Включает 3 городских и 4 сельских поселения с 261 населёнными пунктами со средней плотностью населения 7.2 чел./км², 29 автодорогами и 39 реками, основные среди них Воложба, Тихвинка, Чагода, Лидь, Колль – притоки более крупных рек. Основная часть района расположена на Тихвинской гряде (150–250 м над ур. м.) и в западной части Тихвинской низменности. Заболоченность территории района около 21%. В районе преобладают берёзово-осиновые, на его востоке – сосновые, а на севере – еловые леса. Почвы дерново-подзолистые, подзолистые, торфяно-болотные. Сельскохозяйственных земель мало, в основном в долине р. Чагода, посевных площадей среди них около 950 га (0.13%). В заболоченных поселениях на востоке и в Климовском поселении на юге района борщевик Сосновского практически отсутствует, его заросли занимают наибольшие площади на севере Самойловского сельского поселения (около 350 га, или 0.83%) вдоль дорог, рек, по залежам, окраинам полей, по-

сёлков. В среднем его заросли занимают около 0.09% территории района (рис. 3).

Лодейнопольский район расположен в северо-восточной части Ленинградской обл., включает 2 городских и 3 сельских поселения с 123 населёнными пунктами со средней плотностью населения 5.7 чел./км², 12 автодорогами и 41 рекой, наиболее крупные из них – Свирь, Оять, Паша. Рельеф района равнинный (0–150 м над ур. м.) с Приладожской низменностью на западе, Свирской низменностью в центральной, и Лодейнопольской возвышенностью в восточной части района. В западной части района преобладают сосновые, в центральной и восточной частях – вторичные осиново-берёзовые и коренные еловые леса на подзолистых почвах. Заболоченность территории района около 8.2%. Сельскохозяйственные земли распространены в основном по долинам Ояти и Свири, посевных площадей около 4500 га (0.9%). Борщевик Сосновского распространён в большинстве поселений. Его заросли занимают в среднем около 0.10% территории района, преимущественно в Алёховщинском сельском поселении (0.16%) вдоль дорог, вблизи населённых пунктов, пустырей, по окраинам полей, в долинах рек (рис. 4).

Подпорожский район расположен восточнее Лодейнопольского, включает 4 городских и одно сельское поселения с 72 населёнными пунктами со средней плотностью 3.4 чел./км² с 22 автодорогами и 70 реками, наиболее крупные среди них Свирь (на севере) и Оять (на юге). Северная часть района занята Свирской низменностью, центральная – Лодейнопольской и южная – Вепсовской возвышенностями. Болота (4.5%) распространены преимущественно на северо-востоке района в верхнем течении Свири. В растительном покрове преобладают коренные еловые и вторичные осиново-берёзовые леса, меньшие территории занимают сосновые. Сельскохозяйственные земли в долинах преимущественно Ояти и Свири. Посевные площади занимают всего около 395 га (0.05%). Почвы подзолистые, дерново-подзолистые, на северо-востоке – торфяно-болотные. Борщевик Сосновского в южной половине в Винницком сельском поселении, а также в заболоченном

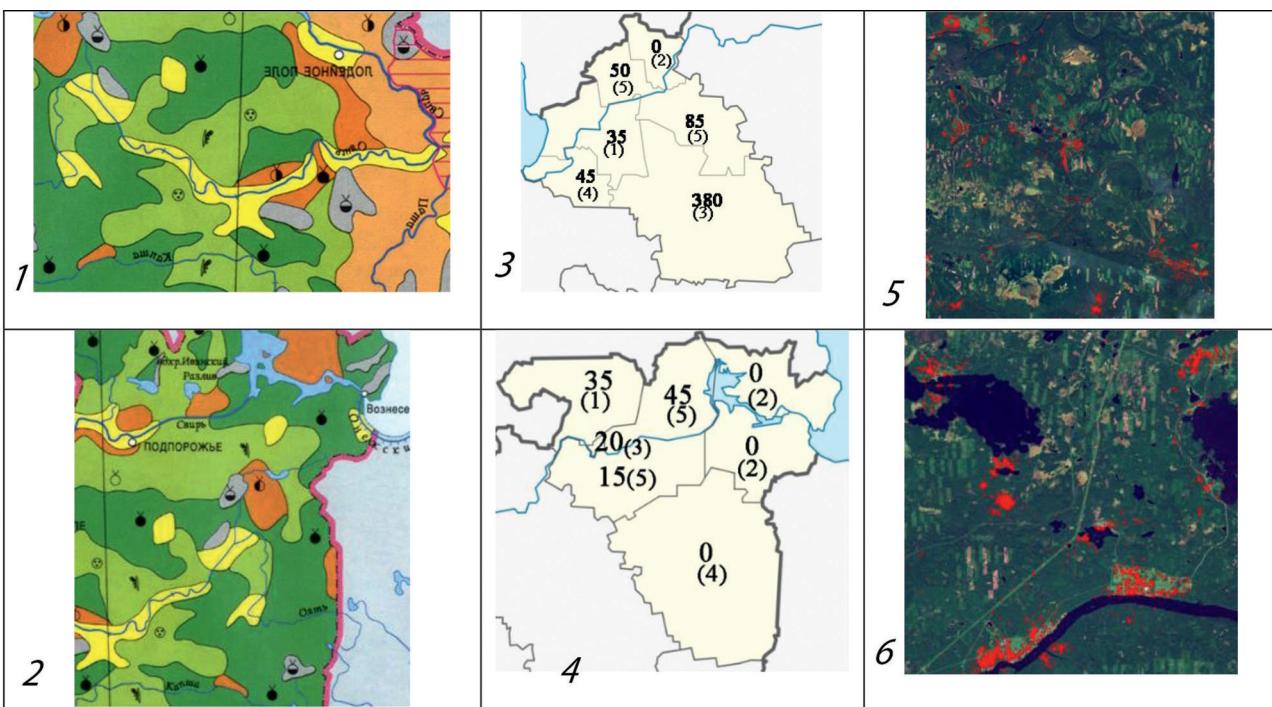


Рис.4. Фрагменты карт растительности (**1 – Лодейнопольский, 2 – Подпорожский районы**), муниципальных районов (**3, 4**), с указанием поселений (в скобках) и площадей (га), занятых в них зарослями борщевика Сосновского, его распределения по спутниковым снимкам [Григорьев и др., 2020] в отдельных поселениях (**5, 6**): **3 – Лодейнопольский район**, поселения: Лодейнопольское (1), Свирьстройское (2); Алеховицкое (3), Доможировское (4), Янетское сельские (5); **4 – Подпорожский район**, поселения: Важинское (1), Вознесенское (2); Никольское (3) городские; Винницкое (4) сельское, Подпорожское (5) городское поселения (условные обозначения см. рис. 1а).

Вознесенском поселении практически отсутствует, распространён преимущественно в северо-западной части района в Важинском, Подпорожском и Никольском поселениях, где его заросли занимают от 20 до 45 га по залежам, сельскохозяйственным землям, окраинам посевов в долине р. Свирь, по окраинам Никольского, в посёлках вблизи небольших озёр, вдоль дорог (рис. 4).

Большая часть Всеволожского, Выборгского и Приозерского районов Ленинградской обл. расположена на Карельском перешейке между Финским заливом Балтийского моря и Ладожским озером, на стыке Балтийского кристаллического щита по линии Приморск – Приозерск и Русской равнины преимущественно в подзоне средней тайги (рис. 5).

Всеволожский район расположен в южной части Карельского перешейка к северу от Невы, Санкт-Петербурга и Кировского района. Рельеф в восточной и южной части района равнинный, на его западе и северо-западе, занимаемым Лемболовской возвышенностью, – холмистый, холмисто-грядовый по

восточной периферии (до 170–180 м над ур. м.). Около 60% территории района занимают леса, в его восточной пониженной части преобладают долгомошные и сфагновые заболоченные сосняки, верховые и переходные болота (8.8%). В западной и северной половине района распространены более сухие зеленомошно-лишайниковые сосняки и еловые леса. В юго-западной половине территории района доминируют вторичные осиново-берёзовые леса и сельскохозяйственные земли с болотными участками. Почвы района песчаные и супесчаные, подзолистые, болотные и торфяные. Посевные площади занимают около 10 250 га (3.5%). Всеволожский район отличается наибольшей в Ленинградской обл. средней плотностью населения, в нём 19 поселений, 154 населённых пункта, проходят 49 автодорог и протекают 34 реки, наиболее крупные из них Авлога и приток Невы Охта. Борщевик Сосновского распространён в большинстве поселений района. Его заросли занимают в среднем около 0.28% территории района, с максимумом в его юго-западной ча-

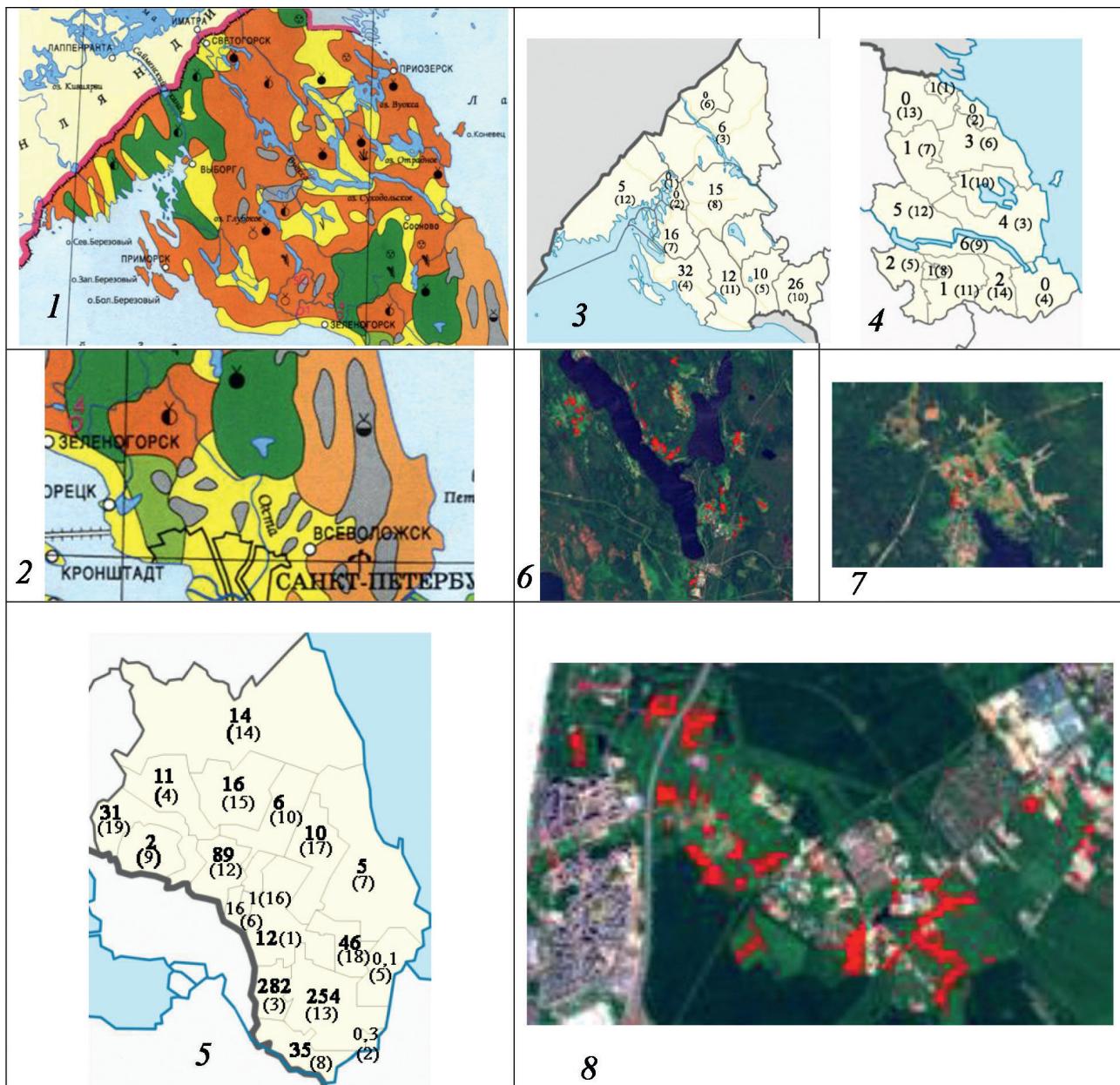


Рис. 5. Фрагменты карт растительности (1 – Выборгский и Приозерский, 2 – Всеволожский районы), муниципальных районов (3–5), с указанием поселений (в скобках) и площадей (га), занятых в них зарослями борщевика Сосновского, его распределения по спутниковым снимкам [Григорьев и др., 2020] в отдельных поселениях (6–8): 3 – Выборгский район, поселения: Выборгское (1), Высоцкое (2), Каменногорское (3), Приморское (4), Рощинское (5), Светогорское (6), Советское (7) городские; Гончаровское (8), Красносельское (9), Первомайское (10), Полянское (11), Селезнёвское (12) сельские; 4 – Приозерский район, поселения: Кузнечниковское (1), Приозерское (2) городские; Громовское (3), Запорожское (4), Красноозерное (5), Ларионовское (6), Мельниковское (7), Мичуринское (8), Петровское (9), Плодовское (10), Раздольевское (11), Ромашкинское (12), Севастьяновское (13), Сосновское (14) сельские; 5 – Всеволожский район, поселения: Всеволожское (1), Дубровское (2), Заневское (3), Кузьмоловское (4), Морозовское (5), Муриńskое (6), Рахьяинское (7), Свердловское (8), Сертоловское (9), Токсовское (10) городские; Агалатовское (11), Бугровское (12), Колтушское (13), Куйвозовское (14), Лесковское (15), Новодевяткинское (16), Романовское (17), Щегловское (18), Юкковское (19) сельские поселения (условные обозначения см. рис. 1а)..

сти преимущественно в Заневском городском (5.6%) и Колтушском сельском (4.3%) поселениях, откуда он распространяется по окраинам Санкт-Петербурга, вдоль дорог, вблизи населённых пунктов, пустырей, по окраинам

полей, в долинах рек. Значительные площади борщевик занимает в долине р. Оккервиль, в окрестностях Новосергиевки, Разметелово.

Выборгский район занимает северо-западную равнинную половину Карельского

перешейка на территории Выборгской низменности Балтийского щита с залегающими близко к поверхности каменистыми породами, покрытыми озёрными и озёрно-аллювиальными отложениями. В растительном покрове преобладают зеленомошно-лишайниковые сосняки, на юге и северо-западе района распространены также еловые леса. Повсеместно преобладают подзолистые почвы, бедные перегноем, с повышенной кислотностью на песках и супесях. Заболоченных земель около 3.4%, посевные площади занимают около 11 900 га (1.6%) территории района. В Выборгском районе 12 поселений, около 180 населённых пунктов, проходят 72 автодороги, протекают 62 реки, наиболее крупная из них Вуокса, множество озёр. Борщевик Сосновского распространён в большинстве поселений района вдоль дорог, по окраинам посёлков, посевов, на залежных землях, вблизи небольших озёр. Его заросли занимают около 0.02% территории района, с относительным максимумом в Приморском и Советском городских поселениях (по 0.05%) на западе и в Первомайском сельском поселении (0.04%) на юге района (рис. 5). В целом, условия распространения вида в Выборгском районе сравнительно неблагоприятные в связи с бедностью, малой мощностью и повышенной кислотностью почв на каменистых субстратах.

Приозерский район расположен в северо-восточной половине Карельского перешейка с Вуоксинской низменностью Балтийского щита, на севере района с выходами гранито-gneйсовых кристаллических пород на дневную поверхность. Южная часть района со сравнительно выровненным рельефом. В растительном покрове преобладают зеленомошно-лишайниковые сосняки на бедных маломощных песчаных и супесчаных подзолистых почвах. Заболоченных земель около 2.4%, посевные площади занимают около 17 200 га (4.8%) территории района, что заметно больше, чем в Выборгском районе. В Приозерском районе 14 поселений, 103 населённых пункта, проходят 33 автодороги, протекают 28 рек, главная из которых – Вуокса с притоками, около 50 озёр. Борщевик Сосновского распространён в 78% поселений

Приозерского района, но занимаемая им площадь наименьшая (0.007%), по сравнению со всеми другими районами Ленинградской обл., распространен на залежных землях, по окраинам полей, вблизи посёлков.

В целом для Ленинградской обл. характерна неоднородность климатических и физико-географических условий. Значительная вытянутость территории в широтном направлении и близость Атлантики создают различия термических условий западных и восточных районов области. Западные районы, в большей степени подверженные влиянию Атлантики, теплее восточных и северо-восточных. В западной части области с наибольшей суммой осадков и повышенным гидротермическим коэффициентом (ГТК) за период вегетации расположены Волосовский, частично Ломоносовский, Кингисеппский и Гатчинский муниципальные районы; в наиболее тёплой юго-западной части – Сланцевский, Лужский, частично Кингисеппский и Гатчинский районы; в северо-западной части – Карельский перешеек (Выборгский, Приозерский, большая часть Всеволожского района). Центральную, умеренно-тёплую часть области занимают Волховский, Киришский, Кировский, частично Лодейнопольский, Тихвинский и Тосненский районы. Наиболее низкие ресурсы тепла наблюдаются на северо-востоке и востоке области (Бокситогорский, частично Лодейнопольский и Тихвинский районы, а также наиболее холодный северо-восточный Подпорожский район). В среднем, в настоящее время гидротермические и экологические условия способствовали распространению борщевика Сосновского во всех районах области, наиболее благоприятные условия для его развития и распространения наблюдаются в западной и юго-западной части области, а наименее – в восточной и северо-западной – на Карельском перешейке (табл. 1, рис. 6).

Обсуждение

В 1970–1980-е гг. семена борщевика Сосновского в большом количестве рассыпали по 78 регионам СССР, а также в Польшу, ГДР, Чехословакию, Венгрию и Болгарию для введения его в кормовую культуру, откуда он



Рис. 6. Площадь, занимаемая зарослями борщевика Сосновского (%), в муниципальных районах Ленинградской области в 2022 г.

широко распространился как инвазионный вид [Ткаченко, Краснов, 2018] в качестве рудерального сорного компонента с высокой конкурентной способностью по отношению к культурным растениям и естественной растительности в нарушенных местообитаниях на значительной части не занятых лесом открытых пространств в России, Беларуси и прилежащих территорий. В России к 2015 г. борщевик Сосновского самопроизвольно широко распространился в Северо-Западном, Центральном, Приволжском, Уральском федеральных округах, на юге Сибирского округа, в Приморском крае, на Камчатке, Сахалине. В декабре 2015 г. Министерством сельского хозяйства РФ борщевик Сосновского был внесен в «Отраслевой классификатор сорных растений».

Высокая семенная продуктивность одного генеративного растения борщевика Сосновского (от 20 до 70 и 100 тыс. мерикарпий); развитие на мерикарпиях выростов, повышающих их летучесть и распространение

ветром; их разнокачественность, способствующая сохранению в почве и прорастанию в течение 10–12 лет [Сацыперова, 1984; Ткаченко, 2015], засорению полей и территорий вдоль трасс и дорог, распространению в северных регионах с неблагоприятными температурами в зимний период в отдельные годы.

Борщевик Сосновского отличается высокой экологической пластичностью. В естественных условиях в благоприятных местообитаниях в его популяциях преобладают двулетние растения, около 98% которых – монокарпики, цветут и плодоносят один раз на второй год жизни и отмирают. Однако, в ценопопуляциях сохраняются 1–2% особей поликарпиков, которые могут цветти не один раз. В малоблагоприятных и неблагоприятных условиях при недостаточном количестве питательных веществ, света, при наличии засух, регулярного скашивания или уничтожения растений, их развитие задерживается до 10–12 лет в связи с медленным накоплением питательных веществ [Садовникова и

др., 2018]. В процессе натурализации во вторичном ареале борщевик формирует монодоминантные заросли; его высокая конкурентоспособность к травянистым видам природной флоры обеспечивается за счёт формирования сомкнутого полога листвьев с высокой эффективностью использования ресурсов среды: света, воды, азота. Наряду с высокой семенной продуктивностью, инвазивность борщевика Сосновского обусловлена также способностью переносить высокие температуры летом и низкие – в зимнее время. Распространение вида ограничивается его сравнительно высокими требованиями к условиям почвенного питания. В климатически благоприятной зоне он занимает территории, приуроченные к землям сельскохозяйственного назначения, обочинам дорог и территориям населённых пунктов.

В таежной зоне европейской части России, включая Ленинградскую обл., места распространения борщевика Сосновского приурочены, прежде всего, к открытым нарушенным местообитаниям, за исключением болот. Растение не выдерживает конкуренции с темнохвойными породами за свет [Сандродз, Мотыль, 2008]. Требовательность к богатству почв и определенному режиму увлажнения ограничивает его проникновение на территории, занятые сосновыми лесами. Эти территории недоступны для внедрения данного вида. В зоне, климатически благоприятной для произрастания борщевика Сосновского, он занимает земли сельскохозяйственного назначения, обочины дорог, территории населённых пунктов [Далькэ и др., 2018]. *H. sosnowskyi* влаголюбив, предпочитает плодородные легко- и среднесуглинистые, супесчаные почвы, плохо растёт на бедных, кислых и неплодородных маломощных почвах на каменистых субстратах, на которых имеет значительно меньшие размеры или отсутствует [Сандина 1958, 1959].

Наиболее благоприятные гидротермические, орографические, гидрологические, почвенные и экологические условия для развития и распространения борщевика Сосновского наблюдаются в западных, развитых в сельскохозяйственном отношении районах (Сланцевский, Кингисеппский, Ломоносовский,

Волосовский, Гатчинский) Ленинградской обл., где наибольшими темпами увеличивается площадь, занимаемая его зарослями. К ним относятся прежде всего, дерново-карбонатные и дерново-подзолистые хорошо развитые суглинистые почвы, значительные площади сельскохозяйственных земель (пашни, луга, кустарники), разреженность растительного покрова с преобладанием в нём кустарников и вторичных осиново-берёзовых лесов, сравнительно расчленённый холмистый рельеф, особенно на Ижорской возвышенности, заболоченными землями, занимающими менее 14% территории. К югу, востоку и северу области условия для развития и распространения данного вида заметно ухудшаются, что обусловлено прежде всего к югу и востоку равнинно-низменным характером рельефа, его заболачиванием, распространением мало- и неблагоприятных для борщевика еловых и сосновых лесов, маломощных и бедных почв на каменистых субстратах, особенно к северу на Карельском перешейке и северо-востоку в Подпорожском районе. Заболоченность земель в южном Лужском районе составляет около 18%, в восточных Волховском, Тихвинском и Бокситогорском районах 21–24%. Неблагоприятные для развития и распространения *H. sosnowskyi* сосновые леса преобладают в Выборгском и Приозерском районах, значительные площади они занимают в Лужском и Лодейнопольском районах, сосняки и ельники – в Бокситогорском и малонаселённом Подпорожском, с минимальным распространением борщевика в Приозерском и Подпорожском районах.

Выводы

1. В Ленинградской обл. встречаются 4 вида борщевика: сибирский (*Heracleum sibiricum*), обыкновенный (*H. sphondylium*), Сосновского (*H. sosnowskyi*) и понтийский (*H. ponticum*). Среди них к инвазивным видам относится борщевик Сосновского, который культивировали в области с 1960-х гг. на площади более 1 тыс. га, где в настоящее время он обнаружен на площади более 100 тыс. га.

2. На распространённость борщевика Сосновского в Ленинградской обл. наибольшее влияние оказывают условия рельефа местно-

сти, тип, мощность и богатство почвенного покрова, почвообразующие породы, степень их дренированности, сельскохозяйственное освоение, развитие болот, речной и транспортной сети, нарушенность естественного растительного покрова, плотность населения в сельской местности.

3. В настоящее время гидротермические и экологические условия способствовали распространению борщевика Сосновского во всех районах области, наиболее благоприятные в её западной и юго-западной части на Ижорской возвышенности, в развитых в сельскохозяйственном отношении районах (Сланцевский, Кингисеппский, Ломоносовский, Волосовский, Гатчинский).

4. К югу, востоку и северу области условия для развития и распространения борщевика Сосновского заметно ухудшаются, что обусловлено прежде всего к югу и востоку равнинно-низменным характером рельефа, его заболачиванием, распространением малоблагоприятных и неблагоприятных для вселенца еловых и сосновых лесов, маломощных и бедных почв на каменистых субстратах, особенно к северу на Карельском перешейке и северо-востоку в Подпорожском районе.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 0665-2019-0014 Лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений «Инвентаризация, мониторинг и картирование биологического разнообразия в агроландшафтах и агроэкосистемах с учётом меняющихся условий», № ААА-А-А16-116080510098-1.

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

- Баланцев И.В. Биоэкологическое картографирование Ленинградской области. Карта почв, Карта растительности. 2022 (Электронный документ) // (<https://ppt-online.org>). Проверено 12.05.2023.
- Бочкарев Д.В. Теоретическое обоснование и эффективность защиты сельскохозяйственных культур от сорных растений в земледелии юга Нечерноземной зоны: Дис. ... д-ра с.-х. наук. 06.01.01. – Общее земледелие, растениеводство. Саранск: Мордовский госуниверситет, 2015. 496 с.
- Все регионы – Антиборщевик (Электронный документ) // (<https://antiborschhevik.info/region>). Проверено 29.04.2023
- Географическая карта Ленинградской области. 2023 (Электронный документ) // (<https://fedoroff.net>). Проверено 12.05.2023.
- Григорьев В.М., Зайцев В.В., Рыжиков Д.М., Чичкова Е.Ф. Ареалы распространения борщевика Сосновского на территории Ленинградской области в летний период 2020 года. СПб.: Правительство Ленинградской области, Санкт-Петербургский гос. университет аэрокосмического приборостроения, 2020. 22 с. // (<https://agroprom.lenobl.ru/>), (<https://guap.ru>). Проверено 12.05.2023.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Маслова С.П. Моделирование географических пределов распространения *Heracleum sosnowskyi* Manden. в таёжной зоне европейской части России // Экология и география растений и растительных сообществ: Мат. IV Международной науч. конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. С. 219–224.
- Ламан Н.А., Прохоров В.Н., Масловский О.М. Гигантские борщевики – опасные инвазивные виды для природных комплексов и населения Беларуси. Минск: Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, 2009. 40 с.
- Лаптева Е.М., Захожий И.Г., Смотрина Ю.А., Генрих Э.А. Влияние инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на плодородие постагогенных почв Европейского Северо-Востока // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 1–8. doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073
- Ленинградская область – подробная карта. Петролекс, 2022. // (<https://petroleks.ru/maps/lo1.php>). Проверено 12.05.2023.
- Манденова И.П. Род 1069. Борщевик – *Heracleum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 17. С. 223–259.
- Отраслевой классификатор сорных растений: Информ. издание. М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2018. 52 с.
- Посевные площади сельскохозяйственных культур и площади многолетних насаждений и ягодных культур // Итоги всероссийской сельскохозяйственной переписи 2016 года. СПб.: Петростат, 2018. Т. 4. 244 с.
- Рыжиков Д.М. Контроль зон произрастания борщевика Сосновского по спектральным характеристикам отра-

- жённых волн оптического диапазона: Автореф. дис. ... канд. техн. наук. СПб.: Гос. ун-т аэрокосмического приборостроения, 2019. 20 с.
- Садовникова Т.П., Ульянкина Т.Д., Снакин В.В. Опасный интродуцент: борщевик Сосновского // Использование и охрана природных ресурсов России. 2018. Т. 3. № 155. С. 61–65.
- Сандина И.Б. Биология и кормовые качества перспективного силосного растения борщевика Сосновского // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена. 1958. Т. 179. С. 33–67.
- Сандина И.Б. Борщевик, его биология и культура в Ленинградской области // Интродукция и зелёное строительство. М.; Л., 1959. С. 259–261.
- Сандрозд Ю.И., Мотыль М.М. Влияние светового режима на распространение инвазионных видов рода *Heracleum* L. // Проблемы лесоведения и лесоводства. Гомель, 2008. Вып. 68. С. 429–434.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
- Ткаченко К.Г. Борщевики (род *Heracleum* L.): pro et contra // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». 2015. Т. 7. № 2. С. 209–219.
- Ткаченко К.Г., Жиглова О.В. Борщевики в Ленинградской области // Защита и карантин растений. 2020. № 1. С. 19–21.
- Ткаченко К.Г., Краснов А.А. Борщевик Сосновского: экологическая проблема или сельскохозяйственная культура будущего? (Обзор) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2018. Вып. 20. С. 1–22.
- Товстик Е.В., Адамович Т.А., Ашихмина Т.Я. Идентификация участков массового роста борщевика Сосновского с помощью спектральных индексов по данным Sentinel-2 // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 3. С. 34–40. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-3-034-040>
- Эбель А.Л., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Черногризов П.Н., Эбель Т.В. Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae) в Сибири // Экология и география растений и растительных сообществ: Мат. IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. С. 1065–1070 с.
- Jahodová Š., Fröberg L., Pyšek P., Geltman D., Trybush S., Karp A. Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe // In: Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / Eds. Pyšek P., Cock M. J.W., Nentwig W. and Ravn H.P. CAB International, Wallingford, UK. P. 2007. 1–19.
- Kabuce N., Priede N. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Heracleum sosnowskyi* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS 2010. (<https://www.nobanis.org>). Date of access 20.02.2023.
- Mullerova J., Parker C. *Heracleum mantegazzianum* (giant hogweed), CABI Compendium, 10.1079/cabicompendium.26911, CABI Compendium. 2022. Last updated: 04 May 2022.
- Nielsen C., Ravn H.P., Nentwig W., Wade M. (eds.). The Giant Hogweed Best Practice Manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe // Forest and Landscape Denmark, Hoersholm. 2005. 44 pp.
- Rijal D.P. *Heracleum persicum* (Persian hogweed), CABI Compendium, 10.1079/cabicompendium.120209, CABI Compendium. 2022. Last updated: 05 May 2022.
- Vykhor B., Prots B. Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) in the Transcarpathia: ecology, distribution and the impact on environment // Studia Biologica. 2012. Vol. 6, No. 3. P. 185–196 (in Ukrainian).
- Vladimirov V., Petrova A., Barzov Z., Gudžinskas Z. The alien species of *Heracleum* (Apiaceae) in the Bulgarian flora revisited // Phytologia Balcanica. 2019. Vol. 25. No. 3. P. 395–405.
- Wikipedia (Электронный ресурс) // (wikipedia.org/wiki). Проверено 3.05.2023.
- Zakhozhiy I.G., Dalke I.V., Chadin I.F., Kanev V.A. Eco-geographical Analysis of the *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum*, and *H. sosnowskyi*. Distribution at the Northern Limit of Their Secondary Ranges in Europe // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. Is. 2. P. 203–214. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020138>

DISTRIBUTION OF AN INVASIVE SPECIES OF *HERACULUM SOSNOWSKYI* MANDEN. (APIACEAE) IN THE LENINGRAD REGION

© 2023 Kaplin V.G.

All-Russian Scientific Research Institute of Plant Protection,
Saint Petersburg – Pushkin, 196608, Russian Federation;
e-mail: ctenolepisma@mail.ru

In the Leningrad Region, *Heracleum sosnowskyi* hogweed prefers well-developed fertile light and medium loamy sod-podzolic and sod-carbonate soils; it is practically absent in swamps and wetlands, in territories occupied by spruce forests, as well as pine forests with infertile low-power soils on sandy and rocky substrates. The most favorable hydrothermal, orographic, hydrological, soil, and ecological conditions for the development and spread of Sosnovsky hogweed are observed in the western, agriculturally developed areas (Slantsevsky, Kingisepp, Lomonosov, Volosovsky, Gatchina) with dismembered hilly relief, cultivated fields, occupying 7–13% of their territory, fallow lands. To the south, east and north of the area the conditions for development and spreading of hogweed become markedly worse that is stipulated mainly to the south and east by flat-low character of relief, its waterlogging, the spread of spruce and pine forests that are little and unfavorable for hogweed, low-power and poor soils on rocky substrates, especially to the north on the Karelian Isthmus and in the Podporozhsky district in the northeast.

Keywords: giant hogweed, Eurasia, primary and secondary ranges, factors of spread and directions of invasion, invasive process, naturalization.

**PHYCITODES SUBCRETACELLA (RAGONOT) (LEPIDOPTERA:
PYRALIDAE: PHYCITINAE) – НОВЫЙ ФИТОФАГ
КАРАНТИННОГО ВИДА AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA L. НА ЮГЕ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

© 2023 Малышева С.К.*, Маркова Т.О.**, Маслов М.В.***,
Пономаренко М.Г.****

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
ДВО РАН, Владивосток, 690022, Россия
e-mail: *malyshsveta@rambler.ru; **martania@mail.ru; ***nippon_mvm@mail.ru; ****margp@biosoil.ru

Поступила в редакцию 15.02.2023. После доработки 28.04.2023. Принята к публикации 23.05.2023

В Приморском крае на амброзии полынолистной (Asteraceae: *Ambrosia artemisiifolia* L.), являющейся инвазивным натурализовавшимся видом, впервые обнаружен вид узкокрылых огнёвок *Phycitodes subcretacella* (Ragonot, 1901) (Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae), что расширяет спектр кормовых растений вида огнёвки и список фитофагов самого сорного растения. Приводятся новые данные по биологии *Ph. subcretacella*, и впервые даны фотографии гениталий обоих полов с указанием диагностических признаков, позволяющих отличить вид от близких таксонов. Установлено, что гусеницы *Ph. subcretacella* повреждают верхушечные части стеблей, на которых расположены генеративные органы растения, что может способствовать значительному снижению репродуктивного потенциала амброзии.

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia*, *Phycitodes subcretacella*, Pyralidae, Phycitinae, новое кормовое растение, фитофаг, Приморский край.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-107-114

Введение

В настоящее время виды рода *Ambrosia* L. широко распространелись на антропогенно нарушенных территориях и в агроценозах [Ламонico, 2023]. Среди наиболее агрессивных из них можно отметить амброзию полынолистную (*Ambrosia artemisiifolia* L.), являющуюся карантинным видом во многих странах и входящим в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза [Единый перечень..., 2016]. Большой вред этого адвентивного растения, имеющего североамериканское происхождение, заключается не только в вытеснении и угнетении культурных растений посредством ухудшения условий их произрастания за счёт иссушения почвенного слоя, но и в снижении качества жизни людей, страдающих поллиномозом.

В Приморском крае это сорное растение широко распространено в посевах полевых культур, на пустырях, по обочинам дорог, в городах и сельских поселениях. Амброзия

полынолистная впервые была обнаружена в Спасском районе в 1963 г. [Недолужко, 1984; Нечаева, 1984]. Отмечены факты проникновения этого вида на особо охраняемые природные территории: в Ханкайском заповеднике вид регистрируется с 1972 г., в Уссурийском заповеднике – с 1988 г. [Федина, 1990].

В период с 1985 по 1987 г. в целях снижения численности этого сорняка и сезонного аллергена в Приморском крае специалистами по биологической борьбе было интродуцировано 3 вида насекомых-фитофагов: *Zygogramma suturalis* (Fabricius) и *Z. disrupta* (Rogers) (Coleoptera, Chrysomelidae), и *Acontia candelacta* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae). Изучение результатов интродукции естественных врагов амброзии показало, что в нескольких районах края натурализовался только *Z. suturalis* [Кузнецов, Есипенко, 1991; Есипенко, 1998, 2018; Кузнецов, Стороженко, 2010; Ковалев и др. 2013; Аистова и др., 2014; Аистова, Безбородов, 2015].

В силу отсутствия специализированных фитофагов в борьбе с адвентивными видами растений могут быть использованы аборигенные виды насекомых. Исследования по выявлению видов, трофически связанных с *A. artemisiifolia*, на территории юга Дальнего Востока России проводятся местными энтомологами с 1985 г. В регионе выявлено 28 видов насекомых, принадлежащих к 12 семействам из 4 отрядов (Orthoptera, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera), использующих в питании вегетативные и генеративные части амброзии [Аистова и др., 2014; Аистова, Безбородов, 2015; Aistova et al., 2019; Маркова и др., 2019; Маркова, Маслов, 2020; Markova et al., 2020a; 2020b; Markova et al., 2021; Markova, Maslov, 2022].

В настоящее время продолжается поиск насекомых, адаптировавшихся к развитию на этом растении и перспективных к использованию в качестве естественных врагов амброзии, в том числе представителей отряда Lepidoptera. На юге европейской части России и Восточной Европы на амброзии развиваются виды из семейств Noctuidae, Sphingidae, Lymantriidae, Geometridae и Crambidae [Maceljski, Igrc, 1989; Есипенко, 2018; Нейлик, Цицюра, 2020]. На Дальнем Востоке России (Приморский край) на амброзии полыннолистной отмечено питание гусениц из семейств Geometridae – *Ectropis excellens* (Butler), *Phthonosema tendinosaria* (Bremer), *Chlorissa oblitterata* (Walker), *Eupithecia* sp., Erebidae – *Mocis annetta* (Butler), Noctuidae – *Helicoverpa armigera* (Hübner) [Markova, Maslov, 2022] и Crambidae – *Sitochroa verticalis* (Linnaeus) [Есипенко, 2018]. Показано, что гусеницы чешуекрылых, заселяя амброзию, располагаются в основном в верхушечной части соцветий и обгрызают цветки и плоды, а также листовые пластинки растения [Есипенко, 2018; Markova, Maslov, 2022].

Узокрылые огнёвки (Pyralidae, Phycitinae) в середине прошлого века интересовали специалистов по защите растений в основном как садовые и лесные вредители [Мищенко, 1957]. Современные исследователи всё больше интересуются видами данного подсемейства с точки зрения использования некоторых из них как агентов биологической борьбы

для подавления инвазивных сорных растений семейства Asteraceae Bercht. et Presl. Так европейский вид пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.) стал серьёзным чужеродным сорным растением в некоторых регионах Северной Америки. Исследователями в Центральной Европе был проведён предварительный отбор фитофагов, перспективных для биологической борьбы с этим растением. По результатам данных исследований был составлен список насекомых, для которых *T. vulgare* является кормовым растением. В этом списке представитель подсемейства фицитин – огнёвка двупятнистая (*Phycitodes binaevella* (Hübner)) – указывается как активный вредитель *T. vulgare*, повреждающий цветочные корзинки [Schmitz, 1998]. Крестовник мадагаскарский (*Senecio madagascariensis* Poiret) является агрессивным сорняком пастищ в Австралии и на Гавайях. Существующие стратегии борьбы оказались неэкономичными, и учёными в качестве долгосрочного решения был предложен биологический контроль этого крестовника. Исследования на о. Мадагаскар выявили 14 потенциальных агентов биоконтроля, из которых наиболее перспективными видами были названы листовёртка *Lobesia* sp. (Tortricidae) и огнёвка-фицитина *Phycitodes* sp. [McFadyen, Sparks, 1996].

В настоящей работе нами впервые приводятся сведения о питании гусениц *Ph. subcretacella* на амброзии полыннолистной в Приморском крае.

Материал и методы

Полевые исследования были проведены в августе 2022 г. в Надеждинском районе Приморского края (п-ов Де-Фриз), 43°16'40" с. ш., 131°59'25" в. д., на прибрежной насыпной террасе из скального грунта (оборудована в 2012 г. при строительстве низководного моста через Амурский залив) (рис. 1).

При обследовании монодоминантного сообщества *A. artemisiifolia* площадью 30 м² на трёх растениях высотой от 70 до 80 см с хорошо развитой вегетативной массой в первой декаде августа были замечены значительные повреждения вредителями верхушечных частей растений, преимущественно соцветий. Для дальнейших наблюдений за развитием и



Рис. 1. Место находки гусениц *Phycitodes subcretacella* на *Ambrosia artemisiifolia* на территории Приморского края, показано треугольником на увеличенном фрагменте карты.

питанием фитофагов в стационарных условиях данные растения были выкопаны вместе с корнем и посажены в ёмкость с землёй, которую накрыли мелкосетчатым садком. Часть повреждённых соцветий с гусеницами поместили в стеклянные ёмкости для выведения имагинальной стадии.

Фотографии гусениц и бабочек сделаны с помощью стереоскопического микроскопа Carl Zeiss Stemi 2000-C. Для идентификации вышедших имаго проводилось изготовление временных генитальных препаратов путём мацерирования мягких тканей брюшка в 10%-м растворе КОН. Для съёмки генитальные препараты были окрашены красителем Chlorazol Black и смонтированы на предметных стёклах в эупарале по стандартной методике [Robinson, 1976], фотографирование осуществлялось с помощью стереомикроскопа Olympus SZX16, оборудованного цифровой камерой DP74 Nikon.

Определение экземпляров огнёвки и изготовление постоянных препаратов в эупарале осуществлено М.Г. Пономаренко (МП). Материал хранится в личной коллекции первого автора.

Таксономические и биологические особенности нового фитофага *Ambrosia artemisiifolia*

Отряд Lepidoptera

Семейство Настоящие огнёвки (Pyralidae)

Подсемейство Узокрылые огнёвки (Phycitinae)

Триба Phycitini

Phycitodes subcretacella (Ragonot, 1901)

Материал. Россия. 4 ♂, 1 ♀, Приморский край, Надеждинский район, п-ов Де-Фриз, 43°16'40" с. ш., 131°59'25" в. д., имаго выведено с *Ambrosia artemisiifolia*, 20–25.08.2022 (колл. Малышева); генит. преп. 195 (♂), 196 (♂), 197 (♀), эупарал, МП.

Диагноз. По рисунку крыла вид похож на транспалеарктический вид *Ph. binaevella* (Hübner, 1813), также представленный на юге российского Дальнего Востока, и на евро-сибирский вид *Ph. maritima* (Tengström, 1848) [см. Lepiforum, 2008–2023a, 2008–2023b]. *Ph. subcretacella* отличается от первого вида обособленностью трёх точек, расположенных в поперечном ряду на базальной половине крыла перед серединой, а от второго – отсутствием ряда чёрных точек, параллельного внешнему краю в дистальной 5/6 части крыла. По гениталиям самца вид очень похож на евро-сибирский вид *Ph. maritima* и может быть отличим по более узкому ункусу, более широкому в основании саккулусу, а также по юксте с более широкими выростами на заднем крае (рис. 2 А). От *Ph. binaevella* обнаруженный вид надёжно отличается более коротким округлым кукуллусом (около 3/5 от общей длины вальвы) в гениталиях самца, тогда как у близкого вида кукуллус прямоугольный и составляет более 4/5 общей длины вальвы. От обоих упомянутых видов *Ph. subcretacella* отличается по гениталиям самки, у которой шиповатые округлые вентральный и дорсальный сигнумы сближены в латеральной области и почти кольцевидно охватывают дистальную половину копулятивной сумки (рис. 2 В), тогда как у сравниваемых видов они разделены на две хорошо обособленные части.

Распространение. Россия (Амурская обл., Еврейская АО, юг Хабаровского края,

юг Приморского края, Сахалин, Южные Курильские о-ва (о. Кунашир)) [Кирпичникова, Яманака, 1999; Дубатолов, Стрельцов, 2010; Стрельцов, Дубатолов, Долгих, 2012; Стрельцов, 2016; Синёв, Стрельцов, 2019], Южная Корея [Paek, Choi, Bae, 1999], Япония (о-ва Хоккайдо, Хонсю, Идзу, Сикоку, Кюсю, Цусима, Якусима) [Yamanaki, Sasaki, 2013].

Кормовые растения. На юге российского Дальнего Востока гусеницы питаются на соцветиях амброзии полыннолистной (данные авторов); в Японии – развиваются на пепельнике Комарова (*Tephroseris kirilowii* (Turcz. ex DC.) Holub) [Yamanaki, Sasaki, 2013].

Результаты наблюдений. На территории Приморского края гусеницы *Ph. subcretacella* старших возрастов были обнаружены в первой декаде августа питающимися на амброзии полыннолистной в комке, образованном из соцветий и присоединённых к ним шелковинными нитями окружающих листьев (рис. 3А). Незадолго до оккулирования гусеницы подгрызали стебель с образованным комком на вершине и тем самым усушивали его к концу своего развития. Гусеницы последнего возраста имели тёмную коричневато-красную окраску тела, чёрные головную капсулу и переднегрудной щит (рис. 4А). Оккулирование

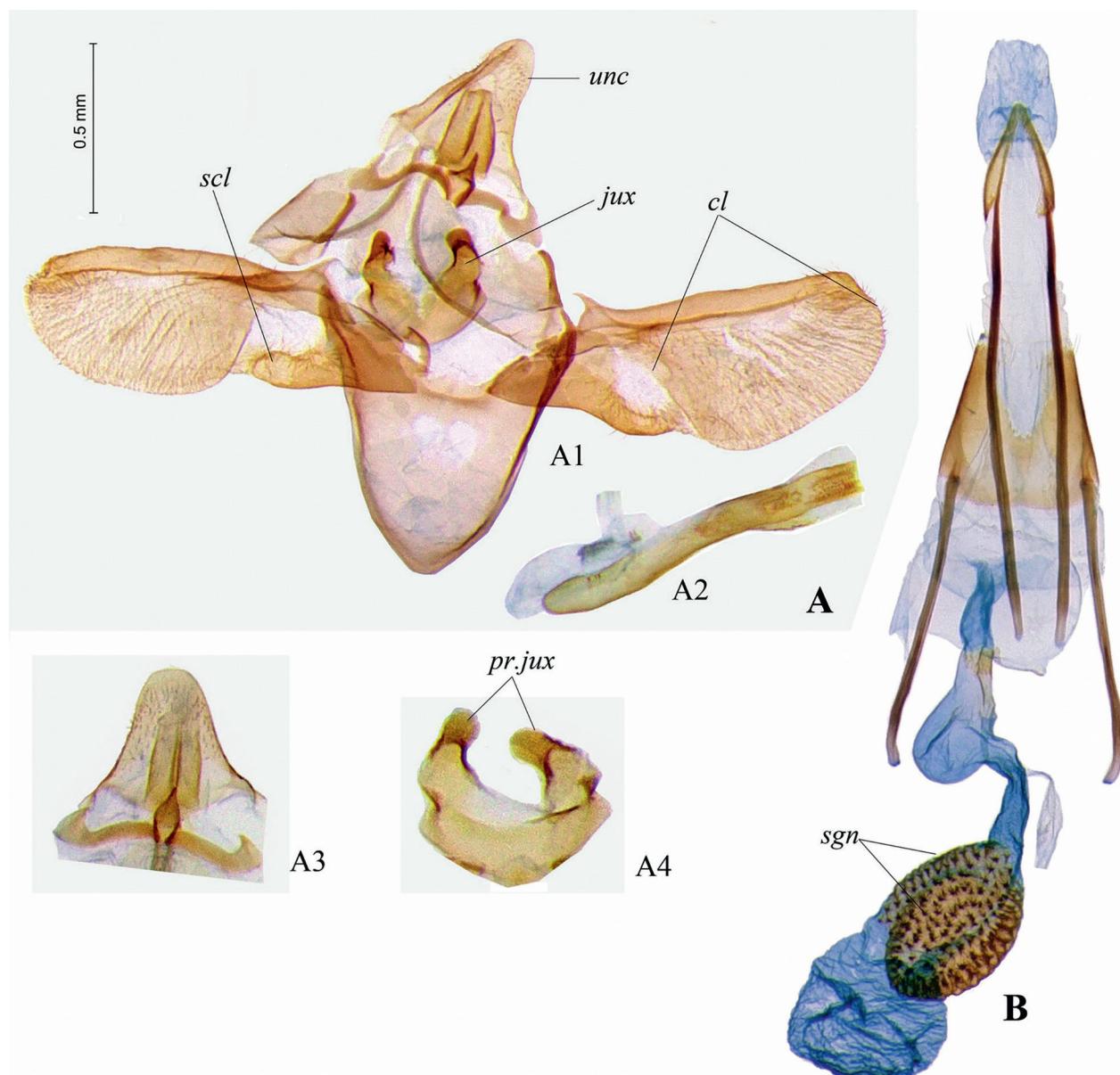


Рис. 2. *Phycitodes subcretacella*, гениталии: А – гениталии самца (A1 – вид с вентральной стороны, A2 – эдеагус, вид сбоку, A3 – ункус, вид с вентральной стороны); В – гениталии самки, вид с вентральной стороны. Обозначения: *cl* – кукуллус, *jux* – юкста, *pr:jux* – выросты юксты, *scl* – саккулус, *sgn* – сигны (фото М.Г. Пономаренко).

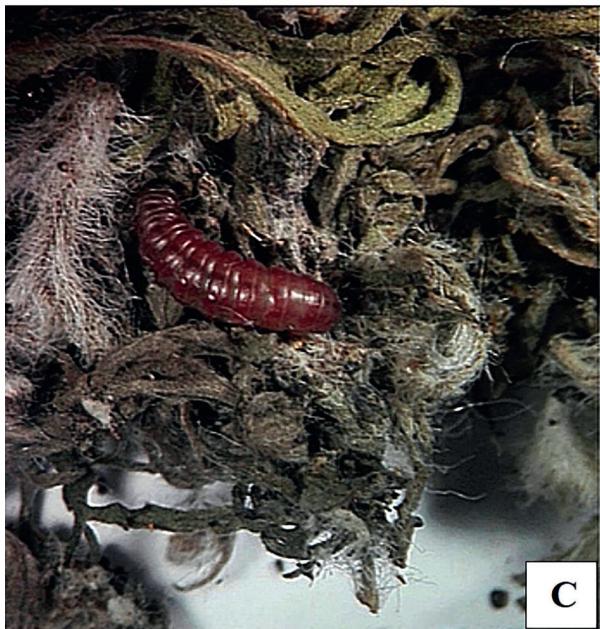
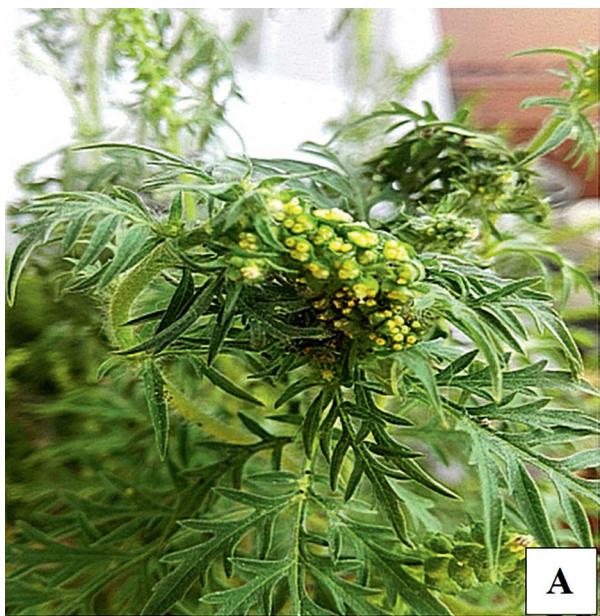


Рис. 3. Повреждение амброзии полыннолистной гусеницами и стадии развития *Ph. subcretacella*: А – повреждённые апикальные части побегов в период цветения; В – комок из заплётённых листьев; С – гусеница последнего возраста перед окукливанием в засохшем комке из листьев и остатков соцветий; Д – имаго *Ph. subcretacella*, самец (фото С.К. Малышевой, ред. М.В. Маслова).



A

B

2 mm

Рис. 4. Преимагинальные стадии *Ph. subcretacella*: А – гусеница последнего возраста перед окукливанием; В – куколка в шелковистом коконе (фото С.К. Малышевой, ред. М.В. Маслова).

происходило в подсохшем комке (рис. 3В, С), в котором куколка находилась в шелковистом коконе (рис. 4В). Развитие куколки длилось 10–12 дней. Наблюдения осуществлялись со времени обнаружения гусениц 06–12 августа до выхода имаго 20–25 августа. Следует отметить, что в период развития гусеницы предпочитали питаться преимущественно генеративными органами кормового растения.

Обсуждение

В зарубежной и отечественной литературе питание и развитие гусениц *Ph. subcretacella* на *A. artemisiifolia* ранее не отмечалось. В отечественных литературных источниках в качестве кормового растения обнаруженного вида огнёвки-фицитины указывался крестовник без видовой идентификации растения (*Senecio sp.*) [Кирпичникова, Яманака, 1999; Кирпичникова, 2009]. В настоящее время из этого большого ботанического рода выделен ряд самостоятельных таксонов родового ранга, в том числе и род пепельник (*Tephroseris* (Rchb.) Rchb.), имеющий распространение в Евразии, Северной и Центральной Америке. В этот ботанический род включают вид пепельник Кирилова (*Tephroseris kirilowii* (Turcz. ex DC.) Holub), широко распространённый в Восточной Азии и указывающийся в качестве кормового растения для *Ph. subcretacella* в Японии [Yamanaki, Sasaki, 2013]. Сроки лёта имаго с мая по сентябрь, указанные для Японии, предполагают наличие нескольких поколений. Жизненный цикл *Ph. subcretacella* на территории российского Дальнего Востока пока детально не изучен, соответственно, неизвестно и количество генераций в году у этого вида. При наличии двух поколений у *Ph. subcretacella* гусеницы первого поколения могут питаться, как в Японии, на пепельнике Кирилова, который цветёт на территории российского Дальнего Востока в более ранние сроки – в мае-июне, а второго поколения, в августе – на *A. artemisiifolia*. С другой стороны, *Ph. subcretacella* – тепло-любивый вид, большая часть ареала которого расположена значительно южнее, охватывая субтропические острова Японии. Поэтому не исключено, что на российском Дальнем Востоке вид развивается в одном поколении, как

у многих представителей более южной субтропической фауны, и его гусеницы могли освоить *A. artemisiifolia*, растение с крупными соцветиями, массово цветущее во второй половине лета, в качестве широкодоступного кормового ресурса.

Заключение

Таким образом, одновременно с расселением *A. artemisiifolia* на юге Дальнего Востока России (Приморский край) наблюдается расширение спектра видов насекомых-фитофагов, использующих это растение как кормовое, и формирование трофических связей с этим инвазионным видом растения у аборигенной энтомофауны. Необходим дальнейший мониторинг *A. artemisiifolia* как потенциального кормового растения фитофагов различных таксономических групп в исследуемом регионе. Обнаруженный вид огнёвки-фицитины *Ph. subcretacella* следует рассматривать как нового фитофага амброзии полыннолистной, и его следует включить в список возможных биологических агентов для контроля численности амброзии *A. artemisiifolia*.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность М.М. Омелько и В.А. Кирпичниковой (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток) за консультации при выполнении работы.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 121031000120-9, 121031000151-3).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Аистова Е.В., Безбородов В.Г. Амброзиевый листоед (*Zygogramma suturalis*, Coleoptera, Chrysomelidae) на юге Дальнего Востока России (Приморский край): результаты интродукции // Зоологический журнал. 2015. Т. 93. № 8. С. 57–60.
- Аистова Е.В., Безбородов В.Г., Гуськова Е.В., Рогатных Д.Ю. Формирование трофических связей аборигенных видов жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) с *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в условиях Приморского края России // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 8. С. 960–966. doi: 10.7868/S0044513414060026.
- Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н. Новые находки огнёвок (Insecta, Lepidoptera, Pyraloidea) в Нижнем Приамурье // Амурский зоологический журнал. 2010. Т. 2. № 1. С. 1293–1296. doi: 10.7868/S0044513415110033.
- Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза // Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 30 ноября 2016 г. № 158 (с изменениями от 15 июля 2022 г.) (Электронный документ) // (<https://docs.cntd.ru/document/456047397/>). Режим доступа: для зарегистрированных пользователей. Проверено 24.01.2023.
- Есипенко Л.П. Сезонное развитие амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 1998. № 8. С. 87–92.
- Есипенко Л.П. Биологическое обоснование приёмов и средств снижения вредоносности и ограничения распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosieae, Asteraceae): Дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар: ФГБНУ ВНИИБЗР, 2018. 316 с.
- Кирпичникова В.А. Огнёвки (Lepidoptera, Pyraloidea: Pyralidae, Cramidae) фауны Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 519 с.
- Кирпичникова В.А., Яманака Х. Подсем. Phycitinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России / Отв. ред. В.С. Кононенко. Т. 5 Ручейники и Чешуекрылые. Часть 2. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 443–496.
- Ковалёв О.В., Тютюнов Ю.В., Ильина Л.П., Бердников С.В. Об эффективности интродукции американских насекомых-фитофагов амброзии (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на юге России // Энтомологическое обозрение. 2013. Вып. 92. № 2. С. 251–264.
- Кузнецов В.Н., Есипенко Л.П. Использование амброзиевого листоеда в биологическом подавлении амброзии полыннолистной в Приморском крае. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 17 с.
- Кузнецов В.Н., Стороженко С.Ю. Инвазии насекомых в наземные экосистемы Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 1. С. 12–18.
- Маркова Т.О., Канюкова Е.В., Маслов М.В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) с амброзией (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на юге Приморского края // Евразиатский энтомологический журнал. 2019. Т. 18. № 1. С. 16–20. doi:10.15298/euroasentj.18.1.03.
- Маркова Т.О., Маслов М.В. Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.) (Asteraceae) в питании клопов-краевиков (Heteroptera: Coreidae) на юге Приморского края // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2020. № 31. С. 165–173.
- Мищенко А.И. Насекомые – вредители сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Хабаровск: Книжное изд-во, 1957. 189 с.
- Недолужко В.А. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) в Приморском крае // Ботанический журнал. 1984. Т. 69. № 4. С. 527–529.
- Неїлик М.М., Цицюра Я.Г. Амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisiifolia* L.): систематика, біологія, адаптивний потенціал та стратегія контролю. Монографія. Вінницький національний аграрний університет. Вінниця: ТОВ «Друк плюс», 2020. 700 с.
- Нечаева Т.И. Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. 1984. Вып. 31. С 46–88.
- Синёв С.Ю., Стрельцов А.Н. Семейство Crambidae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.: Зоологический институт РАН, 2019. С. 178–196.
- Стрельцов А.Н. Надсем. Pyraloidea – Огнёвкообразные // В кн.: Анnotatedный каталог насекомых Дальнего Востока России / Отв. ред. Е.А. Беляев. Т. 2. Lepidoptera – Чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 265–308.
- Стрельцов А.Н., Дубатолов В.В., Долгих А.М. Новые находки огнёвкообразных чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera, Pyraloidea) в Большехехцирском заповеднике (окрестности Хабаровска) // Амурский зоологический журнал. 2012. Т. 4. № 2. С. 164–176.
- Федина Л.А. Новые виды сосудистых растений Уссурийского заповедника // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 5. С. 729–731.
- Aistova E.V., Bezborodov V.G., Markova T.O., Maslov M.V., Fedina L.A. The formation of the consortia relations of *Molipteryx fuliginosa* (Uhler, 1860) (Hemiptera, Coreidae) with *Ambrosia artemisiifolia* in the Primorskii Krai of Russia // Ecologica Montenegrina. 2019. Vol. 21. P. 90–99. doi: 10.6084/m9.figshare.9917987.
- Iamónico D. *Ambrosia artemisiifolia* (common ragweed) // Centre for Agriculture and Bioscience International: CABI Compendium. 2023 (Электронный ресурс) // (<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.4691#REF-DDB-181892>). Visited on March 23, 2023. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.4691>
- Lepiforum e.V. (ed.). *Phycitodes binaevella* (Hübner, [1813]) // Lepiforum e.V. (ed.). Bestimmungshilfe für die in Europa nachgewiesenen Schmetterlingsarten. 2008–2023a // (https://lepiforum.org/wiki/page/Phycitodes_binaevella). Visited on January 19, 2023.
- Lepiforum e.V. (ed.). *Phycitodes maritima* (Tengström, 1848) // Lepiforum e.V. (ed.). Bestimmungshilfe für die in Europa nachgewiesenen Schmetterlingsarten. 2008–2023b // (https://lepiforum.org/wiki/page/Phycitodes_maritima). Visited on January 19, 2023.
- Maceljski M., Igrc J. The phytophagous insect fauna of *Ambrosia artemisiifolia* in Yugoslavia // Proceedings of the VII International Symposium on 638 Biological

- Control of Weeds / Ed. E. Delfosse. Rome: Ministero dell'Agricoltura e delle Foreste, Italy, 1989. P. 639–643.
- Markova T.O., Kanyukova E.V., Maslov M.V. On the Ecology of the Shield Bug *Menida violacea* Motschulsky, 1861 (Heteroptera, Pentatomidae), Host of Parasitic Dipterans (Diptera, Tachinidae) in the South of Primorskii Territory (Russia) // Entomological Review. 2020a. Vol. 100. No. 4. P. 466–472. doi:10.1134/S0013873820040053.
- Markova T.O., Kanyukova E.V., Maslov M.V. Ecology of the Dock Bug *Coreus marginatus orientalis* (Kir.) (Heteroptera, Coreidae), a Host of Parasitic Dipterans (Diptera, Tachinidae), in the South of Primorskii Territory // Entomological Review. 2020b. Vol. 100. No. 5. P. 620–628. doi:10.1134/S0013873820050048.
- Markova T.O., Maslov M.V. New data on the insects (Orthoptera, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera) feeding on *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) in the South of the Russian Far East // Entomological Review. 2022. Vol. 102. No. 4. P. 446–457. doi:10.1134/S0013873822040030.
- Markova T.O., Maslov M.V., Kanyukova E.V. Dynamics of the distribution of *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) in the Russian Far East // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. No. 3. P. 289–298. doi: 10.1134/S2075111721030103.
- McFadyen R., Sparks D. Biological Control of fireweed // In Proceedings of the 11th Australian Weeds Conference. Melbourne, Australia, 30 September – 3 October, 1996. P. 569–572.
- Paek M.-K., Choi H.-Y., Bae Y.-S. Taxonomic notes of tribe Phycitini (Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae) from Korea (II) // The Korean Journal of Systematic Zoology. 1999. Vol. 15. No. 1. P. 119–131.
- Robinson, G.S. The preparation of slides of Lepidoptera genitalia with special reference to the Microlepidoptera // Entomologist's Gazette. 1976. Vol. 27. P. 127–132.
- Schmitz G. The phytophagous insect fauna of *Tanacetum vulgare* L. (Asteraceae) in Central Europe // Contributions to Entomology. 1998. Vol. 48. No. 1. P. 219–235. doi: 10.21248/contrib.entomol.48.1.219-235.
- Yamanaki H., Sasaki A. Phycitini and Anerastiini // Nasu Y., Hiriwatari T., Kishida Y. (eds). The Standart of Moths in Japan. 2013. Vol. 4. P. 335–368.

PHYCITODES SUBCRETACELLA (RAGONOT) (LEPIDOPTERA: PYRALIDAE: PHYCITINAE) – A NEW PHYTOPHAGE OF THE QUARANTINE SPECIES *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. IN THE SOUTH OF THE FAR EAST OF RUSSIA

© 2023 Malysheva S.K.*, Markova T.O.**, Maslov M.V.***, Ponomarenko M.G.****

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russia
e-mail: *malyshveta@rambler.ru; **martania@mail.ru; ***nippn_mvm@mail.ru; ****margp@biosoil.ru

In Primorsky Krai, on the invasive naturalized species of ragweed (Asteraceae: *Ambrosia artemisiifolia* L.), the species *Phycitodes subcretacella* (Ragonot, 1901) was found for the first time. The ragweed is recorded as a host plant for moth *Ph. subcretacella* for the first time, and this fact broadens the list of phytophages of this weed plant. New data on the biology of *Ph. subcretacella* are given and photographs of the genitalia of both sexes with indication of diagnostic characters are shown for the first time, which make it possible to distinguish the species from related taxa. It has been established that the larvae of *Ph. subcretacella* damage the apical parts of the stems on which the generative organs of the plant are located that can significantly reduce the reproductive potential of ragweed.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, *Phycitodes subcretacella*, Pyralidae, Phycitinae, new host plant, phytophage, Primorsky Krai.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *CERAEA NEMORALIS* (LINNAEUS, 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA: HELICIDAE) В ДОНБАССЕ И ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВЫЯВЛЕННОЙ КОЛОННИ

© 2023 Мартынов В.В.*, Никулина Т.В.**

Государственное бюджетное учреждение «Донецкий ботанический сад», Донецк, 283059, Россия
e-mail: *aphodius65@mail.ru, **nikulinatanya@mail.ru

Поступила в редакцию 22.02.2023. После доработки 02.05.2023. Принята к публикации 28.05.2023

Описан фенетический состав колонии *Ceraea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Helicidae), выявленной в зоне сплошной многоэтажной застройки центральной части Донецка в 2022 г. Площадь колонии составляет 2.5 га, численность достигает 15 экз/м², возраст – не менее 10 лет. В колонии отчётливо доминировали особи с розовым типом фоновой окраски (81.5%) и одной центральной полосой у 64.7% жёлтоокрашенных и 76.8% розовоокрашенных раковин. Отличительными особенностями донецкой колонии оказалось отсутствие бесполосых раковин и раковин с редуцированными 1, 2, 4 и 5-й полосами. Для пятиполосых раковин прослеживается тенденция к доминированию фенотипов со слившимися полосами, относительная частота которых составляет 69.7%. Доминируют морфы с типами слияния полос F(45) – 13.2% и F(23) – 12.8%. Колония характеризуется относительно высокой степенью полиморфизма ($\mu = 4.78 \pm 0.039$) и показателем доли редких морф ($h \pm Sh = 0.47 \pm 0.026$) и не демонстрирует сходства с доступными для метаанализа колониями Восточной Европы. Вероятно, *C. nemoralis* останется одним из элементов городской фауны, не проявляющим тенденции к экспансии в природные сообщества.

Ключевые слова: *Ceraea nemoralis*, дубравная улитка, Донбасс, фенетическая структура, полиморфизм, редкие морфы.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-115-123

Введение

Изучение адвентивных видов наземной малакофауны в Европе началось ещё в XIX в. и активно продолжается до настоящего времени. Некоторые моллюски-вселенцы быстро расширяют спектр заселяемых биотопов, вытесняя аборигенные виды, и становятся опасными вредителями сельского хозяйства или представляют угрозу как промежуточные хозяева паразитов домашних животных. Массовое проникновение чужеродных видов в центр Русской равнины уже на 37% увеличило видовое разнообразие фауны наземных моллюсков [Шиков, 2016].

Ceraea nemoralis (Linnaeus, 1758), или дубравная улитка – один из примерно 40 видов наземных моллюсков, которые расширяют свои естественные ареалы в Восточной Европе [Сон, 2009; Шиков, 2016; Гураль-Сверлова, Гураль, 2017, 2021; Balashov, Markova, 2021]. Этот вид относится к числу высокополиморфных представителей наземных брюхоногих

моллюсков (Mollusca: Gastropoda: Helicidae) и является одним из классических объектов генетических и фенетических исследований.

До середины XX в. *C. nemoralis* был широко распространён в Западной и Центральной Европе. На территории Германии восточная граница природного ареала вида проходит восточнее Эльбы, в некоторых местах доходя до Одера. Значительно дальше на восток природный ареал *C. nemoralis* может простираться только вдоль побережья Балтийского моря, о чём свидетельствуют немногочисленные находки в Эстонии, Латвии и Калининградской обл. России [Лихарев, Раммельмайер, 1952; Шилейко, 1978; Кантор, Сысоев, 2005; Гураль-Сверлова, Гураль, 2017]. Во второй половине XX в. по одному местонахождению вида были выявлены в Ленинградской (1977 г.) и Псковской (1980 г.) областях [Шиков, 2007]. Мнения специалистов по поводу данных находок разделились. Одни авторы рассматривают их как маргинальные попу-

ляции, сохранившиеся на краю природного ареала [Шиков, 2007], другие не исключают возможность инвазии вида в эту часть ареала [Wiktor, 2004].

В конце ХХ и начале XXI в. многочисленные местонахождения *C. nemoralis* были выявлены на территории Украины (Львовская, Ивано-Франковская, Тернопольская, Киевская, Ровенская, Хмельницкая, Волынская, Житомирская, Одесская, Днепропетровская, Харьковская области), в Беларуси (во всех административных областях) и большей части Европейской России (Брянская, Ивановская, Московская, Нижегородская, Псковская, Тульская, Тверская, Ленинградская области) [Egorov, 2018; Balashov, Markova, 2021; Gural-Sverlova et al., 2021]. Не вызывает сомнений тот факт, что многочисленные популяции *C. nemoralis*, выявленные на территории Украины, в Беларуси и ряде областей России, могли сформироваться только в результате антропохории [Gural-Sverlova et al., 2021].

В 2022 г. крупная колония *C. nemoralis* была обнаружена в центральной части г. Донецка. Это наиболее восточная находка дубравной улитки в степной зоне Европы. Целью нашей работы было изучение морфологических особенностей *C. nemoralis* в условиях степной зоны вдали от природного ареала.

Материал и методика

Материалом для написания данной статьи послужили личные сборы авторов. Собранные материалы хранятся в коллекции ГБУ «Донецкий ботанический сад».

Материал: г. Донецк, жилой квартал из сплошной пятиэтажной застройки на пересечении улиц Университетской и Артёма с проспектом Богдана Хмельницкого, 48°00'44.4" с. ш., 37°48'06.7" в. д., 17.05.2022, 368 полновозрелых особей. При описании окрасочного полиморфизма раковин учитывали их фоновый цвет – жёлтый (Y) или розовый (P), а также количество и характер взаимного расположения тёмных спиральных полос. Полосы записывали арабскими цифрами от 1-й до 5-й в порядке их расположения на последнем обороте раковины от шва до пупка [Clarke, 1960]. Отсутствие полосы обознача-

ли как «0», порядковые номера слившихся полос заключали в круглые скобки. Полосы считали слившимися, если они полностью или частично объединялись не менее чем за четверть оборота до устья раковины. Для статистического анализа фенетического разнообразия применяли формулы, предложенные Л.А. Животовским [Животовский, 1982]. Частоту встречаемости каждого фенотипа (p) рассчитывали по формуле:

$$p = \frac{N_p}{N} \times 100\%,$$

где N_p – число особей определённого фенотипа, N – число особей в выборке.

В качестве показателя фенетического разнообразия использовали среднее число фенотипов (μ) по формуле:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \sqrt{p_3} + \dots + \sqrt{p_m})^2,$$

где p_1, p_2, \dots, p_m – частоты морф, выраженные в долях от единицы; m – общее количество морф в выборке.

Для оценки структуры фенетического разнообразия рассчитывали показатель доли редких морф (h) по формуле:

$$h = 1 - \frac{\mu}{m}.$$

При попарном сравнении фенетической структуры выявленной колонии с выборками из других местонахождений Восточной Европы использовали показатель фенетического сходства популяций (r):

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m},$$

статистическую значимость которого определяли по критерию идентичности (I):

$$I = \frac{8N_1 N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p_0 + q_0}{4} \right),$$

где q_1, q_2, \dots, q_m – частоты соответствующих морф (в долях единицы) во второй выборке, p_0 – сумма частот морф в первой выборке, не представленных во второй выборке; q_0 – сумма частот во второй выборке, отсутствующих в первой. Величина I распределена примерно, как χ^2 с $m - 1$ степенями свободы, где m – количество морф.

В метаанализ включали данные, полученные другими авторами аналогичными методиками на выборках, содержащих более 200 раковин.

При количественном анализе фенетической структуры также оценивали частоту каждого из четырёх типов слияния полос (F): $F(12)$, $F(23)$, $F(34)$, $F(45)$. Под частотой типа слияния подразумевали суммарную частоту всех фенотипов, в которых имеется слияние соответствующих полос.

При характеристике степени натурализации и времени вселения (обнаружения) вида нами использовалась классификация, предложенная Е.В. Шиковым [Шиков, 2016].

Результаты и обсуждение

Крупная колония *C. nemoralis* была выявлена в зоне сплошной многоэтажной застройки центральной части Донецка. Основная масса моллюсков была собрана на заброшенной строительной площадке, заросшей сорной древесной растительностью, среди которой доминировали *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* L. Высокая численность колонии (до 15 экз/ m^2) и наличие большого количества пустых полуразрушенных раковин, с учётом продолжительности развития особей до 3 лет [Silvertown et al., 2011], не оставляют сомнений в относительно давнем проникновении вида на территорию города. Учитывая тот факт, что с 2013 г. возможности импорта в Донбасс резко сократились, вселение вида, вероятно, произошло до этого периода. Таким образом, возраст выявленной колонии составляет не менее 10 лет, и по времени вселения или времени обнаружения в Донбассе *C. nemoralis* относится к группе новейших адвентов.

Наиболее вероятно произошла случайная интродукция *C. nemoralis* в Донецк с крупномерным посадочным материалом декоративных растений, импортируемых в виде контейнерных культур с почвой. К участку, на котором обитает колония, примыкает здание бизнес-центра с озеленением из туи, можжевельника и декоративных широколистенных кустарников. Связь местонахождений *C. nemoralis* с участками, где проводилось озеленение с использованием декоративных растений, поступающих из западноевропейских питомников древесных культур, отмечена в Западной Украине [Gural-Sverlova et al., 2021] и Беларуси [Колесник, Круглова, 2016].

Колония обитает на площади не более 2.5 га и с трёх сторон ограничена дорогами с напряжённым автомобильным движением, с четвёртой – второстепенной внутридворовой дорогой и площадкой перед центральным входом в учебный корпус университета. В примыкающих парковых насаждениях, отделённых от выявленной колонии автомобильными дорогами, вид не обнаружен.

Несмотря на то, что такие крупные виды улиток, как *C. nemoralis*, способны активно перемещаться на несколько метров в день, грунтовые и, тем более, асфальтированные дороги являются для них труднопреодолимой преградой [Крамаренко, 2014], что и объясняет небольшую площадь выявленной нами колонии. Эффективность автодорог для ограничения миграционной активности дубравной улитки ярко демонстрируют фенетические исследования. Например, между двумя колониями *C. nemoralis* в Богородчанах (Ивано-Франковская обл.), разделённых широкой улицей с интенсивным автомобильным движением, наблюдалась достоверные различия в частотах основных групп морф [Гураль-Сверлова и др., 2020]. Колонии близкородственного вида *Ceraea hortensis* (O. F. Müller, 1774) во Львове, разделённые улицами шириной 5–10 м, также достоверно различаются по частоте встречаемости полосатых раковин [Сверлова и др., 2006].

Дубравная улитка характеризуется высокой фенетической изменчивостью как в пределах естественного, так и вторичного ареала [Gural-Sverlova et al., 2021]. Фоновый цвет раковины *C. nemoralis* определяется одним локусом с множественными аллелями, кодирующими диапазон окраски от бледно-жёлтого до тёмно-коричневого, образуя ряд кодоминирования: коричневый (B) > розовый (P) > жёлтый (Y). При этом локусы, контролирующие окраску раковины и наличие/отсутствие полос, сцеплены между собой, а состояние без полос доминирует над полосатым. Количество полос на раковине, их прерывистость, ширину и некоторые другие признаки определяют несцепленные локусы [Jones et al., 1977; Ożgo, Schilthuizen, 2012; Richards et al., 2013].

Фенетическую структуру каждой инвазионной популяции можно рассматривать как

результат микроэволюционного эксперимента, началом которого служит чаще всего не преднамеренная интродукция ограниченного количества особей [Сверлова, 2007]. При этом в первую очередь будет происходить утрата носителей наиболее редких фенотипов, особенно при инвазии не из нативной, а из вторичной части ареала. Несмотря на возможное случайное выпадение наследуемых признаков, связанное с переносом ограниченного количества особей за пределы природного ареала, в большинстве интродуцированных популяций *C. nemoralis* наблюдается достаточно высокая изменчивость окраски раковин, приводящая к уникальной комбинации признаков даже в колониях, обитающих в пределах одного населённого пункта [Колесник, Круглова, 2016; Муханов, Лисицын, 2017; Ковалевич, 2019; Balashov, Markova, 2021; Gural-Sverlova, Egorov, 2021; Gural-Sverlova et al., 2021].

Не является исключением и колония, выявленная в Донецке. Нами были рассчитаны и проанализированы частоты основных групп фенотипов (табл. 1, рис.) и различных вариантов слияния полос на пятитолосых раковинах, что позволяет сравнить её фенетическую структуру с интродуцированными колониями Восточной Европы.

Из трёх фоновых цветов, характерных для *C. nemoralis*, в зарегистрированной на территории Донецка колонии присутствуют жёлтый (Y) и розовый (P); фенотип с корич-

Таблица 1. Фенетический состав выборки *C. nemoralis* из Донецка

Формула фенотипа	Фоновый цвет раковины					
	Y (жёлтый)		P (розовый)		Всего по фенотипу	
	N	p, %	N	p, %	N	p, %
00300	44	64.7	229	76.8	273	74.6
12345	5	7.4	23	7.7	28	7.7
1(23)45	3	4.4	12	4.1	15	4.1
123(45)	5	7.4	5	1.7	10	2.7
(12)3(45)	2	2.9	6	2.0	8	2.2
1(23)(45)	3	4.4	7	2.3	10	2.7
(123)45	—	—	1	0.3	1	0.3
(123)(45)	6	8.8	12	4.1	18	4.9
(12345)	—	—	3	1.0	3	0.8
Всего по цвету раковины	68	100	298	100	366	100
$\mu \pm S_\mu$	4.99 ± 0.384		4.57 ± 0.022		4.78 ± 0.039	
$h \pm S_h$	0.29 ± 0.055		0.49 ± 0.028		0.47 ± 0.026	

невым фоновым цветом (B) выявлен не был. Следует отметить, что коричневый фоновый цвет является достаточно редким в природном ареале и спорадически встречается в интродуцированных колониях на территории Восточной Европы [Gural-Sverlova, Egorov, 2021]. Доминирующим типом фоновой окраски был розовый – 81.5%, доля жёлтого фенотипа в выборке составляла 18.5% (табл. 1).

По характеру расположения полос в выборке присутствуют 9 (из 15 теоретически возможных) фенотипов (рис.). Вне зависи-

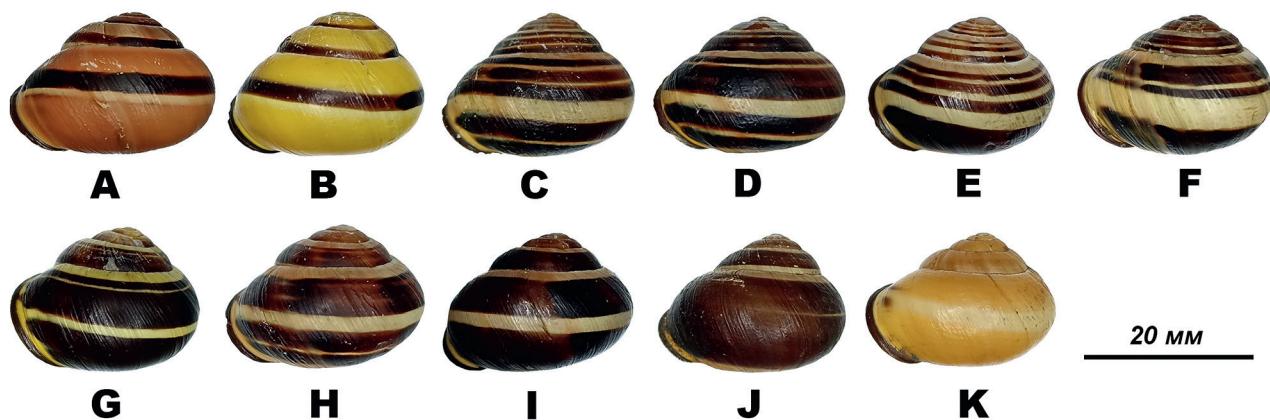


Рис. Окрасочный полиморфизм раковин *Ceraea nemoralis* в колонии, выявленной на территории Донецка: А, В – раковины с одной центральной полосой, фенотип 00300; С–J – пятитолосые раковины с различными вариантами слияния полос: С – фенотип 12345; D – фенотип 1(23)45; Е – фенотип 123(45); F – фенотип (12)3(45); G – фенотип 1(23)(45); H – фенотип (123)45; I – фенотип (123)(45); J – фенотип (12345); К – раковина с редуцированными полосами, сохранившимися в виде небольших пятен возле отворота устья.

Таблица 2. Фенетический состав *Ceraea nemoralis* из местонахождений Восточной Европы

Регион	N	Y-0	Y-1	Y-3	Y-5	P-0	P-1	P-3	P-5	B-0	B-b
Украина, Ивано-Франковская обл., Бородчаны	454	—	3/0.7	—	87/19.1	163/35.9	5/1.1	—	196/43.2	—	—
Украина, Львовская обл., Львов	2986	52/1.7	570/19.2	129/4.3	437/14.7	1103/36.9	328/11.0	97/3.2	237/7.9	33/1.1	—
Украина, Тернопольская обл., Чортков	224	3/1.4	6/2.8	34/15.1	28/12.5	2/0.9	5/2.2	77/34.3	69/30.8	—	—
Беларусь, Брест	2533	147/5.8	172/6.8	264/10.4	765/30.2	458/18.1	84/3.3	180/7.1	463/18.3	—	—
Беларусь, Гродно	297	2/0.7	22/7.4	1/0.3	115/38.8	1/0.3	58/19.5	—	98/33.0	—	—
Беларусь, Минск	3028	405/13.4	732/24.2	541/1.8	500/16.5	104/3.4	810/26.8	68/2.2	188/6.2	166/5.4	1/0.1
Беларусь, Бобруйск	280	—	14/5.0	6/2.2	28/10.0	85/30.3	79/28.2	13/4.7	40/14.2	15/5.4	—
Россия, Москва	498	12/2.4	95/19.1	—	97/19.4	80/16.1	88/17.7	1/0.2	112/22.5	13/2.6	—
Россия, Донецк	366	—	44/12.0	—	24/6.5	—	229/62.6	—	69/18.9	—	—

Примечание: B-0 – коричневые бесполосые, B-b – коричневые полосатые (все типы), P-1 – розовые бесполосые, P-3 – розовые с трёх нижними полосами, P-5 – розовые пятиполосые, Y-0 – жёлтые бесполосые, Y-1 – жёлтые с центральной полосой, Y-3 – жёлтые с трёх нижними полосами, Y-5 – жёлтые пятиполосые [Островский, Прокофьев, 2017; Круглова, 2018; Гураль-Сверлова и др., 2020; Balashov, Markova, 2021; Гураль-Сверлова, Лижечка, 2021; Gural-Sverlova, Egorov, 2021].

ности от фонового цвета раковины в колонии доминируют особи с одной центральной полосой (фенотип 00300) – 74.6% (табл. 1, рис. А, В). Сходный фенетический состав отмечен в Минске [Колесник, Круглова, 2016] (табл. 2).

Две раковины отличались редукцией тёмных полос, сохранившихся в виде небольших пятен возле отворота устья (рис. К).

Характерной особенностью выявленной колонии оказалось полное отсутствие бесполосых раковин, составляющих существенную долю в колониях из Львова (36.9%) и Бобруйска (30.3%) (табл. 2).

Ещё одной своеобразной чертой доцентской колонии *C. nemoralis* является отсутствие фенотипов с редуцированными первой (02345), второй (10345), четвёртой (12305) и пятой (12340) полосами (табл. 1), а также трёхполосых раковин (00345), составляющих значительную долю в популяциях Западной Украины и Беларуси (табл. 2) [Островский, Прокофьев, 2017; Круглова, 2018; Гураль-Сверлова и др., 2020; Gural-Sverlova et al., 2021; Gural-Sverlova, Egorov, 2021].

Для пятиполосых раковин чётко намечается тенденция к слиянию полос: доля раковин с раздельными полосами составляет 7.7% (или 30.3% от всех пятиполосых раковин) (рис. С), со слившимися – 17.7% (69.7% от пятиполосых раковин) (рис. D–J). Подобная закономерность фенетической структуры городских популяций *C. nemoralis* и *C. hortensis* отмечена ранее немецкими исследователями, которые не дали интерпретации выявленной закономерности [Schilder, Schilder, 1957]. В целом увеличение частоты фенотипов со слившимися полосами и связанное с ним большее фенетическое разнообразие городских популяций цепей объясняют большей физиологической или биохимической резистентностью таких морф к антропогенному загрязнению [Крамаренко, 2003; Сверлова и др., 2006].

В исследованной выборке доминируют морфы с типами слияния полос F(45) – 13.2% и F(23) – 12.8%; тип слияния F(12) отмечен на 8.2% раковин. Наиболее редким оказался тип слияния F(34) – 0.8%, что в целом свойственно видам рода *Ceraea* Held, 1837 [Сверлова и др., 2006].

Выявленная нами колония обладает достаточно высокой степенью полиморфизма ($\mu = 4.78 \pm 0.039$), что во многом определяется вкладом фенотипов со слившимися в различных комбинациях полосами. Относительно высокий показатель доли редких морф ($h \pm S_h = 0.47 \pm 0.026$) указывает на выраженную неравномерность их количественного распределения.

В целом, характеризуя фенетический состав колонии *C. nemoralis* из Донецка, следует отметить его уникальность и отсутствие однозначного сходства с доступными для метаанализа колониями Восточной Европы (табл. 2).

При попарном сравнении фенетической структуры донецкой колонии с выборками из других местонахождений в Беларуси, Украине и России, было установлено, что она достоверно отличается от всех анализируемых выборок по критерию идентичности (I), значения которого существенно превышают табличные величины χ^2 при $p = 0,001$. В наибольшей степени донецкая колония сходна с колониями из Гродно и Минска (табл. 3).

В интродуцированных популяциях вначале, как правило, ведущую роль играет эффект

Таблица 3. Показатели сходства и критерии идентичности выборки *Ceraea nemoralis* из Донецка и местонахождений Восточной Европы

	r±S	I
Украина, Ивано-Франковская обл., Бородчаны	0.475±0.0529	705.18
Украина, Львовская обл., Львов	0.637±0.0202	639.03
Украина, Тернопольская обл., Чертов	0.506±0.0274	405.75
Беларусь, Брест	0.661±0.0197	602.49
Беларусь, Гродно	0.851±0.0202	191.50
Беларусь, Минск	0.795±0.0158	363.10
Беларусь, Бобруйск	0.753±0.0174	177.67
Россия, Москва	0.470±0.0894	805.02

основателя, но в дальнейшем всё большее значение приобретает селективное влияние естественного отбора. Поэтому такие популяции, часто живущие в условиях экологического стресса, могут дать прекрасный материал для изучения экогенетики вида. Исследованиями ряда авторов установлено влияние на фенотипическую изменчивость целого комплекса факторов, таких как климатические условия, визуальная селекция хищниками, действие эффекта основателя с последующим дрейфом генов [Ożgo, 2005; Silvertown et al., 2011].

Установлено, что более светлые фенотипы отличаются большей устойчивостью к экстремально высоким или низким температурам, а также к резким колебаниям температуры окружающей среды [Sverlova, 2004]. В условиях более континентального климата степной зоны такие морфы должны получать селективное преимущество. В то же время существуют различные пути приспособления к одному и тому же типу среды обитания в зависимости от исходных генофондов [Ożgo, 2005]. Для моллюсков рода *Ceraea* характерно увеличение доли тёмных фенотипов в урбанизированных биотопах [Сверлова и др., 2006]. В целом для Европы отмечено снижение доли раковин с жёлтой окраской (т.е. с самым высоким альбедо) с юга на север, что связано с климатом, в частности с температурой, а также со средой обитания, увеличивающейся от лесных массивов до песчаных дюн [Ożgo, 2005; Silvertown et al., 2011].

В колонии, выявленной в Донецке, характерно доминирование фенотипов не с жёлтой (18.5%), а с розовой фоновой окраской (81.5%), что может быть проявлением эффекта основателя (табл. 1). При этом эффект «осветления» раковин достигается за счёт редукции тёмных полос: особи с одной срединной полосой доминируют как среди жёлто- (64.7%), так и розовоокрашенных (76.8%) раковин (табл. 1, рис. А, В).

Среди хищников, оказывающих селективное воздействие на *C. nemoralis* в Западной Европе, в ряде литературных источников указаны певчий дрозд *Turdus philomelos* (C.L. Brehm, 1831) (= *Turdus ericetorum* Turton, 1807) и чёрный дрозд (*Turdus merula* Linnaeus, 1758) [Jones et al., 1977; Ożgo, 2005]. В ус-

ловиях Донецка данные виды не обитают в зоне сплошной застройки центральной части города, но обычны в крупных парках. Кроме того, раковин с характерными повреждениями и самих птиц в районе колонии мы не наблюдали. Отсутствие давления дроздов на городские колонии дубравной улитки отмечено в юго-восточной Польше [Ożgo, 2005]. Незначительное влияние птиц на итродуцированные популяции цепей зарегистрировано во Львове [Сверлова и др., 2006].

Риски проникновения *C. nemoralis* в природные сообщества Донбасса следует признать минимальными не только по причине ограниченных миграционных возможностей моллюсков в урбанизированной среде, но и в связи с климатическими особенностями региона. В целом вид не демонстрирует тенденции к экспансии в природные сообщества в условиях вторичного ареала. Например, наблюдения в Берлингтоне (США, Нью-Джерси) показали, что вид, завезённый ещё в 1857 г. и сформировавший к концу XIX в. колонии с высокой численностью, за 157 лет не распространился за пределы города, сохранившись в виде немногочисленных изолированных колоний [Örstan, Cameron, 2015]. В юго-восточной Польше, где *C. nemoralis* впервые отмечен в 1870-х гг., моллюски встречается только в городской среде и населяют сады, огороды, кладбища, опушки и различные открытые местообитания с травянистой растительностью [Ożgo, 2005]. Таким образом, по степени натурализации *C. nemoralis* в Донбассе можно отнести к колонозоидам. Вероятно, данный вид останется одним из элементов городской фауны.

Заключение

Фенетический состав колонии *C. nemoralis* из Донецка не проявляет однозначного сходства с доступными для метаанализа колониями Восточной Европы. В ней присутствуют два типа фоновой окраски (розовый и жёлтый) и 9 вариантов взаимного расположения тёмных спиральных полос.

По времени вселения в Донбасс *C. nemoralis* относится к группе новейших адвентов, по степени натурализации – к колонозоидам, и вероятно, останется одним из

элементов городской фауны, не демонстрирующим тенденции к экспансии в природные сообщества.

Высокая численность и окрасочный полиморфизм выявленной колонии позволяет рассматривать её в качестве ценного объекта для изучения потенциальных адаптивных изменений фенетической структуры в будущем.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках темы НИР «Инвазии чужеродных организмов в антропогенные и природные экосистемы Донбасса: тенденции развития, экологические последствия, прогноз», Государственный регистрационный номер работы 0122D000027.

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

- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Расширение ареалов наземных моллюсков рода *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) на территории Украины // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 20–27.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Історія проникнення антропохорних видів молюсків на захід України // Наукові записки Державного природознавчого музею. 2021. Вип. 37. С. 161–172.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І., Савчук С.П. Нові находки *Seraea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) і фенетическа структура колоній этого вида на западі України // Ruthenica. 2020. Vol. 30. No. 2. P. 75–86.
- Гураль-Сверлова Н.В., Лижечка О.Ф. Перша знахідка лісової цепеї *Seraea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) у Тернопільській області та специфічність фенетичної структури виявленої колонії // Наукові записки Державного природознавчого музею. 2021. Вип. 37. С. 173–180.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 627 с.
- Ковалевич Н.Ф. Сезонная изменчивость меланизированной окраски раковины *Seraea nemoralis* L. из различных местообитаний г. Бреста // Проблемы

- устойчивого развития регионов Республики Беларусь и сопредельных стран. Сб. научн. статей VIII Международной научно-практической интернет-конференции (Могилёв, 15 марта – 15 апреля 2019 г.). Могилёв: МГУ имени А.А. Кулешова, 2019. С. 47–49.
- Колесник В.Г., Круглова О.Ю. Фенотипическая изменчивость в популяциях *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) из г. Минска и Минского района // Актуальные проблемы экологии. Сб. научн. статей по материалам XI Международной научно-практической конференции (Гродно, 5–7 октября 2016 г.). Гродно, 2016. С. 102–103.
- Крамаренко С.С. Активная и пассивная миграция наземных моллюсков: обзор // Ruthenica. 2014. Vol. 24. No. 1. С. 1–14.
- Крамаренко С.С. Географічна та хронологічна мінливість фенетичної структури популяцій наземного молюска *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) півдня України // III Новорічні біологічні читання. Збірник наукових праць. Вип. 3. Миколаїв: МДУ, 2003. С. 23–26.
- Круглова О.Ю. Сравнительный анализ фенофондов городских колоний *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata) // Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана. Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием (Вологда, 19–22 апреля 2018 г.). Вологда: Изд-во Вологодского гос. университета, 2018. С. 284–289.
- Лихарев И.М., Раммельмайер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 511 с. (Определители по фауне СССР. Вып. 43).
- Муханов А.В., Лисицын П.А. Новые данные о распространении двух чужеродных видов наземных моллюсков семейства Helicidae в европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 72–79.
- Островский А.М., Прокофьева К.В. Фенотипическая структура интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) в условиях городской среды обитания // Актуальные вопросы современной малакологии. Сб. научн. трудов Всерос. научной конф. с международным участием, посвящ. 100-летнему юбилею И.М. Лихарева и П.В. Матёкина (Белгород, 01–03 ноября 2017 г.). Белгород: ИД «Белгород» НИУ «БелГУ», 2017. С. 85–89.
- Сверлов Н.В. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* // Фальцфейнівські читання. Збірник наукових праць. Херсон: ПП Вышемирский, 2007. С. 287–292.
- Сверлов Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Fauna, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. Львов, 2006. 226 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–47.
- Шиков Е.В. Новые находки наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) на Русской равнине // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2007. № 6. С. 119–123.
- Шиков Е.В. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнини // Ruthenica. 2016. Vol. 26. No. 3–4. С. 153–164.
- Шилейко А.А. Fauna СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1978. 384 с.
- Balashov I., Markova A. The first records of an invasive land snail *Cepaea nemoralis* (Stylommatophora: Helicidae) in Central and Southern Ukraine // Ruthenica. 2021. Vol. 31. No. 3. P. 121–125.
- Clarke B.C. Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails // Heredity. 1960. Vol. 14. No. 3–4. 423–443.
- Egorov R. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia // Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft. 2018. Bd. 25. P. 79–102.
- Gural-Sverlova N.V., Egorov R.V. Shell colour and banding polymorphism in *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from the Moscow region // Ruthenica. 2021. Vol. 31. No. 1. P. 27–38.
- Gural-Sverlova N., Egorov R., Kruglova O., Kovalevich N., Gural R. Introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in Eastern Europe: spreading history and the shell colouration variability // Malacologica Bohemoslovaca. 2021. Vol. 20. P. 75–91.
- Jones J.S., Leith B.H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 1977. Vol. 8. P. 109–143.
- Örstan A., Cameron R. *Cepaea nemoralis* in Burlington, New Jersey, USA: its possible origin and state 157 years after its introduction // Journal of conchology. 2015. Vol. 42. No. 2. P. 193–198.
- Ożgo M. *Cepaea nemoralis* (L.) in Southeastern Poland: association of morph frequencies with habitat // Journal of Molluscan Studies. 2005. Vol. 71. Iss. 2. P. 93–103.
- Ożgo M., Schilthuizen M. Evolutionary change in *Cepaea nemoralis* shell colour over 43 years // Global Change Biology. 2012. Vol. 18. Iss. 1. P. 74–81. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02514.x>
- Richards P.M., Liu M.M., Lowe N. et al. RAD-Seq derived markers flank the shell colour and banding loci of the *Cepaea nemoralis* supergene // Molecular Ecology. 2013. Vol. 22. P. 3077–3089.
- Schilder F.A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. Jena: Gustav Fischer-Verlag, 1957. P. 93–206.
- Silvertown J., Cook L., Cameron R. et al. Citizen science reveals unexpected continental-scale evolutionary change in a model organism // PLoS ONE. 2011. Vol. 6. Iss. 4. e18927. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018927>
- Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymerismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malakologische Abhandlungen. 2004. Bd. 22. S. 131–145.
- Wiktor A. Ślimaki lądowe Polski. Olsztyn: Mantis, 2004. 302 p.

THE FIRST RECORD OF *CETAEA NEMORALIS* (LINNAEUS, 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA: HELICIDAE) IN THE DONBASS AND THE PHENETIC STRUCTURE OF THE FOUND COLONY

© 2023 Martynov V.V.*, Nikulina T.V.**

Donetsk Botanical Garden, Donetsk, 283059, Russia
e-mail: *aphodius65@mail.ru, **nikulinatanya@mail.ru

The phenetic composition of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Helicidae) colony found in an area of continuous high-rise buildings in the center of Donetsk in 2022 is described. The area of the colony is 2.5 ha, the number reaches 15 ind./m², the age is at least 10 years. Individuals with a pink ground colours (81.5%) and one central band in 64.7% of yellow-coloured and 76.8% of pink-coloured shells are clearly dominated. The absence of unbanded shells and shells with reduced 1, 2, 4 and 5 bands was a distinctive feature of the Donetsk colony. The trend of dominance of phenotypes with fused bands is traced for five-banded shells with the relative frequency of 69.7%. Morphs with fusion types of bands, namely F(45) – 13.2% and F(23) – 12.8% dominate. The colony is characterized by a relatively high degree of polymorphism ($\mu = 4.78 \pm 0.039$) and proportion of rare morphs ($h \pm Sh = 0.47 \pm 0.026$) showing no similarities with the colonies in Eastern Europe available for meta-analysis. *Cepaea nemoralis* is likely to remain one of the elements in the urban fauna, not showing any tendency to expand into natural ecosystems.

Keywords: *Cepaea nemoralis*, brown-lipped snail, Donbass, phenetic structure, polymorphism, rare morphs.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ДВУХ ВИДОВ КИТАЙСКОЙ БЕЗЗУБКИ (*SINANODONTA*) В РЕФТИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

© 2023 Павлюк Т.Е.^{a,*}, Третьякова А.С.^{b,**}, Ковалёв С.Ю.^{b,***},
Груданов Н.Ю.^{c,****}

^a Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов,
г. Екатеринбург, 620049, Россия

^b Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина,
г. Екатеринбург, 620003, Россия

^c Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, 620144, Россия
e-mail: *t.pavluk@mail.ru, **alyona.tretyakova@urfu.ru, ***sergey.kovalev@urfu.ru,
****nickolai.grudanoff@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.11.2022. После доработки 30.05.2023. Принята к публикации 03.06.2023

В настоящей работе приводятся данные о находке *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta* в искусственно прогретом участке Рефтинского водохранилища (Свердловская область, р. Рефт, бассейн р. Иртыш). Популяции *Sinanodonta* представлены инвазивными гаплотипами E3 (*S. woodiana*) и C3 (*S. lauta*). Популяции включают особей различных размерно-возрастных групп, что может косвенно свидетельствовать об успешной натурализации вида. В популяции *S. woodiana* более многочисленна группа старшевозрастных особей (более 10 лет) – 56%. В популяции *S. lauta* преобладают средневозрастные особи, доля которых составляет 48%. Нами не обнаружены экземпляры *Sinanodonta* моложе 1 года (длина раковины менее 25 мм) и малочисленны экземпляры 2–3 лет. На основе молекулярных данных, а также архивных записей по рыболовству мы предполагаем, что данная инвазия *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta* в Рефтинское водохранилище была ассоциирована с интродукцией промысловых рыб, привезённых в конце XX – начале XXI в. из волжских питомников.

Ключевые слова: биологические инвазии, китайские беззубки, митохондриальная ДНК, морфология, тепловое загрязнение, *Sinanodonta woodiana*, *Sinanodonta lauta*.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-124-134

Введение

Тепловое загрязнение водоёма может оказывать негативное воздействие на биоразнообразие аборигенной фауны. В то же время для теплолюбивых животных из других климатических зон в искусственно подогретой воде создаются подходящие условия для жизнедеятельности. Примером может служить расселение моллюска *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), имеющего нативный ареал в Азиатско-Тихоокеанском регионе [Soroka et al., 2014; Popa et al., 2015; Lopes-Lima et al., 2017]. Информация о встречаемости китайской беззубки постоянно расширяется, за последние 60 лет вид отмечен более, чем в 15 странах Европы, а также в Юго-Восточной Азии, Северной Америке и Карибском регионе [Bogan, Schilthuizen, 2004; Bogan et al., 2011; Bolotov et al., 2016; Kondakov et al.,

2018; Konečný et al., 2018; Beran, 2019; Dobler et al., 2022; GBIF..., 2022].

Вероятно, основной вектор инвазии *S. woodiana* в Европу связан с интродукцией восточноазиатских карповых рыб: *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1844) и *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844). В одном случае молодь азиатских карпов была завезена на рыбоводные заводы в Румынии из бассейна р. Янцзы в Китае в 1959 и 1962 гг. В другом – азиатские карпы были завезены в Венгрию из бассейна р. Амур в 1963–1965 гг. [Lajtner, Crnčan, 2011; Konečný et al., 2018]. Дополнительные возможности распространения обеспечиваются продажей моллюсков для выращивания искусственного жемчуга, культивирования аквариумистами и др. [Liu et al., 2014; Guarneri et al., 2014; Spyra et al., 2016; Dobler et al., 2022].

Вселение *S. woodiana* в водоём может привести к изменению среды обитания [McDowell, Sousa, 2019], а также к сокращению численности аборигенных видов в результате конкуренции. При этом конкуренция возможна как среди взрослых беззубок за пространство и пищу, так и между личиночными стадиями за рыбью-хозяина [Cappelletti et al., 2009; Poznańsk-Kakareko et al., 2021]. С другой стороны, по мнению некоторых специалистов, в искусственно подогреваемых водоёмах конкуренция исключена, так как *S. woodiana* предпочитает более высокую температуру воды, чем аборигенные беззубки [Kraszewski, Zdanowski, 2007].

Инвазия китайских беззубок в России впервые была обнаружена в Восточной Сибири на искусственно обогреваемом участке р. Енисей у городского пляжа г. Красноярск [Bespalaya et al., 2018]. Ю.В. Беспалой с соавторами [Bespalaya et al., 2018] было показано, что инвазивное сообщество *Sinanodonta* представляет собой пример симпатического сосуществования двух криптических видов – *S. woodiana* (Lea, 1834) и *S. lauta* (Martens, 1877). Затем популяции двух чужеродных видов беззубок были отмечены в р. Волга и в Западной Сибири в Беловском водохранилище (вдхр.) на р. Обь [Bolotov et al., 2020; Kondakov et al., 2020]. В настоящее время имеются не подтверждённые генетическими исследованиями сведения о находках китайских беззубок в г. Москве, в оз. Святое Шатурского района Московской обл., в водоёме с. Сарсак-Омга Республики Татарстан [GBIF..., 2022]. Показано, что расселение *Sinanodonta* в России связано с завозом рыбы, заражённой глохидиями, из Казахстана и дальнейшим её распространением рыболовственными предприятиями [Bolotov et al., 2020; Kondakov et al., 2020].

Цель настоящего исследования – привести сведения о находке *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta* на Среднем Урале в Рефтинском вдхр. (Свердловская обл.). Это новый локалитет китайских беззубок в пределах инвазивного ареала рода на территории Российской Федерации. Поскольку род *Sinanodonta* может быть представлен двумя криптическими видами *S. woodiana* и *S. lauta*, определение этих

видов без привлечения молекулярных методов идентификации становится проблематичным. В статье обсуждаются происхождение и морфологические особенности обнаруженных чужеродных популяций по сравнению с аналогичными находками в других регионах России.

Материал и методика

Сбор данных. Рефтинское вдхр. (Свердловская обл.) создано в 1968 г. на р. Рефт, на месте слияния рек Малый и Большой Рефт, относится к Обь-Иртышскому бассейну (рис. 1). На правом берегу водохранилища находится посёлок Рефтинский. По своему основному назначению водохранилище является источником технического водоснабжения и водоёмом-охладителем для Рефтинской ГРЭС. В настоящее время, как и большинство водохранилищ, оно имеет комплексное значение и используется для рыбохозяйственных, промышленных, рекреационных целей. Водохранилище имеет сложную форму. Приплотинная часть наиболее широкая: максимальная ширина 3.8 км, затем следует сужение, в месте слияния Большого и Малого Рефта ширина уменьшается до 1.6 км, далее водохранилище разделяется на два рукава, там, где его подпор распространяется по рекам Малый и Большой Рефт [Лугаськов, Воронин, 2019]. Температура воды Рефтинского вдхр. в период наибольшего прогрева превышает естественную в среднем на 4.3–4.8 °C. В зимний период средняя температура акватории водоёма составляет 12 °C [Любимова и др., 1989; Васильчикова и др., 1989].

Китайские беззубки были обнаружены в ходе обследования устья тёплого канала Рефтинского вдхр. В литоральной зоне на глубине 1.0–1.2 м в нескольких локациях был проведён сбор донных организмов с использованием гидробиологического сачка с укреплённой рамой размером 25×25 см. Всего было собрано 34 экземпляра живых особей *Sinanodonta*, которые помещались в ёмкости с водой и в живом виде были доставлены в лабораторию для дальнейшего анализа.

Исследование морфологического строения и определение возраста. В лабораторных условиях выполнены промеры раковин

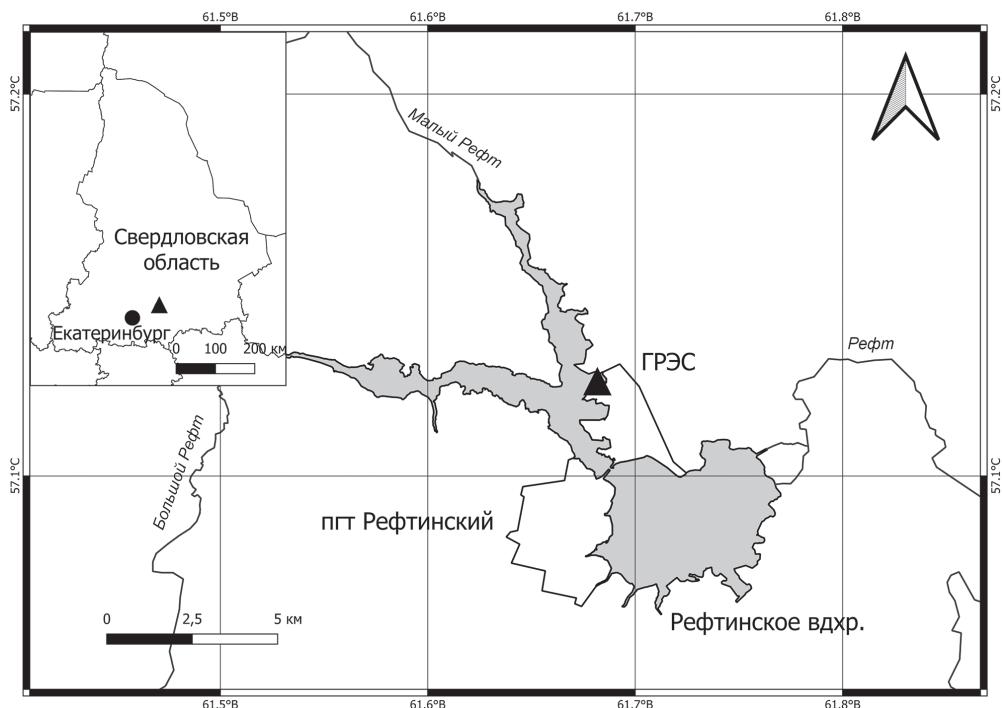


Рис. 1. Географическое положение района исследования (▲ – место отбора проб).

моллюсков (длина, толщина, высота) по общепринятой методике [Старобогатов и др., 2004] с использованием цифрового штангенциркуля, с точностью до 0.1 мм. По данным промеров были рассчитаны два морфологических индекса, широко используемые при определении двусторчатых моллюсков – индекс выпуклости раковины (SCI) и индекс вытянутости раковины (SEI).

$$SCI = \text{толщина} / \text{длина} \times 100$$

$$SEI = \text{высота} / \text{длина} \times 100$$

Для оценки возраста у каждой особи учитывали годовые кольца роста, которые просматривались как на поверхности раковины, так и в проходящем свете сквозь раковину [Шкорбатов, Старобогатов, 1990]. Следует отметить, что у китайских беззубок, обитающих в водоёме-охладителе, рисунок кольцевых линий роста нечёткий, линии либо расходятся, либо сливаются. Поэтому, для некоторых особей возраст указан в диапазоне, когда при подсчёте на разных створках и при осмотре раковин на просвет количество годовых линий роста различалось.

Результаты были проанализированы с помощью пакета программ статистической обработки данных PAST version 2.17c (February 2013) [Hammer et al., 2001]. Для определения наиболее возможного значимого статисти-

ческого решения при распределении моллюсков по группам, использовался кластерный анализ на основе метода корреляции 10 морфометрических признаков: длина (см), высота (см), ширина (см), масса (г), возраст (лет), объём (см^3), соотношение толщина/высота, соотношение масса/объём, индекс SEI и индекс SCI. Объединение групп происходило по признаку простой связи с расчётом уровня бутстреп поддержки узлов по 100 репликациям. При смене количества репликаций (до 1000) существенного изменения уровней поддержки узлов не происходило.

Установление видовой принадлежности. Для установления видовой принадлежности от каждого моллюска был собран участок ткани ноги (примерно 1 см^2), который фиксировался 96%-м этиловым спиртом. Геномную ДНК экстрагировали из консервированной в спирте ткани ноги каждого образца с использованием набора «РеалБест экстракция 100» (АО «Вектор-Бест», Россия), согласно протоколу производителя. Последовательности праймеров для амплификации фрагмента митохондриального гена COI LCO1490 и HCO2198 были взяты из работы [Folmer et al., 1994]. Смесь для ПЦР содержала приблизительно 100–200 нг ДНК, 10 пмоль каждого праймера, 200 ммоль каждого

dNTP, 5 мкл 5x-ПЦР-буфера (с 15 мМ MgCl₂), 1.0 ед. ДНК-полимеразы TaqF (ООО «Интерлабсервис», Россия) и H₂O, которую добавляли до конечного объёма 25 мкл.

ПЦР проводили на амплификаторе Veriti 60 Well Thermal Cycler (Applied Biosystem, USA). Условия амплификации соответствовали тем, что были использованы в работе [Bolotov et al., 2016]. Определение нуклеотидной последовательности фрагмента гена COI осуществляли в двух направлениях непосредственно на очищенных продуктах ПЦР с использованием набора реагентов PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1. на генетическом анализаторе DNA Analyzer 3500 (Applied Biosystem, USA).

Полученные последовательности проверяли с помощью редактора выравнивания последовательностей SeqScape Software v4 (Thermo Fisher Scientific, USA). Выравнивание последовательностей проводили в программе MEGA11 с использованием алгоритма MUSCLE [Tamura et al., 2021]. Все последовательности длиной 660 п. н. размещены в GenBank (NCBI, USA) под номерами доступа OP861439–OP861472. Филогенетический анализ и построение дендрограммы проводили NJ методом в программе MEGA11. Эволюционные дистанции были рассчитаны с использованием p-distance метода [Nei, Kumar, 2000].

Раковины моллюсков высушивались и протирались глицерином для снижения ломкости. Собранные образцы размещены для хранения в коллекции Музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург): 9 экземпляров *Sinanodonta woodiana* (№ 25289) и 25 экземпляров *Sinanodonta lauta* (№ 25290).

Результаты

Новым обнаруженным местонахождением *Sinanodonta* в России является Рефтинское вдхр., созданное на р. Рефт (Свердловская обл., Средний Урал). Это самое северное из известных местонахождений в России (57.12494° с. ш., 61.68216° в. д.) [Kondakov et al., 2020; GBIF..., 2022]. Китайские беззубки были найдены в устьевой части сбросного канала, в зоне выхода канала в водоём, обогреваемой

тёплыми водами и не покрывающейся льдом в зимний период (см. рис. 1). Моллюски были обнаружены на глубинах 1.0–1.2 м на песчаном грунте с наилком до 10–20 см и с вкраплениями крупных камней (до 50 см в диаметре).

Среди изученных 9 (26.5%) особей представители вида *S. woodiana*, остальные 25 (73.5%) особей – вида *S. lauta*. Между особями внутри вида нами не обнаружено генетической изменчивости. Сравнительный анализ с последовательностями фрагмента гена COI, размещёнными в GeneBank показал, что последовательности, принадлежащие *S. woodiana* идентичны последовательности KY978735 (Енисей, Красноярск), KJ125079 (Польша), MN594536 (Италия) и принадлежат гаплотипу Е3. Последовательности, принадлежащие *S. lauta* идентичны последовательностям KY561633 (Енисей, Красноярск) и принадлежат гаплотипу С3.

Таким образом, в Рефтинском вдхр. представлены два криптических вида *Sinanodonta*: *S. woodiana* и *S. lauta*. В месте обитания китайских беззубок не были отмечены виды аборигенной малакофауны (виды родов *Anodonta*, *Pseudanodonta* и *Unio*). Проведённые пробные сборы в литоральной зоне залива Рефтинского вдхр. с естественным термальным режимом подтвердили присутствие живых экземпляров *Anodonta*, *Pseudanodonta* и *Unio* при полном отсутствии раковин *Sinanodonta*. Например, нами обнаружены множественные створки раковин *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) в восточной части водохранилища.

Максимальный возраст живых изученных особей составлял 13–14 лет. Вероятно, инвазия и формирование популяции *Sinanodonta* в Рефтинском вдхр. (как минимум) начинается приблизительно в 2005–2006 гг. В то же время, на берегу водоёма обнаружены крупные пустые раковины, принадлежащие старшевозрастным особям *Sinanodonta* (приблизительный возраст обнаруженной пустой раковины составлял порядка 16 лет). Кроме того, имеются сведения, что в конце 1990-х гг. в водохранилище был завезён европейский сом из волжских питомников [Лугаськов, Воронин, 2019]. Это позволяет предположить более раннее появление *Sinanodonta* spp. в Рефтинском вдхр. – уже в конце XX в.

Таблица 1. Размеры и возраст (среднее значение \pm стандартная ошибка среднего) *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta* из чужеродных популяций России и Казахстана

Вид/река	N	Размеры раковинны (мм)			Индекс вытянутости раковины (SEI)	Индекс выпуклости раковины (SCI)	Возраст	Максимальный возраст	Год рождения самой старовозрастной <i>Sinanodonta</i> в выборке
		длина	высота	ширина					
<i>Sinanodonta woodiana</i>									
р. Волга	15	106.3 \pm 7.0	68.4 \pm 3.8	46.4 \pm 5.4	66.1 \pm 2.4	42.1 \pm 2.2	8.9 \pm 1.1	17	2002
р. Обь	8	116.3 \pm 10.8	73.8 \pm 7.7	40.5 \pm 4.1	63.0 \pm 1.3	34.7 \pm 0.9	6.5 \pm 0.4	8	2011
р. Енисей	3	129.2 \pm 9.9	75.5 \pm 5.2	44.5 \pm 4.4	58.6 \pm 0.8	34.3 \pm 1.1	10.3 \pm 1.3	13	2004
р. Или	10	155.9 \pm 8.1	99.6 \pm 4.5	54.6 \pm 2.8	64.2 \pm 1.1	35.2 \pm 1.3	7.6 \pm 0.8	10	2009
р. Рефт	9	137.2 \pm 3.7	83.3 \pm 1.9	48.2 \pm 1.4	61.9 \pm 3.5	35.0 \pm 1.6	9.9 \pm 2.8	14	2008
<i>Sinanodonta lauta</i>									
р. Волга	6	114.5 \pm 8.3	78.8 \pm 5.8	46.1 \pm 3.8	68.9 \pm 0.7	40.3 \pm 1.9	9.7 \pm 1.2	15	2004
р. Обь	12	124.1 \pm 9.3	78.1 \pm 5.4	42.4 \pm 3.5	63.8 \pm 2.2	34.0 \pm 0.9	7.3 \pm 0.7	12	2007
р. Енисей	4	128.3 \pm 1.9	75.8 \pm 1.4	41.8 \pm 0.5	59.1 \pm 1.0	32.6 \pm 0.8	11.0 \pm 0.8	13	2004
р. Или	20	116.7 \pm 7.7	76.1 \pm 4.1	44.2 \pm 2.5	66.4 \pm 1.2	38.4 \pm 0.9	5.4 \pm 0.5	9	2010
р. Рефт	25	104.2 \pm 3.8	66.6 \pm 2.1	34.6 \pm 1.3	65.9 \pm 3.9	33.0 \pm 2.9	6.9 \pm 3.2	14	2008

Примечание. Данные по размерам и возрасту популяций в реках Обь, Енисей, Или и Волга взяты по материалам А.В. Кондакова с соавторами [Kondakov et al., 2020].

У исследованных особей *S. woodiana* и *S. lauta* раковина неправильно ромбической формы, умеренно выпуклая, твёрдостенная, но хрупкая. Передний край суженный, закруглённый, задний – в виде закруглённого клюва. Спинной (верхний) край с передним и задним образует тупые углы. Нижний край выгнутый. Макушка не выступающая. Внешний рисунок раковин *S. woodiana* и *S. lauta* сходен: у молодых особей створки раковин (2–4 года) относительно прозрачные, с возрастом периостракум раковин приобретает бурый, тёмно-коричневый оттенок с зеленоватым отливом.

Морфометрический анализ раковин *S. lauta* из российских и казахстанских популяций [Kondakov et al., 2020] показал, что наибольшая средняя длина раковины отмечена в енисейской популяции, высота и толщина – в волжской популяции, а наименьшие средние значения анализируемых параметров зарегистрированы в популяции из Рефтинского вдхр. (табл. 1). Отметим, что максимальные и минимальные значения размеров раковины среди всех популяций *S. lauta* были определены у среднеуральских особей (см. табл. 1).

Для *S. woodiana* максимальные и наибольшие средние значения длины, высоты и толщины раковины отмечены в казахстанской популяции. При этом, по размерам среднеуральские *S. woodiana* не существенно уступают казахстанским. Минимальные и наименьшие средние размеры раковины зарегистрированы в волжской популяции (см. табл. 1).

В большинстве природных водоёмов у унионид в умеренном климате чётко определяется сезон покоя, зимнего анабиоза, когда рост раковины останавливается и сам моллюск замирает, закопавшись в ил. Это формирует ясные линии роста на раковине моллюсков. В случае же с *Sinanodonta* годовые кольца роста не имеют чётких линий. Вероятно, это связано с отсутствием периода анабиоза: зимой *Sinanodonta* могут мигрировать ближе к тёплым потокам воды у сбросных каналов генерирующих станций и продолжать

Таблица 2. Соотношение размерно-возрастных групп в популяциях *S. woodiana* и *S. lauta* в Рефтинском водохранилище

Возрастные группы по размерам раковины	Количество <i>S. lauta</i>		Количество <i>S. woodiana</i>	
	шт.	%	шт.	%
Маленькие (до 5 см)	2	8.0	0	0.0
Средние (до 10 см)	11	44.0	1	11.1
Большие (10–15 см)	7	28.0	3	33.3
Крупные, выше 15 см	5	20.0	5	55.6
Всего	25	100	9	100

активную жизнедеятельность. В связи с этим, линии роста на раковинах формируются без чёткой дифференциации по годам.

Сложность с определением возраста по годичным кольцам отмечена другими исследователями *Sinanodonta* [Afanasjev et al., 2001; Spyra et al., 2012; 2016]. В связи с этим предложено связывать возраст китайских беззубок с длиной раковины и анализировать возрастную структуру популяций по соотношению особей со сходными размерами раковины [Afanasjev et al., 2001; Spyra et al., 2012]. Например, по длине раковины беззубки распределены на четыре категории [Afanasjev et al., 2001]: маленькие (до 5 см), средние (до 10 см), большие (10–15 см) и крупные, выше 15 см (табл. 2). Согласно предложеному подходу, в популяции *S. lauta* в Рефтинском вдхр. представлены особи всех возрастных категорий, при этом около половины особей имеют средние размеры раковины и возраст 3–6 лет. В популяции *S.*

woodiana полностью отсутствуют маленькие двулетние особи, одна особь имеет раковину длиной 6.2 см и возраст 2–3 года. Наиболее многочисленны крупные особи, имеющие возраст старше 8 лет (см. табл. 2).

Анализ сходства раковин беззубок из Рефтинского вдхр. по морфологическим параметрам также убедительно показал, что возраст (а не видовая принадлежность) определяет сходство в строении раковин моллюсков. Кластерный анализ на основе коэффициента корреляции (рис. 2), с оценкой уровня бутстреп поддержки узлов (100 репликаций) однозначно продемонстрировал выделение трёх возрастных групп моллюсков, условно молодые, средневозрастные и старшевозрастные особи. При смене количества бут-репликаций (до 1000) существенного изменения уровней поддержки не происходит, первые две группы всегда выше 70, а третья группа выше 70 так и не поднимается.

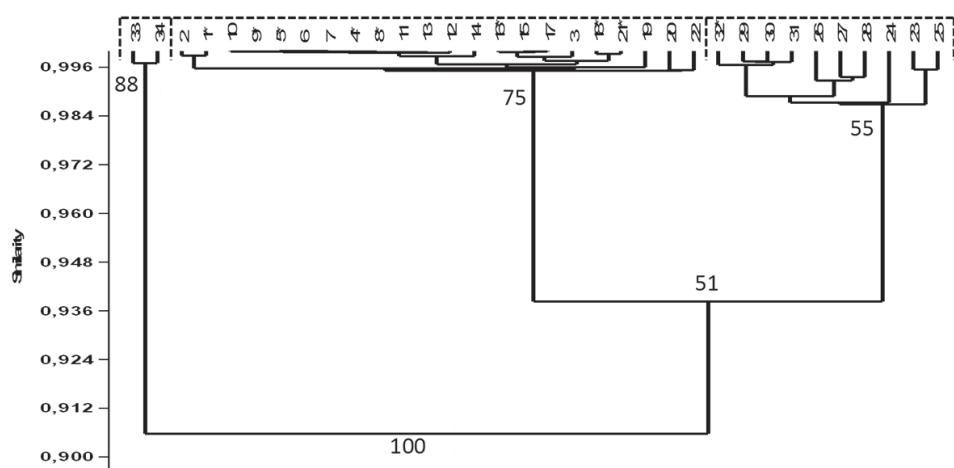


Рис. 2. Сходство морфометрических и возрастных характеристик моллюсков *S. woodiana* и *S. lauta* Рефтинского водохранилища (мера сходства – коэффициент корреляции, объединение – простая связь): слева направо пунктиром выделены возрастные кластеры: 2 года; 6–14 лет; 3–5 лет. Указано значение бутстреп поддержки узлов выше критического уровня (более 70) и в ключевых узлах (более 50) для 100 репликаций. На оси абсцисс указаны индивидуальные номера экземпляров *S. woodiana* (со звездочкой*) и *S. lauta* (простой номер).

Обсуждение

Нами охарактеризовано заселение китайскими беззубками участка Рефтинского вдхр., характеризующегося искусственно подогретой водой сбросного канала Рефтинской ГРЭС. В водохранилище совместно встречаются два криптических вида *S. woodiana* (9 особей) и *S. lauta* (25 особей), что подтверждает их сцепленное расселение [Kondakov et al., 2020].

Первые находки *S. woodiana* за пределами природного ареала были связаны с изменёнными человеком местообитаниями и искусственно подогретыми водоёмами [Konečný et al., 2018; Urbańska et al., 2021]. Это термофильный вид, населяющий водоёмы с температурой воды от 10 до 30 °C [Kraszewski, Zdanowski, 2007], и обнаружена положительная корреляция между среднегодовой температурой и его встречаемостью [Spyra et al., 2016]. На наш взгляд, дальнейшее расширение ареала *Sinanodonta* на Урале и в Западной Сибири возможно за счёт непреднамеренной интродукции в новые водоёмы с рыбопосадочным материалом, но оно ограничено участками, подверженными влиянию сброса тёплых вод с электростанций или других постоянных источников теплового загрязнения. За пределами прогреваемых зон водоёмов-охладителей расселение моллюсков ограничено неблагоприятными температурными условиями водотоков, поскольку в зимний период они промерзают (температура воды 0–2 °C) и на протяжении 5–6 месяцев покрыты льдом. В то же время, в литературе отмечена способность *S. woodiana* переживать зимы, когда температура воды опускается ниже 0 °C [Lajtner, Crnčan, 2011; Labecka, Domagala, 2018; Urbańska et al., 2021], и её популяции зарегистрированы в регионах с относительно продолжительной зимой (юг Швеции в 2005 г) [Konečný et al., 2018]. Напротив, *S. lauta* характеризуется большей холостойкостью в сравнении с *S. woodiana* и встречается в естественных условиях на юге Западной Сибири и на Дальнем Востоке [Bespalaya et al., 2018; Bolotov et al., 2020; Kondakov et al., 2020].

Основной способ инвазии *Sinanodonta* повсеместно вероятно связан с массовой

интродукцией молоди азиатских карповых рыб [Bogan et al., 2011; Konečný et al., 2018; Kondakov et al., 2020; и др.]. Вероятно, инвазия двух криптических видов *Sinanodonta* в Рефтинское вдхр. произошла в конце XX в. и также связана с его рыбохозяйственным использованием. В современном составе ихтиофауны водохранилища представлены азиатские карповые и другие виды-вселенцы, привезённые в конце 1990-х гг. из волжских питомников [Лугаськов, Воронин, 2019].

В исследованном местообитании отсутствовали нативные двустворчатые моллюски – перловицы и беззубки. Аналогичная ситуация с полным отсутствием местной малакофауны показана для Беловского вдхр. [Kondakov et al., 2020]. Наши данные не позволяют однозначно сделать вывод о вытеснении китайской беззубкой аборигенных видов. В условиях неподогретых вод китайские беззубки могут сосуществовать с местной малакофауной, которая, как правило, сохраняется и может составлять до 60–80% от общего количества выловленных моллюсков [Spyra et al., 2012; Szlauer-Lukaszewska et al., 2017; Kondakov et al., 2020; Dobler et al., 2022]. Возможно, отсутствие аборигенных видов в пробах из Рефтинского вдхр. связано с повышенной температурой воды как неблагоприятным фактором для их существования. Отношения между аборигенными и чужеродными видами моллюсков нуждаются в более детальном изучении.

Продолжительность жизни *S. lauta* и *S. woodiana* оценивается в 13–14 лет, и максимальная длина раковины составила 180.5 мм и 177.6 мм, соответственно. В популяции *S. lauta* самая многочисленная группа, особи 2–5 лет, составляет 48%. Группы средневозрастных особей 6–10 лет и старшевозрастных особей 11–14 лет представлены примерно в равном количестве – 7 особей (28%) и 6 особей (24%), соответственно. В популяции *S. woodiana* более многочисленна группа старшевозрастных особей – 5 особей, или 56%. Нами не обнаружены экземпляры *Sinanodonta* моложе 1 года (длина раковины менее 25 мм) и малочисленны экземпляры 2–3 лет. Длина раковины самых мелких экземпляров *S. lauta* составила 38.9 мм, а *S. woodiana* – 62.2 мм.

Принимая во внимание возрастную структуру популяций китайских беззубок, можно с высокой вероятностью заключить, что популяция *S. woodiana* находится в Рефтинском вдхр. в стадии регресса (особи 2–5 лет – 10%), тогда как популяция *S. lauta* прогрессирует (доля молодых особей около 50%). Наличие молоди в водоёме и особей различных размерно-возрастных групп может свидетельствовать о наличии естественного воспроизводства моллюсков в водохранилище. В то же время необходимо провести детальные исследования биологии беззубок для выяснения особенностей их размножения в условиях теплового загрязнения.

Факт отсутствия в наших сборах самых молодых моллюсков возрастом 1 год достаточно примечателен и подтверждается исследованиями других авторов [Янович, Пампуря, 2012; Spyra et al., 2012; Павлюченко, Єрмошина, 2019; Yermoshyna, Pavliuchenko, 2021]. Однозначного объяснения этому пока не найдено. Вероятно, молодые активно растущие моллюски *Sinanodonta*, размером до 30 мм, ещё не достигшие половозрелости, могут обитать в иных биотопах, чем половозрелая часть популяции, например, на иных глубинах или на грунтах отличного состава. Данный аспект требует дополнительного исследования.

Заключение

Впервые на Среднем Урале обнаружены китайские беззубки *Sinanodonta* spp. Моллюски обитают на участке Рефтинского вдхр., характеризующегося подогревом воды за счёт сброса с Рефтинской ГРЭС. В Рефтинском вдхр. представлены два криптических вида: *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta*. Приведённые данные подтверждают симпатрическое сосуществование двух видов *Sinanodonta* и их сцепленное расселение [Bespalaya et al., 2018; Kondakov et al., 2020].

Сравнительный анализ последовательностей фрагмента гена COI моллюсков из Рефтинского вдхр. показал их идентичность последовательностям образцов из Западной Сибири и Волги. Полученные данные подтверждают гипотезу происхождения инвазивных популяций китайских беззубок *Sinanodonta*

spp. из одного источника [Kondakov et al., 2020]. На основе молекулярных данных, а также архивных записей по рыбохозяйственному использованию мы предполагаем, что данная инвазия *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta* в Рефтинское вдхр. была ассоциирована с интродукцией промысловых рыб, привезённых в конце XX – начале XXI в. из волжских питомников.

В рассмотренной выборке содержатся особи *S. woodiana* и *S. lauta* различных размерно-возрастных групп, что косвенно свидетельствует об успешной натурализации вида в водоёме-охладителе Рефтинской ГРЭС. В выборке *S. woodiana* более многочисленна группа старшевозрастных особей, а в выборке *S. lauta*, наоборот, преобладает группа средневозрастных особей.

На наш взгляд, дальнейшее расширение ареала *Sinanodonta* на Урале и в Западной Сибири возможно только за счёт непреднамеренной интродукции в новые водоёмы-охладители с рыбопосадочным материалом, так как расселение моллюсков ограничено участками водоёмов с искусственным термическим режимом. В то же время, очевидна необходимость более детального исследования влияния *S. woodiana* и *S. lauta* на аборигенную малакофауну и особенностей существования китайских беззубок в условиях теплового загрязнения, так как невозможно полностью исключить вероятность их вселения в водоёмы с естественным термическим режимом в будущем. Кроме того, эти сведения расширят наши представления о биологии видов в условиях вторичного ареала.

Финансирование работы

Исследования, анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств авторов.

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

- Васильчикова А.П., Попов А.Н., Бердышева Г.В. Фитопланктон как показатель качества воды водохранилищ-охладителей на Урале // В сб.: Гидробиологическая характеристика водоёмов Урала. Свердловск, 1989. С. 13–22.
- Лугаськов А.В., Воронин В.П. Долгосрочные изменения состава и структуры ихтиофауны водоёма-охладителя Рефтинской ГРЭС // Вестник рыбохозяйственной науки. 2019. Т. 6. № 4. С. 30–37.
- Любимова Т.С., Васильчикова А.П., Матюхин В.П., Силивров С.П. Продуктивность фитопланктона Рефтинского водохранилища в связи с выращиванием растительноядных рыб в поликультуре // В сб.: Гидробиологическая характеристика водоёмов Урала. Свердловск, 1989. С. 103–112.
- Павлюченко О.В., Єрмошина Т.В. Внутрішньовідова мінливість і популяційна екологія *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae) у зв'язку з інтродукцією цього виду в Україні // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». 2019. Vol. 32. P. 90–98.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Шкорбатов Г.Л., Старобогатов Я.И. Методы изучения двусторчатых моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 219. 208 с.
- Янович Л.Н., Пампуря М. Новая находка *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae) в бассейне Дуная Украины (морфобиологическая характеристика) // Науковий вісник УжНУ. Серія: біологія. 2012. Vol. 32. P. 145–149.
- Afanasyev S.A., Zdanowski B., Kraszewski A. Growth and population structure of the mussel *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia, Unionidae) in the heated Konin lake system // Archives of Polish Fisheries. 2001. Vol. 9. No. 1. P. 123–134.
- Beran L. Distribution and recent status of freshwater mussels of family Unionidae (Bivalvia) in the Czech Republic // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2019. Vol. 420. P. 45.
- Bespalyay Y.V., Bolotov I.N., Aksanova O.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Vikhrev I.V., Vinarski M.V. DNA barcoding reveals invasion of two cryptic *Sinanodonta* mussel species (Bivalvia: Unionidae) into the largest Siberian river // Limnologica. 2018. Vol. 69. P. 94–102.
- Bogan A.E., Bowers-Altman J., Raley M.E. The first confirmed record of the Chinese Pond Mussel (*Sinanodonta woodiana*) (Bivalvia: Unionidae) in the United States // The Nautilus. 2011. Vol. 125. No. 1. P. 41–43.
- Bogan A.E., Schilthuizen M. First report of the introduced freshwater bivalve, *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) from the island of Borneo, Sabah, Malaysia // Ellipsaria. 2004. Vol. 6. No. 1. P. 5.
- Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V. Spreading of the Chinese pond mussel, *Sinanodonta woodiana*, across Wallacea: One or more lineages invade tropical islands and Europe // Biochemical Systematics and Ecology. 2016. Vol. 67. P. 58–64.
- Bolotov I.N., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Aksanova O.V., Aksenov A.S., Bespalaya Y.V., Borovskoy A.V., Danilov P.P., Dvoryankin G.A., Gofarov M.Y., Kabakov M.B., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Lyubas A.A., Novoselov A.P., Palatov D.M., Savvinov G.N., Solomonov N.M., Spitsyn V.M., Sokolova S.E., Tomilova A.A., Froufe E., Bogan A.E., Lopes-Lima M., Makhrov A.A., Vinarski M.V. Integrative taxonomy, biogeography and conservation of freshwater mussels (Unionidae) in Russia // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. P. 1–20.
- Cappelletti C., Cianfanelli S., Beltrami M.E., Ciutti F. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae): a new non-indigenous species in Lake Garda (Italy) // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. No. 4. P. 685–688.
- Dobler A.H., Hoos P., Geist J. Distribution and potential impacts of nonnative Chinese pond mussels *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in Bavaria, Germany // Biological Invasions. 2022. Vol. 4. P. 1689–1706.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. 1994. Vol. 3. No. 5. P. 294–299.
- GBIF.org (20 October 2022) GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.x8bwxy>
- Guarneri I., Popa O.P., Gola L., Kamburska L., Lauceri R., Lopes-Lima M., Popa L.O., Riccardi N. A morphometric and genetic comparison of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) populations: Does shape really matter? // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. No. 2. P. 183–194.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4. No. 1. 9 p.
- Kondakov A.V., Bespalaya Y.V., Vikhrev I.V., Konopleva E.S., Gofarov M.Y., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. The Asian pond mussels rapidly colonize Russia: successful invasions of two cryptic species to the Volga and Ob rivers // BioInvasions Records. 2020. Vol. 9. No. 3. P. 504–518.
- Kondakov A.V., Palatov D.M., Rajabov Z.P., Gofarov M.Y., Konopleva E.S., Tomilova A.A., Vikhrev I.V., Bolotov I.N. DNA analysis of a non-native lineage of *Sinanodonta woodiana* species complex (Bivalvia: Unionidae) from Middle Asia supports the Chinese origin of the European invaders // Zootaxa. 2018. Vol. 4462. No. 4. P. 511–522.
- Konečný A., Popa O.P., Bartáková V., Douda K., Bryja J., Smith C., Popa L.O., Reichard M. Modelling the invasion history of *Sinanodonta woodiana* in Europe: Tracking the routes of a sedentary aquatic invader with mobile parasitic larvae // Evolutionary Applications. 2018. Vol. 11. No. 10. P. 1975–1989.
- Kraszewski A., Zdanowski B. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca) – a new mussel species in Poland: occurrence and habitat preference in a heated lake sys-

- tem // Polish Journal of Ecology. 2007. Vol. 55. No. 2. P. 337–356.
- Labecka A.M., Domagala J. Continuous reproduction of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1824) females: an invasive mussel species in a female-biased population // Hydrobiologia. 2018. Vol. 810. P. 57–76.
- Lajtner J., Crnčan P. Distribution of the invasive bivalve *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in Croatia // Aquatic Invasions. 2011. Vol. 6. Supplement 1. P. 119–124.
- Liu Y., Hao A., Iseri Y., Kuba T., Zhanf Z. A comparison of the mussel *Anodonta woodiana*'s acute physiological responses to different algae diets // Journal of Clean Energy Technologies. 2014. Vol. 14. No. 2. P. 126–131.
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J., Aldridge D.C., Araujo R., Bergengren J., Bespalaya Y., Bodis E., Burlakova L., Van Damme D., Douda K., Froufe E., Georgiev D., Gumpinger C., Karataev A., Kebapçı Ü., Kileen I., Lajtner J., Larsen B.M., Rosaria L., Legakis A., Lois S., Lundberg S., Moorkens E., Motte G., Nagel K.-O., Ondina P., Outeiro A., Paunovic M., Prie V., Proschwitz T., Riccardi N., Rudzite M., Rudzitis M., Scheder C., Seddon M., Sereflišan H., Simic V.M., Sokolova S., Stockl K., Taskinen J., Teixeira A., Thielen F., Trichkova T., Varandas S., Vicentini H., Zajac K., Zajac T., Zogaris S. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges // Biological Reviews. 2017. Vol. 92. P. 572–607.
- McDowell W.G., Sousa R. Mass mortality events of invasive freshwater bivalves: current understanding and potential directions for future research // Frontiers in Ecology and Evolution. 2019. 7: 331.
- Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. New York: Oxford University Press, 2000. 352 p.
- Popa O.P., Bartáková V., Bryja J., Reichard M., Popa L.O. Characterization of nine microsatellite markers and development of multiplex PCRs for the Chinese huge mussel *Anodonta* (*Sinanodonta*) *woodiana* Lea, 1834 (Mollusca, Bivalvia) // Biochemical Systematics and Ecology. 2015. Vol. 60. P. 234–237.
- Poznański-Kakareko M., Wiśniewski K., Szarmach D., Witkowska A., Kakareko T., Jermacz Ł., Kobak J. Importance of substratum quality for potential competitive niche overlap between native and invasive unionid mussels in Europe // Science of The Total Environment. 2021. Vol. 799. P. 149345.
- Soroka M., Urbańska M., Andrzejewski W. Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834): origin of the Polish population and doubtful GenBank data // Journal of Limnology. 2014. Vol. 73. No. 3. P. 454–458.
- Spyra A., Jędraszewska N., Strzelec M., Krodkiewska M. Further expansion of the invasive mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in Poland – establishment of a new locality and population features // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2016. Vol. 417. P. 41.
- Spyra A., Strzelec M., Lewin I., Krodkiewska M., Michałlik-Kucharz A., Gara M. Characteristics of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) populations in fish ponds (Upper Silesia, Southern Poland) in relation to environmental factors // International Review of Hydrobiology. 2012. Vol. 97. P. 12–25.
- Szlauer-Łukaszewska A., Andrzejewski W., Gierszal H., Urbańska M. Co-occurrence of *Sinanodonta woodiana* with native Unionidae in the lower Oder // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2017. Vol. 46. No. 2. P. 244–248.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. Molecular Biology and Evolution. 2021. Vol. 38. P. 3022–3027.
- Urbańska M., Kamocki A., Kirschenstein M., Ożgo M. The Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* demographically outperforms European native mussels // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. P. 17058.
- Yermoshyna T., Pavliuchenko O. Population structure and symbiotic relationships of the invasive species *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in water bodies of Ukraine // In: E3S Web of Conferences. 2021. Vol. 280. 06006.

THE FIRST FIND OF TWO SPECIES OF ASIAN POND MUSSELS (SINANODONTA) IN THE REFTINSKY RESERVOIR (CENTRAL URAL)

© 2023 Pavluk T.E.^{a,*}, Tretyakova A.S.^{b,**}, Kovalev S.Yu.^{b,***},
Grudanov N.Yu.^{c,****}

^a Russian Research Institute for Integrated Water Management and Protection; Yekaterinburg, 620049, Russia

^b Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, 620002, Russia

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

e-mail: *t.pavluk@mail.ru, **alyona.tretyakova@urfu.ru, ***sergey.kovalev@urfu.ru,
**** nickolai.grudanoff@yandex.ru

This study presents the data on the first record of *Sinanodonta woodiana* and *S. lauta* in artificially heated site of Reftinsky reservoir by warm water discharge of the Reftinsky thermal power plant (Sverdlovsk Region, the Reft River, Ob-Irtysh River Basin). This find is the northernmost habitat of these mussels of all known. The population of this species shares the invasive haplotypes: E3 (*S. woodiana*) and C3 (*S. lauta*). The population of the mussels includes individuals of various size and different age groups, and this fact could be an indirect evidence of successful naturalization of the species. The group of older specimens (over 10 years old) is more numerous in the population of *S. woodiana* (56%). The group of specimens of middle age (3–6 years) is more numerous in the population of *S. lauta*, their share is 48%. Specimens of *Sinanodonta* younger than 1-year-old (shell length less than 25 mm) are absent, and specimens of 2–3 years old are not numerous. Based on molecular data and archival records on fishery use, we assume that the invasion of *S. woodiana* and *S. lauta* in the Reftinsky reservoir is associated with introduction of food fish delivered from the Volga fish-farms at the end of the 20th – the beginning of the 21st century.

Keywords: biological invasions, Asian pond mussels, mitochondrial DNA, morphology, thermal pollution, *Sinanodonta woodiana*, *Sinanodonta lauta*.

***KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) И *K. LONGISPINA* (KELLICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE): ОСОБЕННОСТИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ОЗЁРАХ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

© 2023 Подшивалина В.Н.^{a, b, *}, Семёнова А.С.^{c, d **}

^a Федеральное государственное бюджетное учреждение Государственный природный заповедник «Присурский», Чебоксары, 428034, Россия

^b Федеральное государственное бюджетное учреждение высшего образования Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова, Чебоксары, 428015, Россия

^c Атлантическое отделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения «ВНИРО», Калининград, 236022, Россия

^d Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, 152742, Россия
e-mail: *verde@mail.ru; **a.s.semenowa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2021. После доработки 30.04.2023. Принята к публикации 23.05.2023

В водоёмах Верхней Волги (Ярославская область) и нижнего течения р. Сура (Средняя Волга) отмечены близкородственные виды коловраток: обычный для фауны обоих регионов *Kellicottia longispina* и чужеродный *K. bostoniensis*. Оба вида встречаются в планктоне круглогодично, чаще отмечаются осенью или весной, достигая наибольшей численности в эти периоды года. Чужеродная *K. bostoniensis* отмечена не только совместно с аборигенным видом, но и отдельно, в более мелководных водоёмах. Чужеродный вид характеризуется большей толерантностью в отношении глубины водоёма, формы его котловины, прозрачности, трофности. Вероятно, это способствует более широкому распространению *K. bostoniensis* в сравнении с аборигенным видом в водоёмах Присурья. Чужеродная *K. bostoniensis* относительно быстро распространилась в Присурье без ущерба для близкородственного аборигенного вида, которому не составляет конкуренции.

Ключевые слова: *Kellicottia bostoniensis*, *Kellicottia longispina*, чужеродные виды, факторы, пойменные водоёмы, Верхняя Волга, Средняя Волга, заповедник «Присурский».

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-135-150

Введение

Новые для фауны какого-либо региона виды появляются с относительным постоянством, причём процесс их расселения может быть обусловлен как антропогенным «содействием», так и вполне естественными причинами – стремлением видов занять всё большие территории в изменяющихся условиях среды. На новой территории вид в силу своих биологических особенностей может придерживаться различных стратегий в поведении, что определяет его участие в дальнейшем развитии экосистем [Shea, Chesson, 2002; Аладин, Плотников, 2004]. В связи с этим важно изучение тех видов, которые относительно быстро распространяются на больших территориях. Одним из примеров таких видов может быть коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Kellicott, 1879), нативный ареал

которой находится в Северной Америке и которая в короткие сроки заняла практически все континенты [De Paggi, 2002; Segers, 2007; Macêdo et al., 2020; Mantovano et al., 2021].

Известно о способностях *K. bostoniensis* обитать в водоёмах с весьма широким спектром факторов среды [De Paggi, 2002; Bezerra-Neto et al., 2004; Zhdanova et al., 2016; Shurganova et al., 2017; Крайнев и др., 2018; Mantovano et al., 2021; Picapedra et al., 2021]. Коловратка *K. longispina*, напротив, более требовательна к условиям среды [Zhdanova et al., 2016; Рогозин, 2020]. Установлено положительное влияние температуры, прозрачности и pH воды на численность *K. bostoniensis* (на примере карстовых водоёмов) [Шурганова и др., 2021]. Обилие *K. longispina* отрицательно коррелировало с pH воды [Шурганова и др., 2021]. Несмотря на высокую пластич-

ность, *K. bostoniensis* не заселяет все возможные водоёмы и не замещает при этом аборигенный для фауны умеренных широт вид *K. longispina*. Вероятно, даже у таких близкородственных таксонов экологический спектр несколько отличен. Весьма важно уточнить его особенности для прогноза натурализации чужеродной *K. bostoniensis* и дальнейшего существования аборигенной *K. longispina* в связи с появлением вселенца. Чтобы установить факторы, определяющие распространение и обилие видов рода *Kellicottia*, представляет интерес анализ сообществ планктона в водных объектах, куда относительно недавно попал вселенец, а также в расположенных по соседству, но не заселённых новым видом. Пойменные и близлежащие надпойменные водоёмы в этом отношении представляют собой оптимальную модель для изучения перечисленных процессов. К тому же, несмотря на то, что исследования этих видов выполнены в большом количестве разнотипных водных объектов [De Paggi, 2002; Segers, 2007; Шурганова и др., 2021; Mantovano et al., 2021; Picapedra et al., 2021], пойменные водоёмы в этом отношении слабо изучены [Жданова, Добрынин, 2011].

Исходя из этого, целью работы было исследование встречаемости близкородственных чужеродного *K. bostoniensis* и аборигенного *K. longispina* видов в водоёмах Верхней

и Средней Волги и выявление факторов, влияющих на их распространение.

Материалы и методы

Исследованы озёра различного генезиса в бассейне Верхней Волги (Ярославская обл.) и пойменные на Средней Волге в бассейне нижнего течения р. Сура (охранная зона заповедника «Присурский», Чувашская Республика) (рис. 1) в 2014–2021 гг. В каждом регионе зоопланктон проанализирован в группе водоёмов, расположенных в относительно сходных физико-географических условиях, что позволяет оценить влияние факторов и процессов в водоёме на встречаемость и обилие видов рода *Kellicottia*.

В Верхней Волге материал отобран на 20 озёрах (табл. 1, рис. 2) в весенний (май) и летний (конец июля – август) периоды в 2014–2015 гг. В 21 водоёме Присурия (проточные Лапшевое, Глухое, Вилки, Чага, Старая Старица, Верхнее, Козулишное, Ромадан, Чирмень, Малое Щучье, Большое Щучье, Базарское; бессточные, становящиеся проточными весной, Кривое, Скобцы, Старица, Киркери, Чебак, Лиса, Курюкалы, Башкирское, Большой Буймас) (рис. 2) материал собран в 2016–2021 гг. в аналогичные периоды года, а также осенью (сентябрь). Кроме того, в 2020–2021 гг. в озёрах Чебак, Лиса, Малое Щучье, Большое Щучье, Башкирское и Большой Буймас изучен



Рис. 1. Карта-схема расположения точек исследования в Верхней (северная (1) и южная (2) части Ярославской области) и Средней Волге (3).

Таблица 1. Характеристика исследованных озёр в летний период

Озеро	Координаты	S, км ²	h, м	SD, м	pH	O ₂ , мг/л	TC
Верхняя Волга (Ярославская область)							
Бабье	57.7637 с. ш. 40.5293 в. д.	0.09	4.5	0.5	7.62	6.4	МЭ
Иваново	57.6957 с. ш. 40.2880 в. д.	0.22	—	—	7.99	7.2	Э
Копыто	57.7725 с. ш. 40.5493 в. д.	0.01	—	0.2	9.18	10.7	Г
Новое Куреевское	57.7777 с. ш. 40.3453 в. д.	0.03	—	0.9	7.66	6.6	Э
Подкова	57.7705 с. ш. 40.5563 в. д.	0.01	—	1	7.39	4.6	МЭ
Рюмниково	56.9753 с. ш. 39.3821 в. д.	1.5	3	0.9	7.68	10	МЭ
Становище	57.7655 с. ш. 40.5579 в. д.	0.21	—	1.55	7.93	6.4	М
Старое Куреевское	57.7791 с. ш. 40.3392 в. д.	0.06	—	1.1	7.78	7.7	МЭ
Чистое	57.7107 с. ш. 40.5480 в. д.	4.5	1	0.3	9.54	17.1	ГЭ
Шачебол	57.7740 с. ш. 40.3629 в. д.	0.61	4	0.5–0.9	8.05–8.82	7–9.7	М
Яснищевское	57.7619 с. ш. 40.4640 в. д.	0.63	1	—	8.44	17.2	Г
Заозёрье	56.8223 с. ш. 39.3558 в. д.	0.32	4	0.5	8.79	10.2	ГЭ
Белёвское	57.7259 с. ш. 40.3167 в. д.	0.08	5	0.8	8.28	5.4	МЭ
Вашутинское	56.8968 с. ш. 39.0619 в. д.	3.1	3.5	0.5	9.01	9.7	ГЭ
Великое	57.7987 с. ш. 40.4914 в. д.	2.03	0.7	0.3	8.2	4.5	МЭ
Ёшка	57.7822 с. ш. 40.4425 в. д.	0.25	1.5	0.45	9.24	13.1	ГЭ
Искробол	57.7935 с. ш. 40.4619 в. д.	0.72	1	0.3	9.64	9	Г
Кудринское	57.687207 с. ш. 40.139490 в. д.	—	—	—	8.6	8.7	М
Согожское	57.8029 с. ш. 40.5403 в. д.	2.05	1	0.65	7.91	7.2	Э
Яхробол	57.7530 с. ш. 40.3328 в. д.	3.28	1.3	0.35	9.3	8.9	МЭ
Средняя Волга (Присурие)							
Козулишное	54.997267 с. ш., 46.568997 в. д.	12.9****	0.62****	0.5	6.7	2.2	Э
Вилки	54.990275 с. ш., 46.585115 в. д.	16.5****	1.13****	1.5	6.95	3.4	Э
Верхнее	54.992475 с. ш., 46.577477 в. д.	27.5****	0.39****	0.8	6.78	2.7	Э
Большой Буймас	55.01138 с. ш., 46.59642 в. д.	81.3*	1.71*	0.6	7.22	—	Э

Башкирское	54.979376 с. ш., 46.596 в. д.	100.7*	1.27*	0.6	7.56	4.7	Э
Базарское	54.93427 с. ш., 46.60702 в. д.	131.9***	1.14***	0.4	7.60	1.1	Г
Малое Щучье	54.994827 с. ш., 46.593627 в. д.	27.0***	1.46***	0.9	6.81	0.8	Э
Большое Щучье	54.986 с. ш., 46.5941 в. д.	61.3*	2.97*	1.1	7.19	5.6	Э
Киркери	55.062599 с. ш., 46.508343 в. д.	31.8****	1.90****	0.8	8.23	5.4	Э
Скобцы	54.97255 с. ш., 46.584375 в. д.	40.4****	1.14****	0.7	6.37	0.5	Э
Глухое	55.037773 с. ш., 46.578897 в. д.	87.5****	1.55****	0.6	7.05	8.8	Э
Лапшевое	55.040508 с. ш., 46.569585 в. д.	89.2****	1.25****	0.5	6.67	3.2	Э
Старица	54.95834 с. ш., 46.601 в. д.	392.2*	1.97*	0.7	7.94	1.4	Э
Чирмень	55.056383 с. ш., 46.523451 в. д.	50.6**	2.70**	0.7	—	—	Э
Кривое	55.004988 с. ш., 46.59015 в. д.	15.7****	1.59****	0.4	6.47	0.6	Г
Чебак	55.01424 с. ш., 46.581592 в. д.	94.3**	2.50**	0.4	7.42	7.5	Г
Старая Старица	55.049928 с. ш., 46.525554 в. д.	100.4****	0.68****	0.6	6.83	5.4	Э
Лиса	55.023082 с. ш., 46.5724 в. д.	123.8***	1.22***	0.4	7.52	4.7	Г
Курюкалы	55.060576 с. ш., 46.489807 в. д.	156.1**	1.20**	0.5	—	—	Г
Чага	55.052305 с. ш., 46.542205 в. д.	257.0****	2.08****	1.4	7.42	6.8	Э
Ромадан	55.022083 с. ш., 46.601924 в. д.	36.7****	1.42****	1.5	6.76	2.6	Э

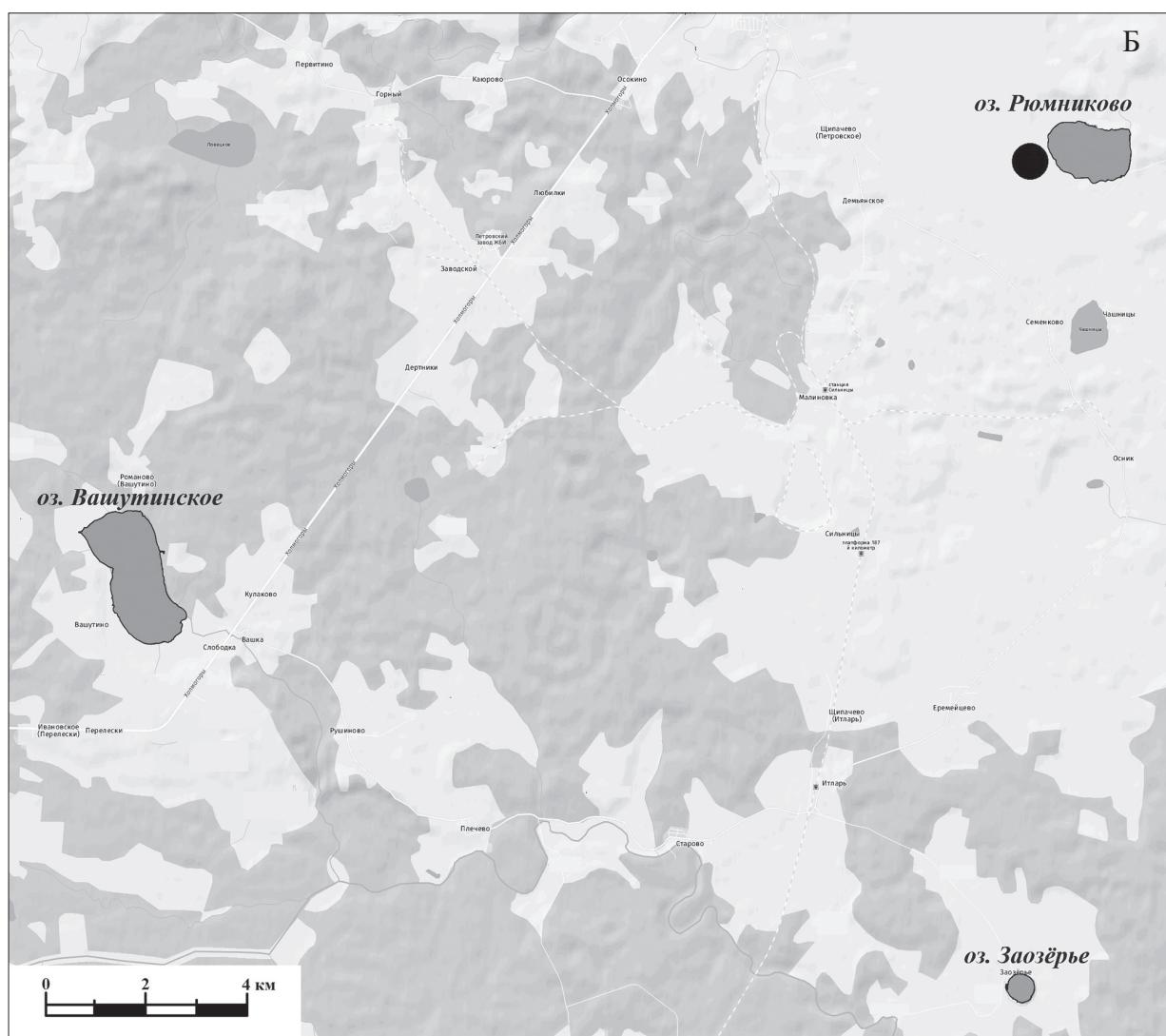
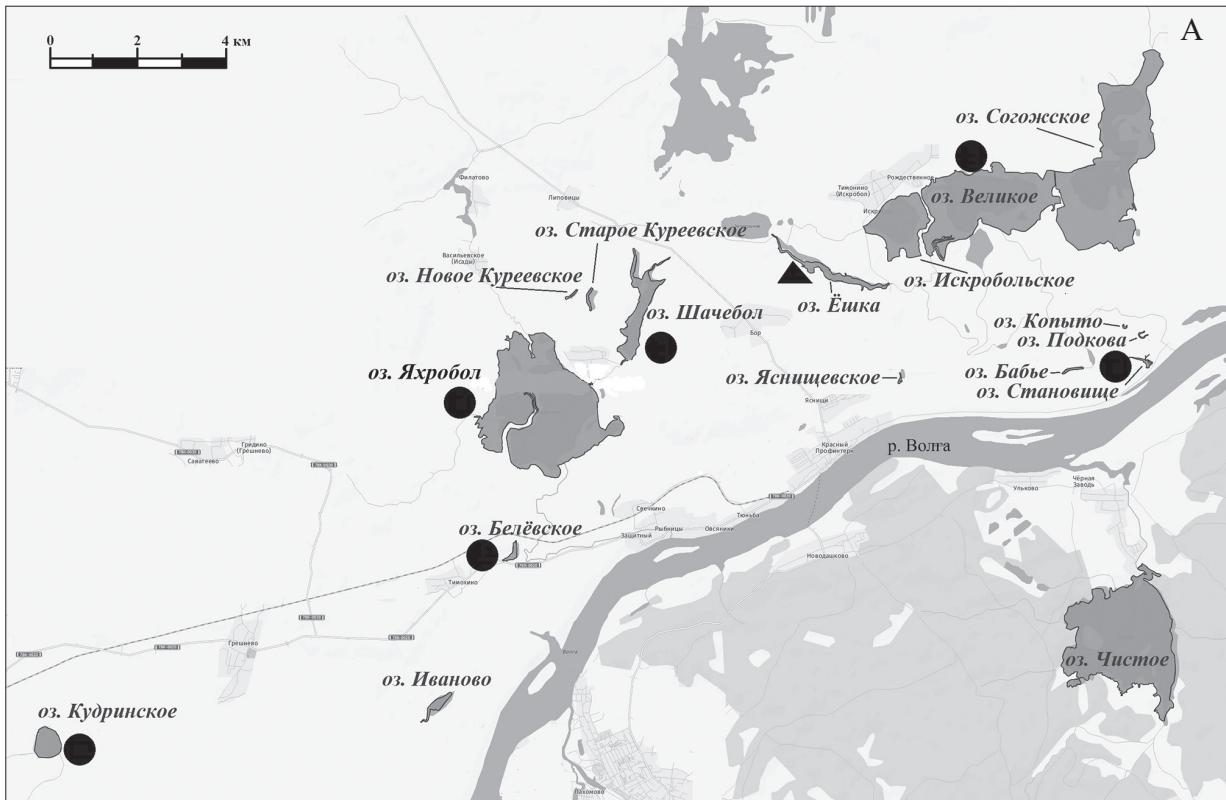
Примечание: S – площадь водоёма; h – глубина средняя; SD – прозрачность; O₂ – содержание кислорода; ТС – трофический статус (М – мезотрофный; Э – эвтрофный; Г – гипертрофный); * [по: Осмелкин и др., 2012]; ** [по: Александров, Васильев, 2016]; *** [по: Александров, 2017]; **** [по: Александров, 2018].

зимний (начало марта) подлёдный зоопланктон. Морфометрические характеристики исследованных объектов приведены в таблице 1.

Отбор проб зоопланктона производился из верхнего слоя фильтрацией через сеть Апштейна (размер ячеи 70 мкм) 50–100 л воды с последующей фиксацией 4%-м формалином и обработкой стандартными методами [Методические рекомендации..., 1982]. Кроме того, в Присурье в летний период 2018–2019 гг. с поверхности воды стандартными методами [Методика..., 1975] отбирали пробы фитопланктона. В анализе использованы данные об обилии доминирующих видов

фитопланктона, любезно предоставленные Тараковой Н.Г.

Во всех водоёмах определялись прозрачность по диску Секки, температура поверхностного слоя воды и содержание кислорода в нём (с помощью HANNA HI-9147-04), pH (HANNA HI-83141) и электропроводность и минерализация (HANNA HI-98129). Данные по остальным гидрохимическим показателям для озёр Присурья получены на основе анализа отобранных в 2019–2020 гг. стандартными методами [Руководство..., 1977; Строганов, Бузинова, 1980] в основные сезоны года проб воды и любезно предоставлены



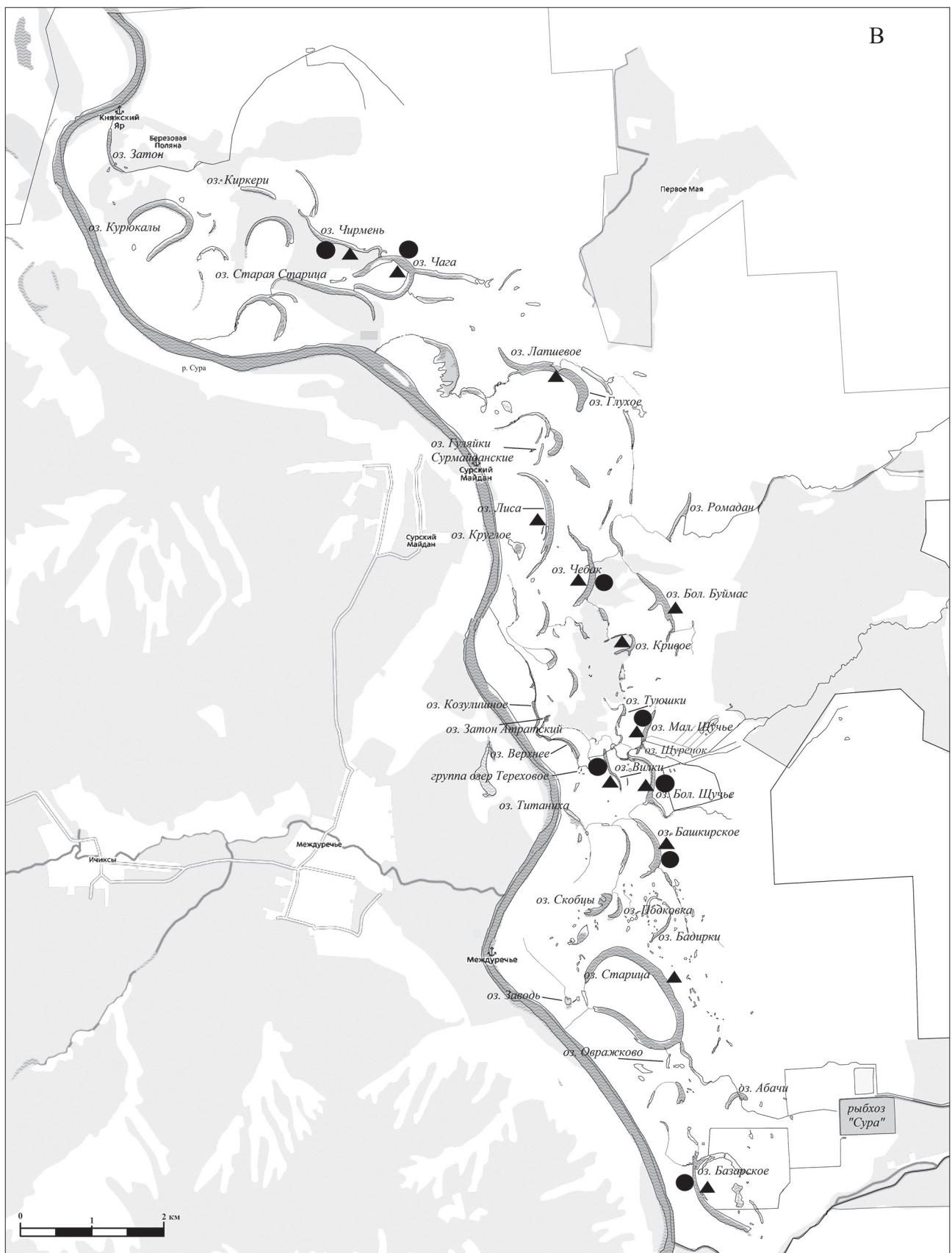


Рис. 2. Карта-схема исследованного района в Верхней (северная (А) и южная (Б) части Ярославской области) и Средней Волге (пойма р. Сура (В)) и распространения *K. longispina* (●) и *K. bostoniensis* (▲).

Ивановым Д.В. и Зиганшиным И.И., для озёр Верхней Волги (2014–2015 гг.) – Сиделевым С.И. Данные о содержании хлорофилла «а» (применили стандартный спектрофотометрический метод [Сигарева, 1993]) также любезно предоставлены Сиделевым С.И.

Для оценки трофического статуса водоёмов использован трофический индекс Карлсона (TSI) [Carlson, 1977], рассчитанный на основе данных о прозрачности по диску Секки и содержанию хлорофилла в летний период и позволивший оценить статус озёр как мезотрофные, эвтрофные и гипертрофные (значения индекса 40–50, 50–70 и >70, соответственно). Коэффициент относительной прозрачности (соотношение прозрачности по диску Секки в летний период и средней глубины) позволяет оценить доминирующее направление потоков вещества в водоёме [Китаев, 2007]. Для характеристики степени глубоководности озёр использовали такие коэффициенты, как относительная глубина [Wetzel, 2001] и ёмкость котловины [Китаев, 2007], для оценки формы котловины – долю литорали (площадь акватории с глубинами до 1.5 м) в общей площади водоёма и уклон дна [Rutovskaya et al., 2020].

Для оценки влияния факторов (площадь, глубина средняя и максимальная, уклон дна, доля литорали от акватории водоёма, температура, pH, прозрачность по диску Секки, коэффициент относительной прозрачности, содержание хлорофилла, фосфора, кислорода, трофность) на обилие коловраток рода *Kellicottia* использованы методы канонического корреляционного анализа (CCA) с применением программы Canoco for Windows 4.5 [Caño ter Braak, 1988]. Материалом для анализа послужили все летние пробы. Включенные в анализ данные предварительно нормализовались логарифмированием. Статистическая значимость взаимосвязей оценивалась пермутационным тестом Монте-Карло с 4999 перестановками. Доминирование вида в сообществе оценивалось на основе данных о его обилии с использованием функции рангового распределения [Фёдоров и др., 1977]. Значимость вида в исследуемом регионе определялась с помощью показателя его встречаемости [Песенко, 1982].

Результаты

Встречаемость *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* в исследованных водоёмах. В водоёмах Верхней и Средней Волги (Присурье) в исследованный период встречаемость *K. longispina* составила 0.35 и 0.33, соответственно. Это обычный для обоих регионов вид. Новый вид коловраток *K. bostoniensis* в Верхней Волге выявлен в 2014 г. (оз. Ёшка), в пойме нижнего течения р. Сура – в 2016 г. (оз. Большое Щучье, Вилки) [Подшивалина, 2016]. При первом обнаружении по распространённости он был редким в водоёмах Ярославской обл. (2014 г.) и обычным в Присурье (2016 г.) (встречаемость 0.05 и 0.28, соответственно). В целом, можно констатировать стабильное участие чужеродного вида в составе зоопланктона озёр поймы нижнего течения р. Сура (рис. 3). Сезонные наблюдения показали, что *K. bostoniensis* встречается и в зимнем зоопланктоне (рис. 4), хотя нерегулярно и реже, чем аборигенный вид. Оба вида чаще отмечаются осенью (рис. 4) или

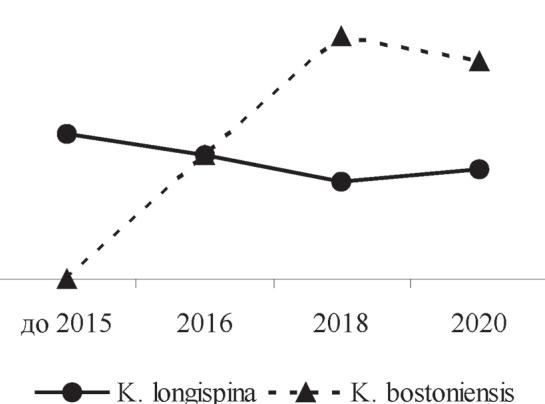


Рис. 3. Встречаемость *K. longispina* и *K. bostoniensis* летом в Присурье (Средняя Волга) по многолетним данным.

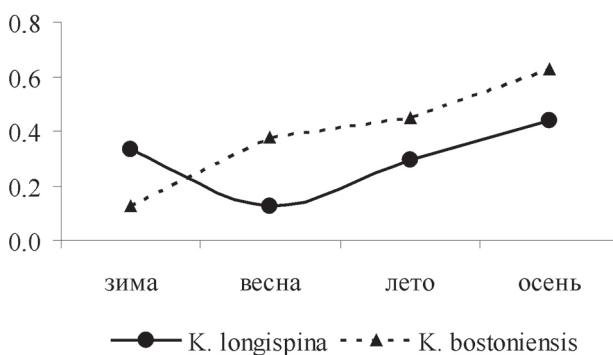


Рис. 4. Средние величины встречаемости *K. longispina* и *K. bostoniensis* в пойменных водоёмах Присурья в разные сезоны года.

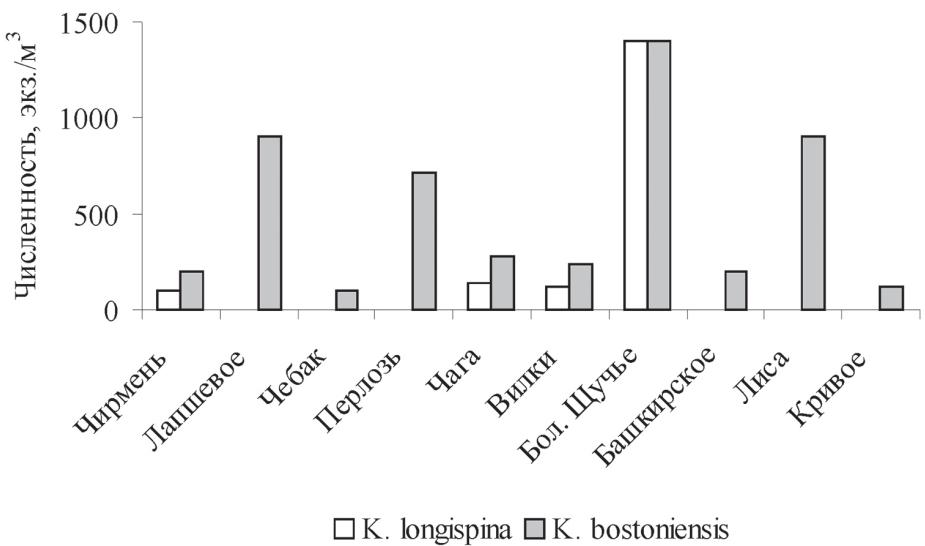


Рис. 5. Численность (экз./м³) *K. longispina* и *K. bostoniensis* в пойменных водоёмах Присурья (июль, 2018).

весной (в озёрах Ярославской обл. встречаемость *K. longispina* весной составила 0.50, летом – 0.20; *K. bostoniensis* в период наблюдений отмечена только весной).

Численность *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* в исследованных водоёмах. Обилие обоих видов значительно варьировало и в отдельных водоёмах (рис. 5), и в сезонной динамике, и в отдельные годы исследований. Анализ годовой динамики свидетельствует о большем обилии обоих видов в весенний период в водоёмах Верхней Волги. Так, численность аборигенной *K. longispina* весной здесь на порядок выше, чем летом (65.4 ± 51.7 и 4.7 ± 2.1 тыс. экз./м³, соответственно), а чу-

жеродный вид обнаружен только весной. Численность *K. longispina* в летний период достигала 11.4 и 8.1 тыс. экз./м³ в исследованных водоёмах Верхней и Средней Волги, соответственно, изменяясь в широких пределах (коэффициент вариации составил 89 и 126%, соответственно). Чужеродная *K. bostoniensis* более многочисленна в летний сезон (численность в Присурье достигала 5.5 тыс. экз./м³, усредненные величины – 0.5–2.0 тыс. экз./м³ в зависимости от года наблюдений, коэффициент вариации 83–100%). Оба вида летом не входили в число доминирующих видов, составляя не более 3% численности. Исключением стало оз. Большое Щучье в Присурье,

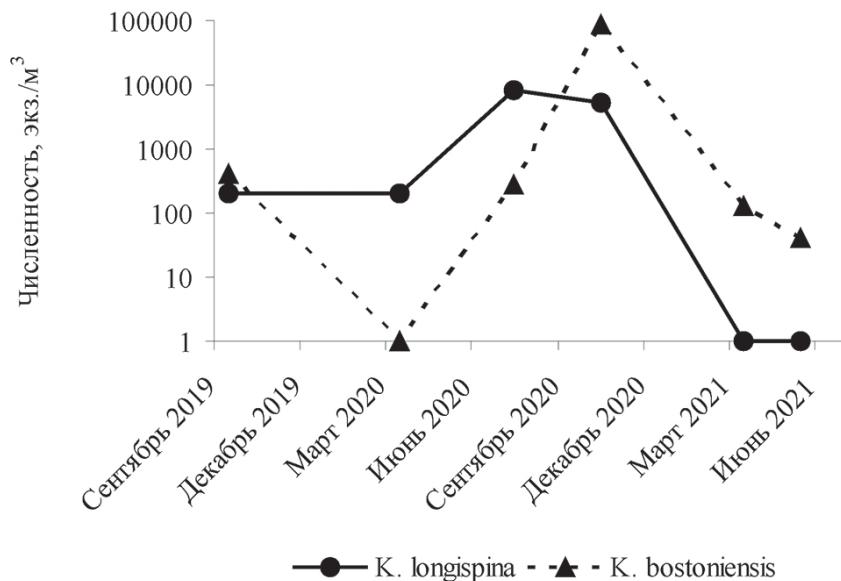


Рис. 6. Сезонная динамика численности *K. longispina* и *K. bostoniensis* в оз. Большое Щучье (Присурье, Средняя Волга).

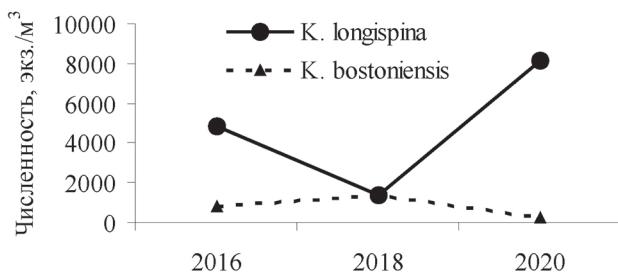


Рис. 7. Изменение численности *K. longispina* и *K. bostoniensis* в оз. Большое Щучье (Присурье, Средняя Волга) летом (июль) в 2016–2020 гг.

в сообществе зоопланктона которого в июле 2020 г. обилие *K. longispina* достигало 24.3% суммарной численности зоопланктона.

В Присурье средние количественные показатели аборигенного вида осенью (1.4 ± 0.7 тыс. экз./ м^3) вполне сопоставимы с летними (рис. 6), для отдельного водоёма они могут быть ниже. Осенью чужеродный таксон достигал численности 90.7 тыс. экз./ м^3 , в среднем его обилие (11.8 ± 7.8 тыс. экз./ м^3) вдвое превышало летний уровень.

По летним значениям количественного развития трудно судить о тенденциях изменения численности видов в связи с сильным их варьированием по годам (рис. 7). Корреляция между численностью аборигенного и чужеродного видов коловраток не установлена ($p > 0.05$). Вероятно, численность и встречаемость видов определяются другими факторами, не связанными с их биотическими отношениями.

Зависимость встречаемости и обилия *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* от факторов водной среды. Исследованы две большие группы озёр, водные объекты в ко-

торых отличаются между собой морфометрическими, гидрохимическими, трофическими параметрами (табл. 1), но подвержены воздействию сходных зональных условий. Это позволяет выделить характеристики водоёмов, влияющие на распространение и обилие видов. По нашим данным, оба вида населяют наиболее глубокие водоёмы на исследованных территориях. Хотя в Верхней Волге это более глубокие озёра, чем в Присурье (табл. 2), их средняя глубина (2.8 ± 0.7 м) выше, чем у не заселённых (2.2 ± 0.4 м) этими видами (различия недостоверны). Чужеродная *K. bostoniensis* отмечена не только совместно с аборигенным видом, но и самостоятельно, причём в более мелководных водоёмах, с более выраженной литоралью и пологим дном (табл. 2). Оба вида не обнаружены в водоёмах с наиболее пологими берегами и наименьшими глубинами (табл. 2). Канонический анализ позволил установить достоверное влияние уклона дна ($F=11.25$, $p=0.012$) и максимальной глубины ($F=7.17$, $p=0.024$) на численность коловраток рода *Kellicottia* в водоёмах Присурья. Причём эти факторы имеют наибольшее значение для аборигенной *K. longispina* (рис. 8).

Прозрачность воды также важна для обилия коловраток (табл. 3). Этот фактор оказывает достоверное ($F=19.43$, $p=0.004$) действие на численность видов в Присурье, причём он более важен для развития аборигенного вида (рис. 8). Чужеродная *K. bostoniensis* населяет водоёмы с повышенной трофностью (гипер-эвтрофные), абориген-

Таблица 2. Морфометрические характеристики водоёмов Присурья (Средняя Волга) (средние по группе в зависимости от заселённости коловратками)

Показатель	<i>K. longispina</i> и <i>K. bostoniensis</i> обитают совместно (n=8)	Населены только <i>K. bostoniensis</i> (n=5)	Коловратки рода <i>Kellicottia</i> не отмечены (n=5)
Глубина средняя, м	1.9 ± 0.3	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.3
Показатель ёмкости котловины	0.35 ± 0.03	0.40 ± 0.03	0.34 ± 0.07
Относительная глубина, %	2.00 ± 0.37	1.80 ± 0.65	1.71 ± 0.24
Доля литорали в площади водоёма	0.33 ± 0.05	0.50 ± 0.11	0.71 ± 0.10
Уклон дна, град.	33.3 ± 8.0	19.6 ± 8.0	11.1 ± 1.9

Таблица 3. Гидрофизические характеристики водоёмов поймы Верхней Волги (*) и Присурья (Средняя Волга) (***) (средние по группе в зависимости от заселённости коловратками)

Показатель	<i>K. longispina</i> и <i>K. bostoniensis</i> обитают совместно (n=15)	Населены только <i>K. bostoniensis</i> (n=6)	Коловратки рода <i>Kellicottia</i> не отмечены (n=19)
Прозрачность, м	1.00±0.11* (только <i>K. longispina</i>)	0.45*	0.60±0.08*
	0.86±0.16**	0.40±0.03**	0.68±0.05**
Коэффициент относи- тельной прозрачности	0.30±0.09* (только <i>K. longispina</i>)	0.30*	0.30±0.05*
	0.51±0.13**	0.30±0.03**	0.68±0.05**
TSI	60.4±1.5*	71.5*	70.0±2.0*
	64.2±2.9**	72.1±0.9**	65.8±1.2**

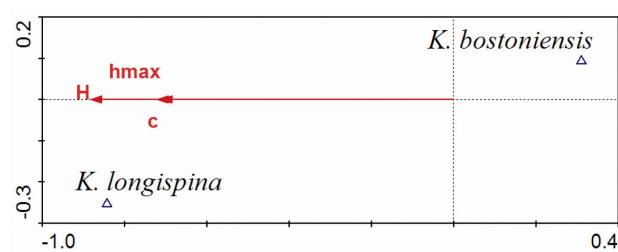


Рис. 8. Ординация численности *K. longispina* и *K. bostoniensis* в пространстве факторов среды в водоёмах Присурье (Средняя Волга): глубины максимальной (h_{max}), уклона дна (c) и прозрачности (H).

ная *K. longispina* — менее трофные (мезо-эвтрофные). В озёрах Верхней Волги это влияние фактора на численность *K. longispina* достоверно ($F=4.82$, $p=0.016$). Несмотря на способность к обитанию в водах с повышенной трофностью, чужеродная *K. bostoniensis* имеет тенденцию к большему обилию в менее трофных условиях, как и аборигенная *K. longispina* (рис. 9).

Статистически значимая ($p<0.05$) зависимость численности обоих видов от температуры, pH, содержания общего фосфора и кислорода не была установлена.

Обсуждение результатов

Исследования водоёмов Верхней и Средней Волги позволили выявить наличие обоих видов коловраток рода *Kellicottia* — аборигенного *K. longispina* и чужеродного *K. bostoniensis*. Чужеродный вид не изменил встречаемость аборигенного в регионе, став обычным элементом фауны водоёмов. В Присурье, помимо пойменных, регулярно исследуются другие типы водных объектов, характерные для данной местности (ручьи, малые реки, запруды в оврагах, временные водоёмы, копани, болота). Только пойменные озёра были заселены *K. bostoniensis* в первую очередь (2016 г.), что ещё раз подчёр-

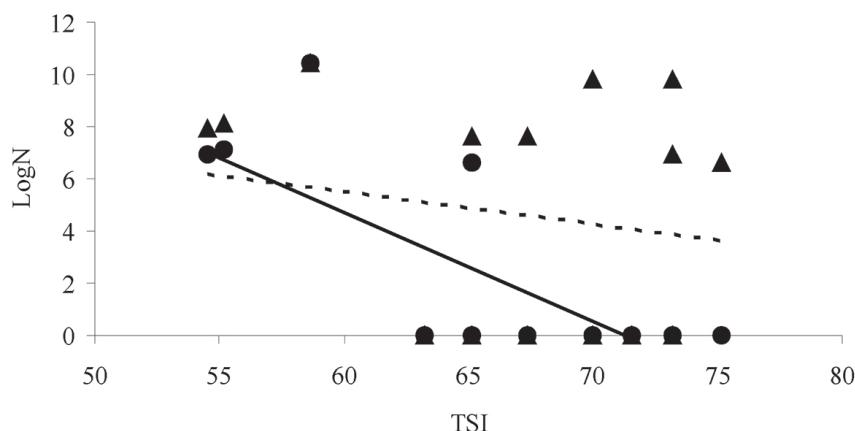


Рис. 9. Зависимость численности *K. longispina* (●, —) и *K. bostoniensis* (▲, ---) от трофности водоёмов в Присурье (Средняя Волга).

кивает важность изучения данного типа водных объектов. Позднее вид был обнаружен в р. Атратка (2019 г.). Более нигде инвазии не установлены, хотя известно о широком распространении вселенца в разнообразных условиях [Shurganova et al., 2017; Mantovano et al., 2021].

Абиотические факторы среды, по полученным данным, оказывают сходное по направлению, но разное по интенсивности влияние на численность каждого из видов. Из исследованных характеристик наибольший вклад в вариабельность численности по данным канонического анализа вносит прозрачность (объясняет 20% вариаций), менее значимы максимальная глубина и уклон дна (объясняют 13 и 5%, соответственно).

Как показали наши исследования, диапазон толерантности чужеродной *K. bostoniensis* шире, ей присуща большая экологическая валентность по отношению к глубоководности водоёма, форме его котловины, прозрачности, трофности. При этом известно и о способности *K. longispina* населять водоёмы с различной трофностью [Рогозин, 2020], развиваться при температуре воды до 29 °C [Galkovskaja, 1987], на разных глубинах [Primicerio, 2000].

Условия обитания в предпочтаемых видах водоёмах можно охарактеризовать через связь с потоками вещества и энергии благодаря коэффициенту относительной прозрачности, величина которого ниже в водоёмах с большим участием планктонных сообществ [Китаев, 2007]. Перечисленные выше параметры водоёмов (глубоководность, форма котловины, прозрачность, трофность) в той или иной степени определяют особенности потоков вещества и энергии в их экосистемах. Как было установлено в ходе канонического анализа, эти особенности, в свою очередь, важны для обоих видов ($F=46.16$; $p=0.014$). Чужеродная коловратка *K. bostoniensis* более многочисленна в озёрах с преобладанием роли планктонных сообществ в биопродукционном процессе (обратная зависимость от коэффициента относительной прозрачности), аборигенная *K. longispina* предпочитает водоёмы с несколько большим участием бентических сообществ. Оба вида не отмечены в водоёмах с наиболее высоким участием бентических сообществ (с относительно высокими значениями относительной прозрачности).

Биопродукционные особенности предпочтаемых водоёмов отражают и возмож-

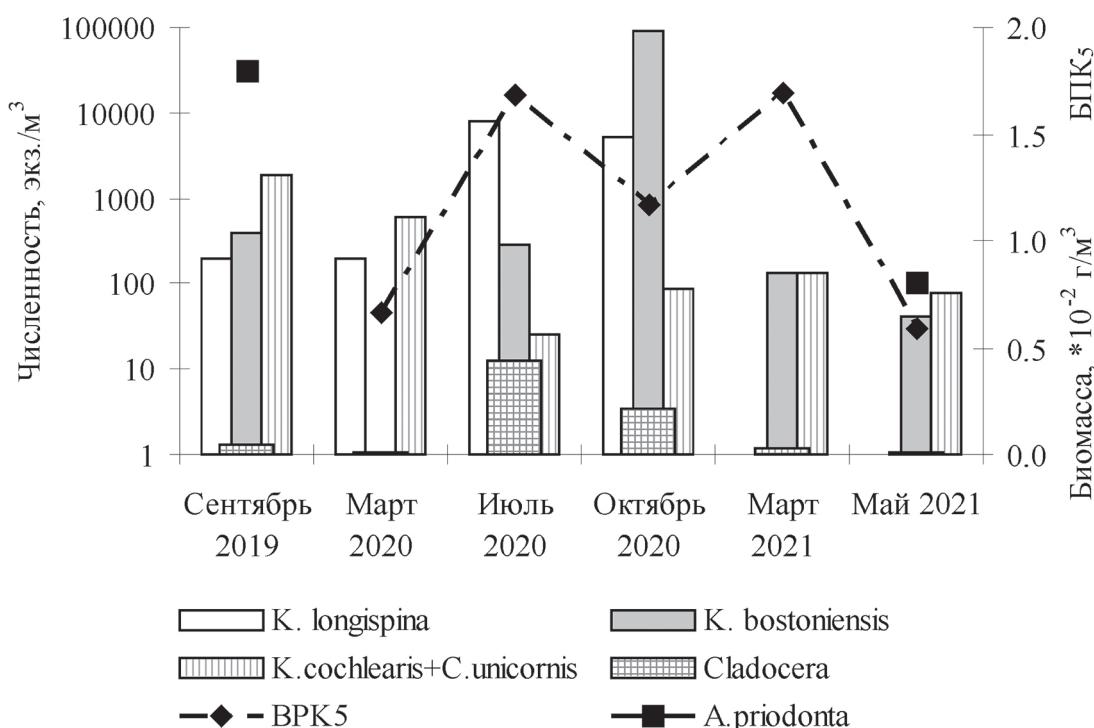


Рис. 10. Динамика численности *Kellicottia longispina*, *K. bostoniensis*, *Keratella cochlearis* и *Conochilus unicornis*, биомассы Cladocera и значений БПК₅ в оз. Большое Щучье (Присурье, Средняя Волга).

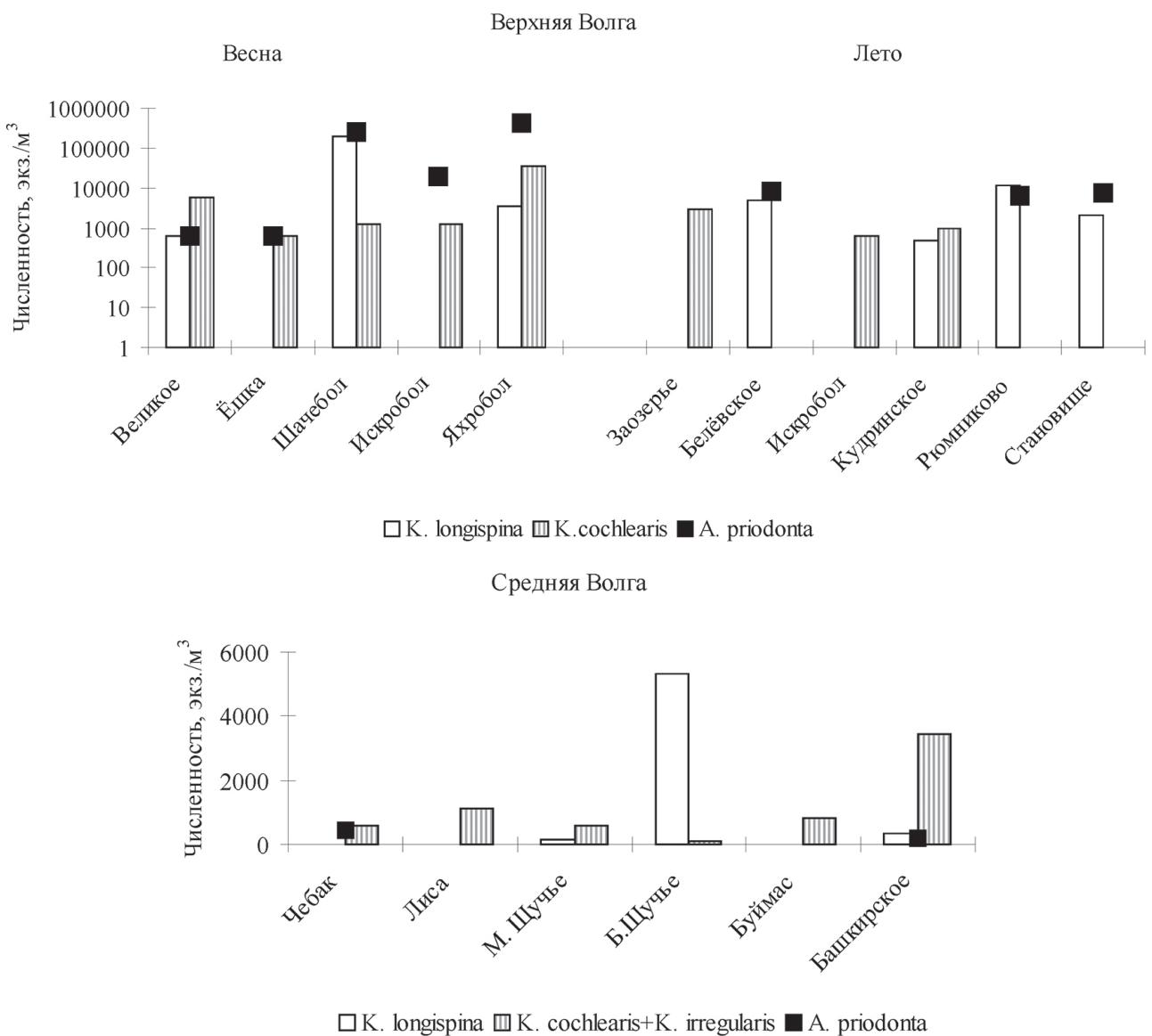


Рис. 11. Численность *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis* и *K. irregularis* и *Asplanchna priodonta* в озёрах Верхней (2014–2015 гг.) и Средней (Присурье) (2020 г., осень) Волги в период наибольшего обилия.

ности для развития кормовых объектов исследуемых видов. Аборигенная коловратка является трипто-бактериофагом [Монаков, 1998], одним из немногих видов, способных эффективно потреблять бактерий и мелкие безжгутиковые водоросли [Bogdan, Gilbert, 1987]. В сезонной динамике летние и осенние подъёмы уровня численности вида связаны с поступлением органического вещества в водоёмы (вслед за массовым развитием фитопланктона происходит его отмирание и разложение), о чём свидетельствуют значения БПК₅ (рис. 10). Наиболее высокие значения обилия *K. longispina* расходятся во времени с её пищевыми конкурентами *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) и *Conochilus unicornis*

Rousselet, 1892 [Bogdan, Gilbert, 1987] (рис. 10). В водоёмах конкурирующие виды встречаются как совместно, так и по отдельности, что не влияет на численность каждого из них (рис. 11) (достоверная ($p<0.05$) корреляция не установлена), однако высокие уровни численности *K. longispina* одновременно с таковыми конкурирующих коловраток не наблюдались (например, в оз. Большое Щучье и Башкирское в Присурье) (рис. 11).

Чужеродная коловратка *K. bostoniensis* в питании предпочитает флагеллят [Oliveira et al., 2019]. Поэтому пищевым конкурентом аборигенного вида не является. Достоверная ($p<0.05$) зависимость её численности от численности флагеллят в целом и от био-

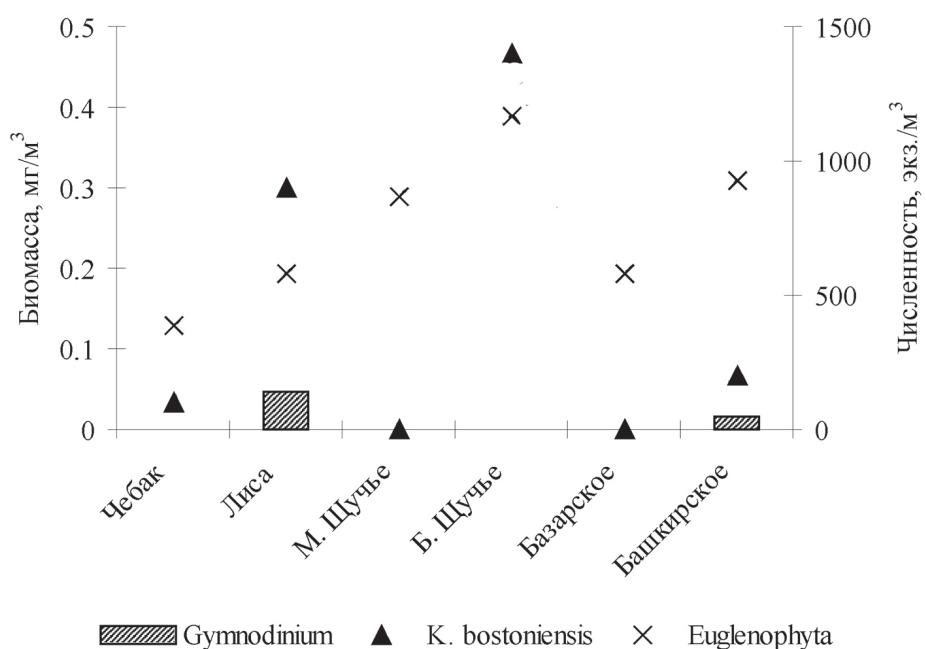


Рис. 12. Численность *K. bostoniensis* и биомасса *Gymnodinium* и *Euglenophyta* в озёрах Средней Волги (Присурье) (2018 г., лето).

массы доминирующих групп (Cryptophyta и Dinophyta) не установлена. Тем не менее, в оз. Лиса отмечено более высокое по сравнению с другими озёрами количественное развитие чужеродного вида, которое наблюдается одновременно с более массовым развитием в этом водоёме динофитовой водоросли *Gymnodinium mitratum* Schiller, в оз. Большое Щучье – эвгленовых водорослей (по биомассе доминирует *Trachelomonas volvocina* Ehrenberg) (рис. 12). Следует также отметить, что эти группы одноклеточных водорослей, так же, как и поглощаемые аборигенной коловраткой *K. longispina* мелкие безжгутиковые формы, предпочитают сходные условия – менее трофные воды с высокой прозрачностью [Семенченко, Разлуцкий, 2010], что объясняет совместное обитание обоих видов.

Аборигенная *K. longispina* в связи с наличием длинных шипов такими хищниками, как *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, практически не выедается (рис. 10, 11) [Рогозин, 2020]. Более того, увеличивает свою численность в периоды выедания этим хищником пищевых конкурентов – коловраток *Keratella cochlearis* и *K. irregularis* [Hofmann, 1987; Рогозин, 2020], вероятно, за счёт поглощения не потреблённых ими пищевых ресурсов. Чужеродная коловратка *K. bostoniensis*

так же в связи с морфологическими приспособлениями не сильно зависит от хищников [Mantovano et al., 2021]. Известно [Жданова, Добрынин, 2011], что она потребляется коловратками *A. herrickii* de Guerne, 1888 и *A. brightwellii* Gosse, 1850, а не доминирующей по численности и встречаемости в исследуемых регионах *A. priodonta*, а также зависит от обилия копеподит III–IV стадий веслоного рака *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857). В наблюдаемых озёрах достоверная ($p < 0.05$) связь численности *K. bostoniensis* с хищными коловратками не установлена (рис. 10). В ряде исследований, в том числе экспериментальных, было показано, что хищники (рода *Chaoborus*) не влияют на *K. bostoniensis* в летний период, когда этот вид становится доминантным, в то же время активно потребляя других коловраток [Havens, 1990]. В исследованиях, проведённых в карстовых водоёмах, была получена положительная связь как численности *K. bostoniensis*, так и численности других коловраток, ведущих сходный образ жизни, с обилием хищных видов [Шурганова и др., 2021], что, по мнению авторов, отражало не столько связь этого вида с хищниками, сколько общий подъём численности хищников вслед за численностью жертв, и не доказывает связи *K. bostoniensis* с хищными видами. Помимо рассмотренных нами биотических

взаимоотношений, влияния пищевых ресурсов, конкуренции с ведущими сходный образ жизни видами, выедания хищными видами ряд авторов также рассматривают конкурентные взаимоотношения между *K. bostoniensis* и ветвистоусыми ракообразными (Cladocera) [Arcifa et al., 2020] и приходят к выводу, что в отдельные периоды эти отношения между коловратками и ветвистоусыми ракообразными существуют. Хотя в данной работе такие взаимоотношения подробно не рассмотрены, стоит подчеркнуть, что максимальные количественные показатели *K. bostoniensis* в ряде водоёмов Присурья отмечены в осенний период, когда пресс конкуренции ветвистоусых ракообразных (особенно таких крупных, как *Daphnia* spp.), наиболее обильных в летний период, снижается (рис. 9).

Заключение

В исследованных водоёмах Верхней Волги и нижнего течения р. Сура (Средняя Волга) отмечены близкородственные виды коловраток: обычный для фауны обоих регионов *K. longispina* и чужеродный *K. bostoniensis*. Оба вида встречаются в планктоне круглогодично, чаще регистрируются осенью или весной, достигая наибольшей численности в эти периоды года и характеризуясь значительным её варьированием в сезонной и межгодовой динамике. Чужеродная *K. bostoniensis* обитает не только совместно с аборигенным видом, но и самостоятельно, причём в более мелководных водоёмах. Диапазон предпочтаемых видами условий, вероятно, определяется тем спектром факторов, который необходим для развития пищевых ресурсов. Коловратки потребляют различные группы продуцентов и редуцентов, предпочитающих сходные условия – более прозрачные и менее трофные воды, что определяет совместное обитание чужеродного и аборигенного видов в водоёмах. Одновременно, чужеродный вид характеризуется большим диапазоном толерантности в отношении абиотических факторов: глубоководности водоёма, формы его котловины, прозрачности, трофности, что способствует более широкому его распространению, в сравнении с аборигенным, в водоёмах При-

сурья. Конкурентные отношения не установлены. Поскольку действие хищников также не очевидно, а пищевых ресурсов достаточно, чужеродная *K. bostoniensis* относительно быстро распространилась в Присурье без ущерба для близкородственного аборигенного вида.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Осмелкину Е.В., Егорову Л.В., Кузьмину Е.М. и Александрову А.Н. (Государственный природный заповедник «Присурский», Чебоксары) за помощь в сборе материалов в озёрах Присурья, Сиделеву С.И. (Ярославский государственный университет) за помощь в сборе материалов в водоёмах Верхней Волги и предоставление данных по гидрохимии и содержанию хлорофилла, а также Иванову Д.В. и Зиганшину И.И. (Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, Казань) за предоставление данных по гидрохимии и Тарасовой Н.Г. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти) за предоставление информации по фитопланктону.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации на 2022 г. (тема № 122072100053-1), а также при частичной финансовой поддержке РФФИ и Кабинета Министров Чувашской Республики (грант № 16-44-210356р_а) и Всероссийской общественной организации «Русское географическое общество» (гранты 29/2018-Р и 32/2019-Р).

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

- Аладин Н.В., Плотников И.С. Воздействие видов-всепленцев на биоразнообразие Каспийского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 275–296.
- Александров А.Н. Морфометрические показатели ряда водоёмов государственного природного заповедника «Присурский» и его охранной зоны // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2017. Т. 32. С. 3–9.
- Александров А.Н. Морфометрия озёр северо-запада и запада охранной зоны государственного природного заповедника «Присурский» // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2018. Т. 33. С. 3–17.
- Александров А.Н., Васильев Р.В. Морфометрические показатели ряда озёр охранной зоны государственного природного заповедника «Присурский» // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2016. Т. 31. С. 5–10.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 45–52.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биология внутренних вод. 2018. № 1. С. 55–59.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М., 1975. 220 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Типография Россельхозакадемии, 1998. 319 с.
- Осмелкин Е.В., Суин М.В., Александров А.Н., Подшивалина В.Н. Морфометрические показатели ряда озёр Государственного природного заповедника «Присурский» и его охранной зоны // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2012. Т. 27. С. 61–68.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Подшивалина В.Н. Фауна планктонных коловраток и ракообразных пойменного озера с карстово-суффозионным провалом: Озеро Большое Щучье, пойма нижнего течения реки Сура, Среднее Поволжье // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2016. Т. 31. С. 132–137.
- Рогозин А.Г. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Kellicottia*, *Plationus*, *Platyias* // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 3. С. 243–252.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 541 с.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Экологическое качество поверхностных вод. Минск: Беларус. навука, 2010. 329 с.
- Сигарева Л.Е. Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоёмов / РАН ИБВ им. И.Д. Папанина. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 75–85.
- Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Практическое руководство по гидрохимии. М.: Изд-во Московского университета, 1980. 196 с.
- Фёдоров Е.Д., Кондрин Е.К., Левич А.П. Ранговое расположение фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236. № 1. С. 264–267.
- Шурганова Г.В., Золотарёва Т.В., Кудрин И.А., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю. Численность родственных видов *Kellicottia longispina* (Rousselet, 1908) и *K. bostoniensis* (Kellicott, 1879) (Rotifera: Brachionidae) в сообществах зоопланктона Пустынско-озёрно-речной системы (Нижегородская область) // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 1. С. 116–133.
- Arcifa M.S., Souza B.B., Moraes-Junior C.S., Corrêa Bruno C.G. Functional groups of rotifers and an exotic species in a tropical shallow lake // Scientific Reports. 2020. 10:14698. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71778-1>
- Bezerra-Neto J.F., Aguila L.A., Landa G.G., Pinto-Coelho R.M. The exotic rotifers *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the zooplankton community in the tropical reservoir // Lundiana. 2004. Vol. 5. P. 151–153.
- Bogdan K.G., Gilbert J.J. Quantitative comparison of food niches in some freshwater zooplankton: A multitracer-cell approach // Oecologia. 1987. Vol. 72. P. 331–340.
- Cajo ter Braak C.J.F. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 1988.
- Carlson R.A. A trophic state index for lakes // Limnology and oceanography. 1977. Vol. 22. No. 2. P. 361–369. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.2.0361>
- De Paggi J. New Data on the Distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): Its Presence in Argentina // Zoologischer Anzeiger. 2002. No. 241. P. 363–368.
- Galkovskaja G.A. Planktonic rotifers and temperature // Hydrobiologia. 1987. Vol. 147. P. 307–317.
- Havens K.E. Chaoborus predation and zooplankton community structure in a rotifer-dominated lake // Hydrobiologia. 1990. Vol. 198. P. 215–226.
- Hofmann W. Population dynamics of hypolimnetic rotifers in the Pluss-see (North Germany) // Hydrobiologia. 1987. Vol. 147. P. 197–201.
- Macêdo R.L., Franco A.C.S., Klippe G., Oliveira E.F., Silva L.H.S., dos Santos L.N., Branco C.W.C. Small in size but rather pervasive: the spread of the North American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) through Neotropical basins // BioInvasions Records. 2020. Vol. 9. No. 2. P. 287–302. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.2.14>

- Mantovano T., Diniz L.P., Oliveira da Conceição E., Rosa J., Bonecker C.C., Bailly D., Ferreira J.H.D., Rangel T.F., Lansac-Tôha F.A. Ecological niche models predict the potential distribution of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) across the globe // Hydrobiologia. 2021. 848. P. 299–309. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04435-3>
- Oliveira F.R., Lansac-Tôha F.M., Meira B.R., Segovia B.T., Cochak C., Machado Velho L.F. Effects of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) on the microbial food web components // Aquatic Ecology. 2019. No. 53. P. 581–594.
- Picapedra P.H.S., Fernandes C., Baumgartner G., Sanches P.V. Zooplankton communities and their relationship with water quality in eight reservoirs from the midwestern and southeastern regions of Brazil // Brazilian Journal of Biology. 2021. Vol. 81. No. 3. P. 701–713. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.230064>
- Primicerio R. Seasonal changes in vertical distribution of zooplankton in an oligotrophic, subarctic lake (Lake Takvatn, Norway) // Limnologica. 2000. Vol. 30. P. 301–310.
- Rutovskaya M.V., Aleksandrov A.N., Podshivalina V.N., Soboleva A.S., Glushenkov O.V. Habitat conditions of Desmansa moschata (Talpidae, Eulipotyphla, Mammalia) in the buffer zone of the Prisurskiy State Nature Reserve (Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2020. Т. 5 (Suppl. 2). С. 36–46. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.011>
- Segers H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. Auckland: MagnoliaPress, 2007. 104 p.
- Shea K., Chesson P. Community ecology as framework for biological invasions // Trends Ecology Evolution. 2002. No. 17 (1). P. 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Shurganova G.V., Gavrilko D.E., Il'in M.Iu., Kudrin I.A., Makeev I.S., Zolotareva T.V., Zhikharev V.S., Golubeva D.O., Gorkov A.S. Distribution of Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Water Bodies and Watercourses of Nizhny Novgorod Region// Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8. No. 4. P. 393–402.
- Wetzel R.G. Limnology: Lake and River Ecosystems. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N.G., Lobunicheva E.V., Rodionova N.V., Shurganova G.V., Kulakov D.V., Il'in M.Yu. Distribution and ways of dispersion of American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 4. P. 308–320.

***KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) AND *K. LONGISPINA* (KELLICOTT, 1879) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE): THE PATTERN OF THE OCCURRENCE AND SPREAD IN THE LAKES IN THE UPPER AND MIDDLE VOLGA**

© 2023 Podshivalina V.N.^{a, b, *}, Semenova A.S.^{c, d **}

^a Prisursky State Nature Reserve, Cheboksary, 428034, Russia

^b Chuvash State University, Cheboksary, 428015, Russia

^c Atlantic branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography “VNIRO” (“AtlantNIRO”), Kaliningrad, 236022, Russia

^d Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742, Russia
e-mail: *verde@mail.ru; **a.s.semenowa@mail.ru

In lakes of the Upper Volga (Yaroslavl district) and in the lower course of the Sura River (Middle Volga), closely related rotifers – common for both studied regions native *K. longispina* and alien *K. bostoniensis* – were found. Both species occur all year round and more frequently in spring or autumn, when they are the most abundant. Alien rotifer *K. bostoniensis* occurred not only simultaneously with indigenous species, but also separately, in more shallow waterbodies. Alien species is more tolerate to bathymetry, basin form, transparency and the trophy state of the waterbody. This likely facilitates wider distribution of the *K. bostoniensis* in the Sura basin waterbodies compared to indigenous species. Alien species *K. bostoniensis* spread relatively quickly in the Sura basin without any harm to closely related indigenous species, to which it is not a competitor.

Key words: *Kellicottia bostoniensis*, *Kellicottia longispina*, alien species, factors, floodplain waterbodies, Upper Volga, Middle Volga, Prisursky Nature Reserve.

ИЗМЕНЕНИЕ РЯДА ХАРАКТЕРИСТИК ОДУВАНЧИКА ЛЕКАРСТВЕННОГО (*TARAXACUM OFFICINALE WIGG*) ПРИ ИНВАЗИИ В АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫЕ РАЙОНЫ ВЫСОКОГОРЬЯ

© 2023 Реутова Н.В.^a, *, Малаева М.Б.^a, Дреева Ф.Р.^a, Реутова Т.В.^a,
Джамбетова П.М.^b, **

^a Федеральный научный центр «Кабардино-Балкарский научный центр Российской академии наук»,
г. Нальчик, 360010, Россия

^b Чеченский государственный университет, г. Грозный, 364037, Россия
e-mail: *reutova371@mail.ru; **petimat-lg@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023. После доработки 29.04.2023. Принята к публикации 18.05.2023

Были изучены хромосомные числа, высота растений, количество соцветий на одно растение, количество семян на одно соцветие, масса семян, всхожесть и энергия прорастания семян *Taraxacum officinale* Wigg, произрастающих на высотах 200, 600, 1300, 2050, 2700 и 3050 м над уровнем моря (Центральный Кавказ). Исследования проводились в 2013, 2014 и 2018 гг. на одних и тех же площадках. Хромосомные числа определяли цитогенетическим методом. У вида *T. officinale* при инвазии в антропогенно нарушенные территории высокогорья в популяциях преобладают высоко полиплоидные особи. Отмечена тенденция к снижению количества плодов на одно соцветие и уменьшение числа соцветий на одно растение (что наблюдалось не во все годы). Увеличение массы семян, характерное для полиплоидных растений, поддерживалось естественным отбором и в условиях высокогорья. Всхожесть и энергия прорастания не изменялись с увеличением высоты над уровнем моря.

Ключевые слова: высотный градиент, высота растений, масса плодов, полипloidия.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-151-162

Введение

Влияние условий высокогорья на растения начали изучать ещё в конце XIX – начале XX в. Данному вопросу посвящено большое количество работ. Значительное внимание уделялось изучению видового разнообразия высокогорных экосистем и изучению причин этого разнообразия [Körner, 1995; Bowman, Damm, 2002; Körner, Spehn, 2002; Grytnes, 2003]. В последние годы появились работы по изучению распространения чужеродных видов по высотному градиенту на территории Центрального и Западного Кавказа [Шхагапсоев и др., 2018; Акатора, Акатор, 2019; Чадаева и др., 2019].

К настоящему времени установлен целый ряд морфологических, анатомических и физиологических особенностей, присущих растениям высокогорья. Так, кроме уменьшения высоты растений значительно уменьшается площадь листовой поверхности, но не изменяется количество листьев [Körner et al.,

1989; Cordell et al., 2012]. С увеличением высоты над уровнем моря не изменяется размер цветков, но увеличивается длительность цветения отдельных цветков [Blionis et al., 2001; Blionis, Vokou, 2002; Fabbro, Körner, 2004]. Выявлена корреляция аномалий пыльцы у сосны обыкновенной с высотой местообитания, но не отмечена связь между качественными показателями пыльцы и градиентом высоты [Моллаева, Темботова, 2022]. Заметные изменения происходят в анатомическом строении листьев. Увеличивается толщина листьев за счёт увеличения количества клеточных слоёв палисадной паренхимы и увеличения размеров воздухоносных полостей в мезофилле, увеличивается толщина клеточных стенок в эпидермисе, увеличивается плотность и изменяется распределение устьиц на листьях. Несмотря на уменьшение размеров растений, размеры клеток не изменяются [Körner et al., 1989]. Также изучались физиологические особенности растений высокогорья, а

именно, процесс фотосинтеза [Körner et al., 1988, 1991], и изменение химического состава в связи с повышенным уровнем УФ-В облучения [Ziska et al., 1992; Rau, Hofmann, 1996; Bernal et al., 2013] и понижением температур [Rathore et al., 2018]. В условиях высокогорья имеет место повышенный фон ультрафиолетового излучения. Аборигенные виды приспособились к этому. Так, Shi с соавторами [2004] показали, что дополнительное облучение УФ-В не оказывает влияния на интенсивность фотосинтеза у высокогорных растений *Saussurea superba* и *Gentiana straminea*, обитающих на высоте 3200 м.

Несмотря на то, что проблема влияния природного стресса на растения в настоящее время привлекает к себе пристальное внимание из-за глобального потепления и разрушения озонового слоя, основными изучаемыми факторами стали УФ излучение, высокие температуры, засуха и случаи участившихся весенних похолоданий. В условиях высокогорья есть возможность изучить комплексное влияние всех этих факторов, но этот вопрос изучался меньше [Grytnes, 2003; Shimono et al., 2010].

В данной работе представлены результаты исследования влияния условий высокогорья на растения на примере *T. officinale*. Регион Центрального Кавказа даёт уникальные возможности для изучения влияния природного стресса на живые организмы. С ростом высоты над уровнем моря закономерно снижается температура, усиливается солнечная радиация, повышаются суточные колебания температур, снижается парциальное давление углекислого газа и водяного пара, возрастает роль ветра как экологического фактора, изменяется почвенный состав [Нахуцришвили, Гамцемидзе, 1984]. Таким образом, происходит изменение практически всех абиотических факторов. Для изучения этого комплексного влияния изменяющихся природных факторов на живые организмы особую значимость имеет изучение видов, представители которых могут обитать на разных высотах. В связи с этим особый интерес представляют растения, главным образом те из них, которые произрастают в большом диапазоне высот. Одним из таких универсальных видов является одуванчик ле-

карственный (*T. officinale*). Представители этого вида вслед за человеком (при строительстве канатных дорог в Приэльбрусье) поднялись в горы до высоты более 3000 м над уровнем моря. Одуванчик лекарственный является хорошо изученным видом, который уже давно широко используется для целей мониторинга состояния окружающей среды [Савинов, 1998; Евсеева и др., 2002; Позолотина и др., 2006]. Мы также ранее использовали этот вид для изучения генотоксического влияния загрязнения окружающей среды тяжёлыми металлами и нефтепродуктами [Джамбетова и др., 2005; Reutova et al., 2018].

Целью данной работы является изучение изменения ряда морфологических и цитогенетических характеристик *T. officinale* при его инвазии в антропогенно нарушенные территории высокогорья (Центральный Кавказ). Эти работы были начаты в 2013–2014 гг. В 2018 г. они были повторены на тех же самых площадках.

Материалы и методы

Работы по изучению влияния условий высокогорья на растения на примере *T. officinale* проводились в 2013, 2014 и 2018 гг. в разных районах Кабардино-Балкарской Республики (КБР, Россия) на высотах 200 м ($43^{\circ}44'30''$ с. ш.; $44^{\circ}12'25.5''$ в. д.), 600 ($43^{\circ}27'07.7''$ с. ш.; $43^{\circ}33'57.3''$ в. д.), 1300 ($43^{\circ}19'32.8''$ с. ш.; $42^{\circ}47'53.8''$ в. д.), 2050 ($43^{\circ}14'54.0''$ с. ш.; $42^{\circ}32'37.8''$ в. д.), 2700 ($43^{\circ}14'26.3''$ с. ш.; $42^{\circ}30'24.1''$ в. д.) и 3050 м ($43^{\circ}14'27.5''$ с. ш.; $42^{\circ}29'51.8''$ в. д.) над уровнем моря. В качестве объекта исследования был выбран одуванчик лекарственный (*T. officinale*) семейство Сложноцветные (Asteraceae). Это связано с тем, что представители данного вида широко распространены в равнинной, предгорной и горной зонах. При строительстве канатных дорог более 50 лет назад они поднялись до высот более 3000 м. На этих высотах одуванчик лекарственный произрастает только на южных склонах рядом со станциями канатных дорог на горах Чегет и Эльбрус и преимущественно занимает нарушенные участки, защищённые от ветра строениями. В других местах КБР на таких значительных высотах этот вид не встречается.

Площадки для изучения растений располагались в сельских районах, вдали от населённых пунктов на расстоянии более 200 м от дорог. Пункт отбора растений «1300» расположен на днище ущелья в долине р. Баксан. Площадка на высоте 2050 м также расположена на днище этого же ущелья, но на 23 км выше вверх по долине реки. Последние две площадки находятся в окрестности станций канатной дороги на горе Чегет и расположены на высотах 2700 и 3050 м над уровнем моря с перепадом высот 350 м. Точки отбора растений приведены на рисунке.

Для каждой высоты обследовали не менее 30 растений. Изучаемыми морфологическими признаками были: высота цветоноса, количество соцветий на одно растение, количество плодов на одно соцветие. Непосредственно на участках измеряли высоту растений и подсчитывали количество соцветий, имеющихся у каждого растения на момент обследования. Для определения количества плодов на одно соцветие с каждого обследуемого растения

брали одно соцветие в стадии неполного созревания, чтобы избежать потерь плодов. Каждое соцветие помещали в маркированный бумажный пакет. Количество плодов подсчитывали при дальнейшей камеральной обработке материала.

Для проведения дальнейших исследований не менее чем с 50 растений для каждой высоты собирали семянки. На высотах 200 и 600 м над уровнем моря плоды собирали в конце апреля – начале мая. На высотах 1300 и 2050 м – в конце мая. На высотах 2700 и 3050 м – в конце июля, поскольку на этих высотах плоды созревают только к этому сроку.

Собранные семянки просушивали на воздухе до воздушно-сухого состояния и хранили в маркированных бумажных пакетах. Для определения массы плодов, всхожести и энергии прорастания срок хранения для всех высот был одинаковым и составлял один-два месяца. Для определения массы плодов для каждой высоты отсчитывали 1000 зрелых плодов примерно одинакового размера и

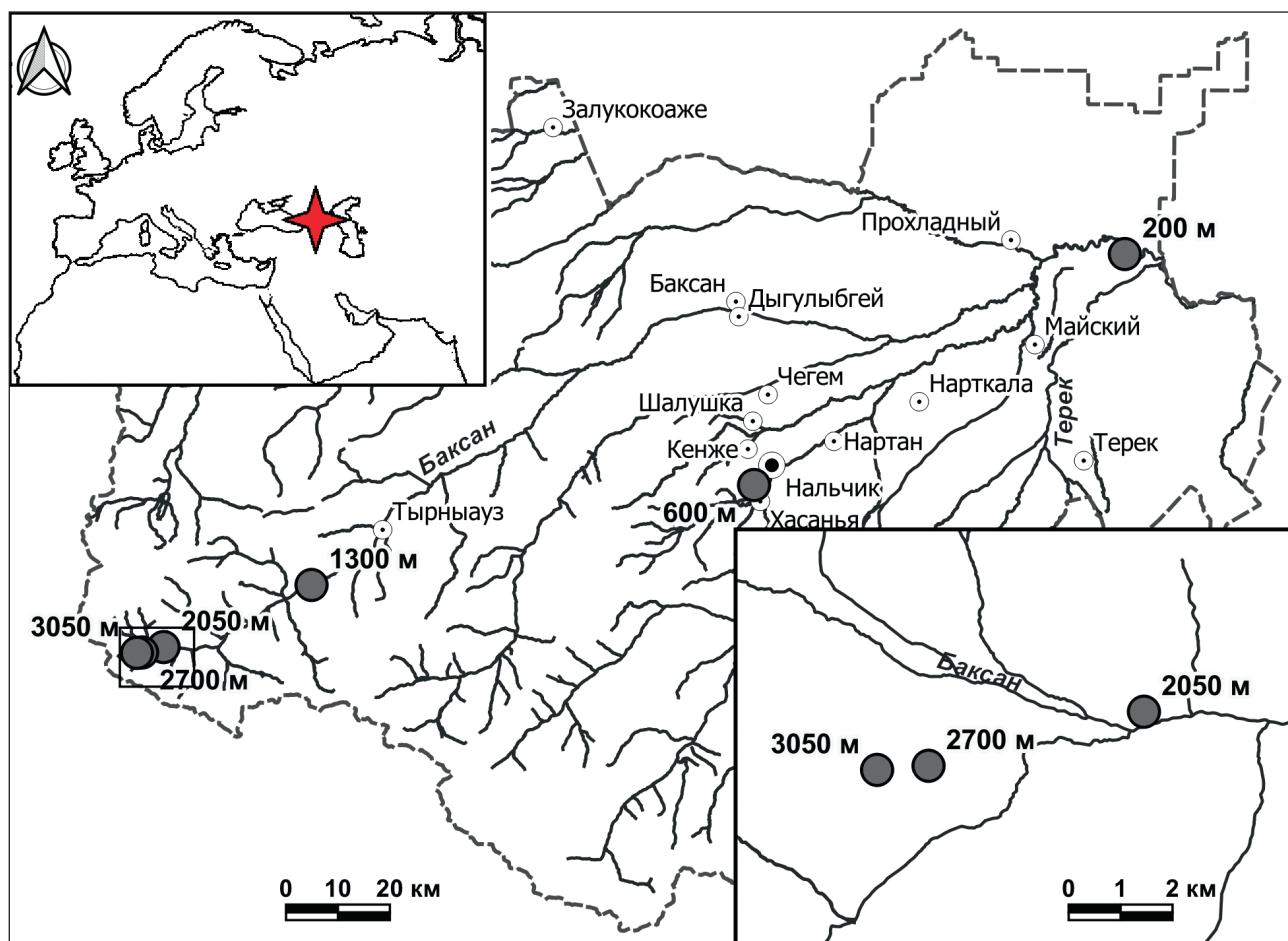


Рис. Места отбора растений.

взвешивали на аналитических весах. Измерения проводили в пяти повторностях для каждой высоты.

Для определения всхожести и энергии прорастания (ЭП) семянки проращивали в чашках Петри по 100 штук в каждой в пяти повторностях для каждой высоты. Проращивали на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре в течение 10 дней и ежедневно подсчитывали количество проросших семянок. Проросшими считали те, у которых появились корешки длиной не менее половины длины плода. Энергию прорастания определяли как средний срок прорастания одной семянки.

Хромосомный набор определяли цитологическими методами. Для этого семянки проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре до появления корешков длиной 5–10 мм. Затем проростки помещали в 0.05%-й раствор колхицина на 3 часа, промывали дистиллированной водой и фиксировали в свежеприготовленной спирт-уксусной (3:1) смеси. Зафиксированные проростки хранили в ходильнике при +4 °C. Проростки окрашивали 2.5%-м орсеином (Merck) в 45%-й уксусной кислоте и готовили временные давленные препараты по общепринятой методике. Анализ препаратов производили с использованием иммерсионного объектива. Для каждой высоты определяли хромосомный набор не менее чем для 50 проростков.

Статистическую обработку проводили с использованием стандартных методов математической статистики. Использованы библиотеки языка программирования python. Для выявления тесноты связи исследуемых признаков с высотой использован непараметрический метод ранговой корреляции Спирмена.

Результаты исследования

В таблице 1 приведены результаты количественного измерения морфологических признаков растений. В таблицах 1 и 2 приведены средние значения признака и стандартная ошибка среднего ($\pm m$). Поскольку распределение признаков во все годы отличалось от нормального, для установления наличия

их зависимости от высоты были использованы непараметрические методы: определён коэффициент ранговой корреляции Спирмена и проведены тесты на его статистическую значимость на уровне 0.05.

Уменьшение размеров растений с увеличением высоты над уровнем моря – факт общеизвестный. В 2013 и 2014 гг. наблюдалась чёткая высокозначимая отрицательная корреляция этого признака с высотой произрастания. Но в 2018 г. эта зависимость слабая, статистически не значимая.

Поскольку вариабельность полигенно наследуемых количественных признаков является, в том числе, и показателем генетического разнообразия, мы рассчитали коэффициенты вариации (табл. 1). По признаку «высота растений» на высотах 2700 и 3050 м над уровнем моря коэффициенты вариации были выше, чем на более низких высотах. Это свидетельствует о том, что и генетическое разнообразие растений по этому признаку на этих высотах также больше.

По показателю «количество соцветий на одно растение» и «количество плодов на одно соцветие» значимой корреляции с высотой над уровнем моря не наблюдалось.

Масса плодов закономерно возрастала с увеличением высоты над уровнем моря (табл. 2). Конкретные значения веса семянок по годам отличаются незначительно. Увеличение веса с ростом высоты над уровнем моря чётко просматривается все три года. Также все три года отмечается снижение веса семянок на предельной для данного вида высоте 3050 м по сравнению с высотой 2700 м над уровнем моря.

В таблице 2 также приведены данные по всхожести и энергии прорастания. Эти исследования проводились с использованием семенного потомства растений с разных высот. Материнские растения, произраставшие на высотах 2050 м и более, подвергались воздействию условий высокогорья. Несмотря на это, никаких закономерностей в изменении этих показателей с ростом высоты над уровнем моря мы не выявили.

В таблице 3 приведены данные по хромосомным числам растений одуванчика, обитающих на разных высотах. Следует отме-

Таблица 1. Морфологические признаки растений одуванчика лекарственного, средняя \pm m (коэффициент вариации)

Высота над уровнем моря (м)	Высота растений (см)	Количество соцветий на одно растение (шт)	Количество плодов на одно соцветие (шт)
2013 г.			
200	25.22 \pm 0.995 (0.24)	4.42 \pm 0.43 (0.59)	93.46 \pm 6.46 (0.32)
600	25.31 \pm 1.08 (0.25)	2.54 \pm 0.21 (0.50)	132.10 \pm 7.17 (0.32)
1300	15.91 \pm 0.66 (0.24)	1.73 \pm 0.16 (0.54)	76.59 \pm 5.84 (0.45)
2050	22.04 \pm 0.98 (0.28)	4.92 \pm 0.38 (0.49)	170.10 \pm 6.48 (0.24)
2700	18.70 \pm 1.36 (0.40)	3.66 \pm 0.65 (0.98)	84.40 \pm 6.67 (0.43)
3050	10.94 \pm 0.89 (0.48)	4.14 \pm 0.38 (0.55)	77.26 \pm 3.28 (0.25)
Корреляции с высотой над уровнем моря	-0.9 <i>p</i> = 0.0374	-0.1 <i>p</i> = 0.8729	-0.3 <i>p</i> = 0.5441
2014 г.			
200	24.73 \pm 1.10 (0.24)	4.33 \pm 0.66 (0.83)	137.77 \pm 8.56 (0.34)
1300	17.63 \pm 1.15 (0.36)	2.53 \pm 0.27 (0.59)	99.70 \pm 6.88 (0.38)
2050	16.89 \pm 0.87 (0.27)	3.18 \pm 0.46 (0.77)	123.60 \pm 6.17 (0.27)
2700	16.43 \pm 1.06 (0.36)	2.00 \pm 0.27 (0.75)	67.13 \pm 4.27 (0.35)
3050	12.26 \pm 1.11 (0.47)	2.56 \pm 0.30 (0.60)	70.15 \pm 5.39 (0.40)
Корреляции с высотой над уровнем моря	-1.0 <i>p</i> = 0	-0.5 <i>p</i> = 0.391	-0.8 <i>p</i> = 0.1041
2018 г.			
200	29.90 \pm 1.565 (0.29)	3.70 \pm 0.52 (0.77)	104.20 \pm 7.72 (0.41)
600	15.57 \pm 0.66 (0.23)	1.80 \pm 0.175 (0.53)	60.03 \pm 6.27 (0.43)
1300	15.91 \pm 0.66 (0.24)	1.73 \pm 0.16 (0.54)	76.59 \pm 5.84 (0.45)
2050	11.77 \pm 0.54 (0.27)	3.67 \pm 0.31 (0.46)	134.60 \pm 7.13 (0.29)
2700	27.37 \pm 1.21 (0.24)	3.63 \pm 0.63 (0.90)	111.00 \pm 12.49 (0.62)
3050	19.02 \pm 1.32 (0.38)	5.70 \pm 0.64 (0.81)	108.80 \pm 7.97 (0.40)
Корреляции с высотой над уровнем моря	-0.0857 <i>p</i> = 0.8717	0.6 <i>p</i> = 0.208	0.5429 <i>p</i> = 0.2657

Таблица 2. Характеристики семенного размножения одуванчика лекарственного (средняя \pm m)

Высота над уровнем моря (м)	Всхожесть (%)	Энергия прорастания (сутки)	Масса 1000 плодов (г)
2013 г.			
200	43.2 \pm 2.94	5.87 \pm 0.04	0.317 \pm 0.005
600	47.4 \pm 2.75	5.92 \pm 0.12	0.403 \pm 0.005
1300	57.5 \pm 3.07	6.39 \pm 0.04	0.356 \pm 0.004
2050	69.8 \pm 2.33	6.20 \pm 0.32	0.448 \pm 0.001
2700	37.0 \pm 3.03	4.87 \pm 0.12	0.598 \pm 0.006
3050	69.8 \pm 2.33	6.20 \pm 0.32	0.457 \pm 0.013
2014 г.			
200	23.67 \pm 2.4	7.43 \pm 0.09	0.442 \pm 0.008
600	66.5 \pm 2.72	5.73 \pm 0.20	0.560 \pm 0.005
1300	60.33 \pm 1.45	5.49 \pm 0.08	0.374 \pm 0.004
2050	44.33 \pm 3.48	5.87 \pm 0.30	0.480 \pm 0.006
2700	56.33 \pm 8.35	6.08 \pm 0.40	1.139 \pm 0.009
3050	25.67 \pm 1.33	6.86 \pm 0.16	0.746 \pm 0.136
2018 г.			
200	25.0 \pm 2.83	8.22 \pm 2.10	0.423 \pm 0.004
600	66.5 \pm 2.72	5.73 \pm 0.20	0.560 \pm 0.005
1300	57.5 \pm 3.07	6.39 \pm 0.04	0.356 \pm 0.004
2050	51.2 \pm 3.01	5.60 \pm 0.21	0.521 \pm 0.013
2700	22.75 \pm 5.39	7.66 \pm 0.18	0.639 \pm 0.026
3050	30.75 \pm 3.15	7.51 \pm 0.11	0.582 \pm 0.028

Таблица 3. Хромосомные числа одуванчика лекарственного (*T. officinale*)

Высота над уровнем моря (м)	Хромосомные числа					
	16 (2n)	24 (3n)	32 (4n)	48 (6n)	72 (9n)	96 (12n)
	Количество растений					
200	1	48	1	0	0	0
600	0	47	1	2	0	0
1300	0	50	0	0	0	0
2050	1	49	0	0	0	0
2700	0	4	23	5	11	7
3050	0	0	0	0	26	24

тить, что мы определяли хромосомные числа с использованием цитогенетических методов. В связи с этим подсчёт хромосом у высоко полиплоидных видов сильно затруднён. В клетках с 96 хромосомами очень сложно точно подсчитать количество хромосом. Поэтому в этих клетках возможны ошибки на 1–2 хромосомы. Но это не отменяет того факта, что уровень полидности на максимальных высотах значительно возрастает до 12n на высоте 3050 м.

До высоты 2050 м включительно (которая является границей естественного ареала данного вида) практически все растения являются триплоидами. С высоты 2700 м над уровнем моря уровень полидности начинает увеличиваться. В данной популяции растения имеют самые разнообразные наборы хромосом с преобладанием растений с 4n и 9n. В популяции растений на высоте 3050 м растения только с набором 9n и 12n примерно в одинаковых пропорциях.

Обсуждение результатов

Общеизвестным фактом, подтверждённым и в наших исследованиях, является уменьшение высоты растений с ростом абсолютных высот. Низкие температуры являются одной из основных причин уменьшения высоты растений [Körner et al., 1989; Cordell et al., 2012]. Как известно, условия высокогорья в вегетационный период характеризуются резкими перепадами суточных температур. На высотах 2700 и 3050 м в середине лета в ранние утренние часы при ясном небе возможны заморозки.

Ещё одной причиной уменьшения высоты растений с увеличением высоты над уровнем моря является ультрафиолетовое излучение. В связи с уменьшением озонаового слоя и усилением УФ-В радиации на поверхности Земли вопрос её влияния на живые организмы привлекает пристальное внимание в последнее время. M.A. Jansen с соавторами [1998] показали, что УФ-В облучение вызывает уменьшение высоты растений, площади листовой поверхности, увеличение толщины листьев, скручивание листьев и ряд других морфологических нарушений. Имеется ряд работ, в которых влияние УФ излучения изучали с использованием высокогорных видов растений [Shi et al., 2004; Zhu, Yang, 2015]. В интересной работе P. Zhu и L. Yang [2015] было показано, что у растений рапса (*Brassica napus* L.), выращиваемых в условиях высокогорья, при снижении уровня УФ-В излучения с помощью защитных экранов в полевых условиях наблюдается увеличение высоты растений и биомассы. Таким образом, УФ излучение является ещё одним фактором, влияющим на высоту растений.

Особое внимание мы обращаем на тот факт, что на экстремальных высотах 2700 и 3050 м в популяциях преобладают растения с высоким уровнем полидности. Общеизвестно, что с ростом полидности увеличиваются размеры клеток. С увеличением размера клеток коррелируют и изменения в морфологии растений: полиплоиды обычно более высокие и крепкие, с более крупными цветками и семенами. Это ведёт к росту потребностей в питательных веществах [Beest et al., 2012].

Но с ростом высоты над уровнем моря высота растений закономерно уменьшалась. Возможно, это объясняется тем фактом, что под влиянием условий высокогорья имеет место отбор более мелких фенотипов, которые более выгодны в условиях, ограничивающих рост [Kiełtyk, 2021]. Мелкие растения имеют сниженную потребность в ресурсах [Herrera, 2005], они более устойчивы к воздействию сильных ветров, характерных для горной местности [Takahashi, 2014]. Видимо поэтому, несмотря на высокий уровень полидности, высота растений всё же уменьшалась.

В популяциях растений, обитающих на высотах 2700 и 3050 м, отмечается более высокие значения коэффициентов вариации для показателя «высота растений» (табл. 1), что вполне согласуется с тем фактом, что полиплоиды имеют более высокую изменчивость [Beest et al., 2012; Madlung, 2013].

В условиях высокогорья кроме уменьшения высоты растений имеется тенденция к снижению их плодовитости, выражаяющаяся в уменьшении числа соцветий на одно растение и количества семян на одно соцветие. Но в наших исследованиях эта тенденция проявлялась только в 2014 г. для показателя количество соцветий на одно растение и в 2013 и 2014 гг. для показателя количество плодов на одно соцветие (табл. 1). Вопросы изменения плодовитости растений под влиянием естественных факторов окружающей среды давно привлекают внимание учёных. Исследования проводились в основном на сельскохозяйственных культурах. Так H. Shimono с соавторами [2007] показали, что воздействие низких температур воздуха и воды на рис в период формирования метёлки приводит к появлению стерильных колосков, а, следовательно, и к снижению урожайности. L. Xiao с соавторами [2018] пришли в выводу, что под влиянием низких температур в ранневесенний период урожайность озимой пшеницы снижается на 1.7–2.1% на каждый градус снижения температуры. Н. Ji с соавторами [2017] изучали по отдельности компоненты, из которых складывается урожай, и показали, что под влиянием низких температур в ранневесенний период происходит уменьшение числа колосьев на одно растение и количе-

ства семян на один колос озимой пшеницы. В условиях высокогорья даже в конце июля имеет место влияние низких температур, особенно в ночной период.

Ещё одной возможной причиной снижения плодовитости растений является УФ излучение. По данным ряда авторов [Liua et al., 2013; Bacelara et al., 2015], УФ излучение вызывает уменьшение количества плодов на одно растение сои и тритикале. Таким образом, можно предположить, что выявленная нами тенденция к снижению количества семян на одно соцветие и тенденция снижения числа соцветий на одно растение в условиях высокогорья обусловлены сочетанным действием низких температур и повышенного уровня УФ излучения. С уменьшением количества семян на одно соцветие мы столкнулись и при изучении влияния экстремальных условий высокогорья на растения ещё одного вида – подорожника большого (*Plantago major* L.) [Реутова и др., 2015].

Одним из исследованных морфологических признаков была масса 1000 плодов. Вопрос о влиянии условий окружающей среды на массу семян имеет достаточно долгую историю изучения. В том числе рассматривались и вопросы влияния высоты на этот признак. Имеющиеся в литературе данные весьма неоднозначны. Так в работе H. Guo с соавторами [2010] отмечено, что для пар родственных видов, обитающих на равнине и в высокогорье, у альпийских видов семена имеют большую массу. Но внутри видов у высокогорных популяций масса семян уменьшается с ростом высоты над уровнем моря. Сходные данные получены и Н. Ви с соавторами [2007]. Предполагается, что низкие температуры на больших высотах могут снижать интенсивность фотосинтеза, а более короткий вегетационный период сокращает время на формирование семян. С другой стороны, более крупные семена имеют более высокую выживаемость в условиях стресса и, соответственно, с ростом высоты над уровнем моря масса семян увеличивается [Oyama, 1993; Lord, 1994; Ayana, Bekele, 2000], что выявлено как для травянистых [Mariko et al., 1993; Piano et al., 1996; Blionis, Vokou, 2002], так и для древесных растений [Holm, 1994; Boulli, 2001].

Мы выявили закономерное возрастание массы плодов с ростом высоты над уровнем моря (табл. 2). Как известно, у полиплоидных растений масса семян больше по сравнению с их низкопloidными исходными формами [Beest et al., 2012; Madlung, 2013]. Более крупные семена с большим запасом питательных веществ, безусловно, полезный признак для обитания в экстремальных условиях высокогорья. Поэтому в данном случае этот признак, обусловленный высоким уровнем пloidности, поддерживался отбором (в отличие от признака «высота растений»). Но на высоте 3050 м масса плодов всё же снижалась по сравнению с высотой 2700 м над уровнем моря, но всё равно была больше, чем у растений равнин и низкогорья. Возможным объяснением этого является значительное сокращение длительности вегетационного периода на больших высотах. Как известно, среднегодовая температура снижается на 1 °C при подъёме на каждые 100 м. В соответствии с этим, продолжительность вегетационного периода также сокращается. Такое же увеличение массы семян с ростом высоты над уровнем моря мы обнаружили и у другого вида – подорожника (*Plantago major* L.) [Реутова и др., 2015].

Мы проращивали семянки при комнатной температуре (22±2 °C) и не выявили различий ни в показателях всхожести, ни в энергии прорастания семянок с разных высот, что вполне согласуется с имеющимися литературными данными. Особенности влияния условий проращивания на всхожесть и скорость прорастания семян альпийских растений были исследованы достаточно подробно [Fernandez-Pascual et al., 2021]. Было выявлено, что реакция на стратификацию и положительные температуры более выражена у строго альпийских видов при сравнении их с универсальными видами, которые могут обитать в альпийском поясе. Кроме того, семена растений, произрастающих на больших высотах, показывали большую всхожесть и скорость прорастания при более низких температурах по сравнению с низкогорными популяциями, но эти различия исчезали при температуре 25 °C [Mariko et al., 1993; Lord, 1994].

Строительство двух очередей канатных дорог на горе Чегет до высоты 2700 м проходило в 1963 и 1969 гг., а на высоту 3050 м – в 1966 г. Поэтому период заселения растениями одуванчика этих территорий насчитывает примерно полвека. Исследуемые популяции на высотах 2050, 2700 и 3050 м расположены практически на одной прямой с перепадом высот (см. рисунок). Популяция 2050 м расположена у подножья горы Чегет на левом берегу р. Баксан. Популяции 2700 и 3050 м – на правом берегу вверх по склону. Популяция 2700 м занимает площадь примерно 20 000 м². Популяция 3050 м совсем небольшая и занимает примерно 2000 м². На высоте 2050 м одуванчик лекарственный распространён по всему Приэльбрусью, и на рисунке отмечено расположение мест обследования растений.

Эти места посещают сотни тысяч туристов в год. Вегетационный период приходится на время наиболее массового туристического потока, когда в день эти территории посещают тысячи людей. Поэтому три высокогорных популяции не могут считаться изолированными друг от друга. Особенно тесно связаны между собой популяции 2700 и 3050 м. Популяции *T. officinale* на последних двух высотах расположены только на нарушенных строительством территориях станций канатных дорог. В естественных условиях обитания на таких высотах одуванчик лекарственный на территории КБР не встречается. Его также нет на склонах горы Чегет, над которыми проходит кресельная дорога. Если в естественных равнинных низко- и среднегорных популяциях представлены (за небольшим исключением) триплоидные растения, то на больших высотах преобладают высоко полиплоидные растения (табл. 3). На высоте 2700 м имеется целый набор растений с разной пloidностью и с явным преобладанием 4n и 9n растений. В популяции на высоте 3050 м представлены только 9n и 12n растения. Взаимное проникновение семян в эти популяции с более низко расположенных популяций (2050 м и особенно 2700 м) происходит постоянно, но, по-видимому, преимущественно выживают и сохраняются в условиях высокогорья только высоко полиплоидные растения. С другой стороны, семена полиплоидных рас-

тений с больших высот с высокой частотой проникают в естественные местообитания (высота 2050 м). Но в естественных условиях существования они не имеют преимуществ. Следовательно, по нашим данным, при расселении растений одуванчика лекарственного в условия высокогорья преимущество имеют высоко полиплоидные особи.

Вопрос влияния высотной поясности на хромосомные числа растений является спорным. В ряде работ приводятся данные о преобладании диплоидных видов в высокогорных популяциях по сравнению с низкогорными [Madlung, 2013]. С другой стороны, имеется целый ряд работ, доказывающих, что полиплоидия способствует успеху полиплоидных растений при их инвазии в новые значительно нарушенные территории с нестабильными условиями существования [Parisod, Besnard, 2007; Beest et al., 2012]. Полученные нами результаты подтверждают вторую точку зрения.

Предполагается, что генетическая избыточность и полисомное наследование являются лишь переходными эволюционными стадиями в жизни автополиплоида [Parisod et al., 2010]. Возраст изученных нами высокогорных популяций не превышает 50 лет, и размеры их весьма ограничены. Возможно, в будущей долгосрочной перспективе эти популяции либо исчезнут, поскольку полиплоидия, по мнению ряда авторов, является эволюционным тупиком [Soltis et al., 2014, 2015], либо подвергнутся процессу длительной диплоидизации, поскольку полиплоидия является транзитной стадией и способствует анеуплоидии [Van de Peer et al., 2017; Mandáková, Lysák, 2018].

Заключение

В данной работе впервые исследованы изменения ряда признаков одуванчика лекарственного при его инвазии в антропогенно нарушенные территории высокогорья. У *T. officinale* в экстремальных условиях высокогорья в популяциях представлены высоко полиплоидные особи. Срок существования популяций на данный момент не превышает полвека. Вероятно, это краткосрочный переходный период в существовании этих высокогорных популяций.

Несмотря на то, что в целом полиплоидные растения имеют большие размеры по сравнению с их диплоидными предшественниками, влияние условий высокогорья на морфологические признаки растений одуванчика лекарственного привело к уменьшению высоты растений. Это связано с тем, что в неблагоприятных условиях высокогорья отбор направлен на сохранение более мелких фенотипов. Также отмечена тенденция к снижению количества плодов на одно соцветие и уменьшение числа соцветий на одно растение (что наблюдалось не во все годы). Увеличение массы семян, характерное для полиплоидных растений, поддерживалось естественным отбором в условиях высокогорья. Всхожесть и энергия прорастания не изменились с увеличением высоты над уровнем моря.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках темы «Исследование динамики состава природных вод Северного Кавказа в зависимости от высотной зональности и биоиндикация влияния условий высокогорья на живые организмы». Регистрационный номер: ААА-А-А19-119011890119-7

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

- Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 25–29.
Джамбетова П.М., Реутова Н.В., Ситников М.Н. Влияние нефтезагрязнений на морфологические и цитогенетические характеристики растений // Экологическая генетика. 2005. Т. 3. № 4. С. 5–10.
Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Фролова Н.П., Храмова Е.С. Использование природных популяций *Taraxacum officinale* Wigg для оценки состояния техногенно нарушенных территорий // Экология. 2002. № 5. С. 393–396.

- Моллаева М.З., Темботова Ф.А. Качество и аномалии пыльцы сосны обыкновенной на Центральном Кавказе // Изв. РАН. Сер. бiol. 2022. № 3. С. 272–278.
- Нахуцришвили Г.Ш., Гамцемидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л.: Наука, 1984. 123 с.
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С., Жуйкова О.А., Северюхина О.А. Пути адаптаций ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию // Экология. 2006. № 6. С. 440–445.
- Реутова Н.В., Дреева Ф.Р., Реутова Т.В. Влияние условий высокогорья на морфогенетические характеристики подорожника большого (*Plantago major* L.) // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. 2015. Т. 64. № 2. С. 252–257.
- Савинов А.Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg) из биотопов с разным уровнем техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362–365.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к «чёрному списку» флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики): Часть вторая // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 96–113.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к «чёрному списку» флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 119–129.
- Ayana A., Bekele E. Geographical patterns of morphological variation in Sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) germplasm from Ethiopia and Eritrea: quantitative characters // Euphytica. 2000. Vol. 115. P. 91–104.
- Bacelara E., Moutinho-Pereira J., Ferreira H., Correia C. Enhanced ultraviolet-B radiation affect growth, yield and physiological processes on triticale plants // Proc. Environ. Sci. 2015. Vol. 29. P. 219–220.
- Beest M., Le Roux J.J., Richardson D.M., Brysting A.K., Suda J., Kubesová M., Pysek P. The More the Better? The Role of Polyploidy in Facilitating Plant Invasions // Annals of Botany. 2012. Vol. 109. P. 19–45.
- Bernal M., Llorens L., Julkunen-Tiiitto R., Badosa J., Verdaguer D. Altitudinal and seasonal changes of phenolic compounds in *Buxus sempervirens* leaves and cuticles // Plant Physiology and Biochemistry. 2013. Vol. 70. P. 471–482.
- Blionis G.J., Halley J.M., Vokou D. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olynipos, Greece // Ecography. 2001. Vol. 24. P. 696–706.
- Blionis G.J., Vokou D. Structural and functional divergence of *Campanula spatulata* subspecies on Mt Olympos (Greece) // Plant System and Evolution. 2002. Vol. 232. P. 89–105.
- Boulli A., Baaziz M., M'Hirit O. Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters // Euphytica. 2001. Vol. 119. P. 309–316.
- Bowman W.D., Damm M. Causes and consequences of alpine vascular plant diversity in the Rocky Mountains // In: Mountain Biodiversity, a Global Assessment. / Eds Körner C., Spehn E.M. The Parthenon Publishing Group, Boca Raton, 2002. P. 35–47.
- Bu H., Chen X., Xu X., Liu K., Jia P., Du G. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau // Plant Ecol. 2007. Vol. 191. P. 127–149.
- Cordell S., Goldstein G., Muller-Dombois D., Webb D., Vitousek P.M. Physiological and morphological in *Metrosideros* variation polymorpha, Physiological a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity // Oecologia. 2012. Vol. 113. P. 188–196.
- Fabbro Th., Körner Ch. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation // Flora. 2004. Vol. 199. P. 70–81.
- Fernandez-Pascual E., Carta A., Mondoni A., et al. The seed germination spectrum of alpine plants: a global metaanalysis // New Phytologist. 2021. Vol. 229. P. 3573–3586.
- Grytnes J.A. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 291–300.
- Guo H., Mazer S.J., Du G. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 1232–1242.
- Herrera J. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats // Ann. Bot. 2005. Vol. 95. P. 431–437.
- Holm S.O. Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* Coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden // Ecography. 1994. Vol. 17. P. 60–72.
- Jansen M.A.K., Gaba V., Greenberg B.M. Higher plants and UV-B radiation: balancing, damage, repair and acclimation // Trends Plant Sci. 1998. Vol. 3. P. 131–135.
- Ji H., Xiao L., Xia Y., Song H., Liu B., Cao W., Zhu Y., Liu L. Effects of jointing and booting low temperature stresses on grain yield and yield components in wheat // Agric. For. Meteorol. 2017. Vol. 243. P. 33–42.
- Kiełtyk P. Patterns of floral allocation along an elevation gradient: variation in *Senecio subalpinus* growing in the Tatra Mountains. // Alpine Botany. 2021. Vol. 131. P. 117–124.
- Körner Ch. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In: Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences. / Eds Chapin F.S., Körner C. Ecol. Studies 113, Springer, Berlin, 1995. P. 45–62.
- Körner Ch., Farquhar G.D., Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude // Oecologia. 1988. Vol. 74. P. 623–632.
- Körner Ch., Farquhar G.D., Wong S.C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends // Oecologia. 1991. Vol. 88. P. 30–40.
- Körner Ch., Neumayer M., Pelaez Menendez-Riedl S., Smeets-Scheel A. Functional Morphology of Mountain Plants // Flora. 1989. Vol. 182. Issues 5–6. P. 353–383.

- Körner Ch., Spehn E.M. Mountain Biodiversity, a Global Assessment. Parthenon, Boca Raton. 2002. 336 p.
- Liua B., Liua X., Li Ya.-Sh., Herbert S.J. Effects of enhanced UV-B radiation on seed growth characteristics and yield components in soybean // Field Crops Research. 2013. Vol. 154. P. 158–163.
- Lord J. Variation in *Festuca-novae-zelandiae* (Hack) Cockayne germination behaviour with altitude of seed source // New Zealand Journal of Botany. 1994. Vol. 32. P. 227–235.
- Madlung A. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools // Heredity. 2013. Vol. 110. P. 99–104.
- Mandáková T., Lysak M.A. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes // Current Opinion in Plant Biology. 2018. Vol. 42. P. 55–65.
- Mariko S., Koizumi H., Suzuki J., Furukawa A. Altitudinal variations in germination and growth-responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment // Ecol. Res. 1993. Vol. 8. P. 27–34.
- Oyama K. Geographic differentiation among populations of *Arabis serrata* Fr. and Sav. (Brassicaceae) // J. of Plant Res. 1993. Vol. 106. P. 15–24.
- Parisod C., Besnard G. Glacial *in situ* survival in the Western Alps and polytopic autoploidy in *Biscutella laevigata* L. (Brassicaceae) // Molecular Ecology. 2007. Vol. 16. P. 2755–2767.
- Parisod C., Holderegger R., Brochmann C. Evolutionary consequences of Autopolyploidy // New Phytologist. 2010. Vol. 186. P. 5–17.
- Piano E., Pecetti L., Carroni A.M. Climatic adaptation in subterranean clover populations // Euphytica. 1996. Vol. 92. P. 39–44.
- Rathorea N., Thakura D., Chawlaa A. Seasonal variations coupled with elevation gradient drives significant changes in eco-physiological and biogeochemical traits of a high altitude evergreen broadleaf shrub, *Rhododendron anthopogon* // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. Vol. 132. P. 708–719.
- Rau W., Hofmann H. Sensitivity to UV-B of plants growing in different altitudes in the Alps // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 148. P. 21–25.
- Reutova N., Dzhambetova P., Abilev S. Species of wild flora as indicators of the environmental genotoxicity // Annales Series Historia Naturalis. 2018. Vol. 28 (2). P. 137–146.
- Shi Sh.-B., Zhu W.-Ya., Li H.-M., Zhou D.-W., Han F., Zhao X.-Q., Tang Ya.-H. Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation // Environ. and Exp. Bot. 2004. Vol. 51. P. 75–83.
- Shimono A., Zhou H.K., Shen H.H., Hirota M., Ohtsuka T., Tang Y.H. Patterns of plant diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau // J. Plant Ecol. – UK. 2010. Vol. 3. P. 1–7.
- Shimono H., Okada M., Kanda E., Arakawa I. Low temperature-induced sterility in rice: evidence for the effects of temperature before panicle initiation // Field Crops Res. 2007. Vol. 101. P. 221–231.
- Soltis D.E., Segovia-Salcedo M.C., Jordon-Thaden I., Majure L., Miles N.M., Mavrodiev E.V., Mei W., Cortez M.B., Soltis P.S., Gitzendanner M.A. Are polyploids really evolutionary dead-ends (again)? A critical reappraisal of Mayrose et al. (2011) // New Phytologist. 2014. Vol. 202. P. 1105–1117.
- Soltis P.S., Marchant D.B., Van de Peer Y., Soltis D.E. Polyploidy and genome evolution in plants // Curr. Opin. Genet. Developm. 2015. Vol. 35. P. 119–125.
- Takahashi K. Effects of wind and thermal conditions on timberline formation in central Japan: a lattice model // Ecol. Res. 2014. Vol. 29. P. 121–131.
- Van de Peer Y., Mizrahi E., Marchal K. The evolutionary significance of polyploidy // Nature Reviews Genetics. 2017. Vol. 18. P. 411–424.
- Xiao L., Liu L., Asseng S., Tang L., Liu B., Cao W., Zhu Ya. Estimating spring frost and its impact on yield across winter wheat in China // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. Vol. 260–261 (15). P. 154–164.
- Zhu P., Yang L. Ambient UV-B radiation inhibits the growth and physiology of *Brassica napus* L. on the Qinghai-Tibetan plateau // Field Crops Research. 2015. Vol. 171. P. 79–85.
- Ziska L.H., Teramura A.H., Sullivan J.H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation // Am. J. Bot. 1992. Vol. 79. P. 863–871.

CHANGES IN A NUMBER OF CHARACTERISTICS OF COMMON DANDELION (*TARAXACUM OFFICINALE* WIGG) DURING INVASION INTO ANTRHOPOGENICALLY DISTURBED AREAS OF THE HIGHLANDS

**© 2023 Reutova N.V.^a, *[,] Mallaeva M.B.^a, Dreeva F.R.^a, Reutova T.V.^a,
Dzhambetova P.M.^b, **[,]**

^a Kabardino-Balkar Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Nalchik, 360002, Russia

^b Chechen State University, Grozny, 364037, Russia

e-mail: *reutova371@mail.ru; **petimat-lg@rambler.ru

Chromosome count, plant height, number of inflorescences per plant, number of seeds per inflorescence, seed weight, germination and germination energy of plant seeds growing at altitudes of 200, 600, 1300, 2050, 2700 and 3050 m above sea level (Central Caucasus) were studied. The studies were conducted in 2013, 2014 and 2018 at the same sampling points. Chromosome counts were determined by cytogenetic method. In the *T. officinale* species, high ploid individuals predominate in populations when invading anthropogenically disturbed territories of the highlands. Polyploid plants are larger in size compared to their low ploid predecessors, but in high-altitude, selection is aimed at preserving smaller phenotypes. The increase in seed mass characteristic of polyploid plants was supported by natural selection and in conditions of highlands. Germination and germination energy did not change with the increase of altitude.

Keywords: altitudinal gradient, plant height, seed mass, polyploidy.

ЭКОНОМИЧЕСКИЕ И СОЦИАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИНВАЗИЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ И ПАТОГЕНОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

© 2023 Селиховкин А.В.*[,] Нехаева М.Ю.[,] Мельничук И.А.

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
Санкт-Петербург, 194021, Россия
e-mail: *a.selikhovkin@mail.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023. После доработки 18.05.2023. Принята к публикации 29.05.2023

Представлена экономическая оценка ущерба, нанесённого насаждениям Санкт-Петербурга инвазионными видами вредителей и патогенов древесных растений. Вселение вязовых заболонников *Scolytus multistriatus* (Marsham), *S. scolytus* (Fabricius) и *S. rugatus* (Fabricius) и сопутствующее распространение голландской болезни, вызываемой грибами *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannfeldt и *O. novo-ulmi* (Brasier) (Ascomycota: Ophiostomataceae), привело к гибели не менее 37 000 вязов на городской территории в период с 2001 по 2020 г. Общий ущерб превысил 50 млрд руб. Массовая вырубка вязов вызвала негативную реакцию жителей города. Насаждения общего пользования и особенно исторические парки лишились важнейших ландшафтных композиций, в которых именно вязы играли ключевую роль. Монетарные потери от вселения и распространения ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* за два года (2020–2022 гг.) достигли 270 млн руб. Выявление заселённых деревьев и их своевременная вырубка дали положительный эффект. Однако, не все заселённые деревья были обнаружены и удалены, в связи с чем размножение вредителя продолжилось. Необходимо принятие срочных мер по предотвращению дальнейшего распространения ясеневой узкотелой изумрудной златки и других инвазионных вредителей и патогенов в Санкт-Петербурге и на прилегающих территориях.

Ключевые слова: инвазионные вредители, насаждения, экономический ущерб, компенсационная стоимость, вяз, ясень.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-163-171

Введение

Ускорение инвазионного процесса, быстрое увеличение экономических и экологических потерь заставляет уделять этой проблеме всё больше внимания. В Европе экономический ущерб, нанесённый инвазиями в 1960–2020 гг., оценивается в 140.2 млрд долларов США [Haubrock et al., 2021]. В Азии в 1965–2017 гг. экономические потери от вторжения чужеродных видов составили около 432.6 млрд долларов США [Liu et al., 2021]. При этом приводимые данные основаны на неполной информации из-за сложности получения сведений из разных регионов и разных методических подходов к оценке последствий инвазий [Angulo et al., 2021].

Н.И. Кириченко с соавторами [Kirichenko et al., 2021] проанализировала убытки от биологических инвазий в России. Минимальная величина потерь составила 51.52 млрд

долларов США (1.38 трлн руб.). В лесном хозяйстве потери от вселения только двух видов вредителей древесных растений – ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 и самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* [Walker, 1859], составили 260 млн долларов. Из этой суммы на долю ясеневой изумрудной златки приходилось 258.9 млн долларов США [Kirichenko et al., 2021].

Большинство оценок экономического ущерба от инвазий в России, как указывают авторы, имело низкое географическое разрешение и требовало верификации [Kirichenko et al., 2021]. Действительно, весьма сложно учесть гибель насаждений вне лесного фонда. Эти данные в большинстве случаев не попадают в федеральную статистику и, более того, не обобщаются даже на локальном уровне. В частности, для данной работы

были просмотрены ежегодные акты обследования и вырубки деревьев, из которых были выбраны нужные данные по причинам гибели и вырубке вязов *Ulmus laevis* Pall. и *U. glabra* Huds. в Санкт-Петербурге и окрестностях. Гибель произошла вследствие инвазии вязовых заболонников *Scolytus multistriatus* (Marsham, 1802), *S. scolytus* (Fabricius, 1775), *S. rugosus* (Fabricius, 1787) и переносимой ими голландской болезни, вызываемой грибами *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannfeldt и *O. novo-ulmi* (Brasier) (Ascomycota: Ophiostomataceae) [Селиховкин и др., 2020; Jürisoo et al., 2021]. Вселение вязовых заболонников, заражённых спорами грибов, в насаждения Санкт-Петербурга произошло, вероятно, из более южных районов [Мандельштам, Хайретдинов, 2017; Мандельштам, Селиховкин, 2020]. По весьма предварительной оценке, экономический ущерб за период с 2013 по 2020 г. составил не менее 1.3 млрд рублей или 14.4 млн евро [Selikhovkin, Khodachek, 2021; Selikhovkin et al., 2021].

В настоящее время в Санкт-Петербурге продолжается инвазия ясеневой изумрудной узкотелой златки (ЯИУЗ) *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 [Selikhovkin et al., 2022; Селиховкин и др., 2023]. Этот вредитель поражает оба вида ясеней *Fraxinus pennsylvanica* Mrsh. и *F. excelsior* L., преобладающих в насаждениях Санкт-Петербурга и окрестностях. После обнаружения очага в 2020 г. [Волкович, Суслов, 2020] Управлением садово-паркового хозяйства и руководством государственного музея-заповедника Петергоф (парки Петергофа находятся в непосредственной близости от очагов размножения ЯИУЗ) было проведено обследование насаждений и уборка заселённых деревьев. Часть очагов была ликвидирована (рис. 1) [Selikhovkin et al., 2022]. Два очага сохранились и расширились (рис. 2). Кроме того, был выявлен ещё один очаг, не обнаруженный ранее. В 2022 г. в Санкт-Петербурге произошла реорганизация структуры управления городскими насаждениями и, несмотря на сохранение опасности дальней-



Рис. 1. Деревья *Fraxinus pennsylvanica*, заселённые златкой *Agrilus planipennis* на Морской ул. (Петродворцовый район г. Санкт-Петербурга, октябрь 2020 г.); все заселённые деревья были спилены в ноябре 2020 г.



Рис. 2. Личиночные ходы златки *Agrilus planipennis* на молодых деревьях *Fraxinus excelsior* из Парка Строителей (Невский район г. Санкт-Петербурга, май 2022 г.), (фото Б.Г. Поповичева).

шего размножения и распространения ЯИУЗ, системные мероприятия по контролю распространения этого вредителя не проводились [Селиховкин и др., 2023].

Недооценка значимости проблемы управлеченческими структурами, возможно, связана с отсутствием локальных (на уровне субъекта) экономических потерь, к которым приводит размножение инвазионных вредителей. Известно, что экономический ущерб от биологических инвазий в десятки раз меньше, чем расходы на принятие административных решений по контролю инвазий. При этом задержки принятия управлеченческих решений вызывают огромные дополнительные затраты на ликвидацию последствий инвазий [Cuthbert et al., 2022]. Тем не менее, несмотря на очевидную значимость проблемы – гибель множества деревьев из-за вспышек размножения инвазионных вредителей, снижение экологических и социальных функций насаждений, количественных оценок экономического ущерба для Санкт-Петербурга не проводилось. Соответственно не принимались и системные управлеченческие решения, направленные на снижение экономических потерь, а также социальных и экономических рисков от размножения вредителей.

В настоящее время в Санкт-Петербурге присутствует несколько видов инвазионных вредителей и патогенов, оказывающих фатальное воздействие на состояние древесных растений. Размножение вязовых заболевников и распространение голландской болезни в 2000–2020 гг. привело к массовой

гибели вязов [Селиховкин и др., 2020; Jürisoo et al., 2021]. Последствием появления ясеневой изумрудной узкотелой златки (ЯИУЗ) в Санкт-Петербурге уже стала гибель нескольких десятков ясеней [Селиховкин и др., 2023; Selikhovkin, Khodachek, 2021; Selikhovkin et al., 2022].

Ещё один инвазионный вид, с распространением которого связывают гибель ясеней в пригородах Санкт-Петербурга – офиостомовый гриб хименосцифус *Hymenoscyphus fraxineus* Baral et al., 2014 [Shabunin et al., 2012, 2020].

Цель данной работы – дать оценку экономического ущерба, наносимого инвазионными вредителями древесных растений Санкт-Петербурга.

Объекты и методика исследований

Данные по погибшим из-за поражения заболонниками и голландской болезнью вязам были получены нами из актов обследования и вырубки деревьев. Эти данные включали вид растения, диаметр деревьев и причину гибели вязов. Нам удалось получить количественные данные по Санкт-Петербургу только за период с 2014 по 2020 г. включительно. Массовая вырубка заражённых деревьев была начата в 2001 г. За период с 2001 по 2013 г. включительно данные экстраполированы на основе имеющихся сведений за второй период – 2014–2020 гг. Основываясь на визуальных оценках интенсивности гибели вязов, мы исходили из предположения, что количество вырубаемых вязов в первый период было меньше, чем после 2013 г. За период с 2014 по 2020 г. наименьшее количество ежегодно вырубаемых вязов составило 1573 экз. Для оценки предыдущего периода было принято условное значение в размере 1000 деревьев.

Количество вырубленных ясеней, поражённых ЯИУЗ, взято непосредственно из протоколов обследования насаждений, подлежащих рубке. Учтены все экземпляры деревьев, поражённые златкой и вырубленные в 2020–2022 гг.

Количество деревьев, вырубленных из-за поражения именно хименосцифусом, установить не удалось. Наиболее серьёзный очаг этого патогена на территории Санкт-Петер-

бурга зафиксирован в ООПТ «Дудергофские высоты» [Shabunin et al., 2012]. Однако, этот патоген присутствует и на других объектах. Его роль не вполне ясна. Возможно, хименосцифус конкурирует с другими патогенными грибами *Diplodia* spp. Однако, по нашим наблюдениям, в парках Царского Села и в ООПТ «Дудергофские высоты» из-за поражения хименосцифусом погибает не менее 20–30 деревьев ежегодно [Селиховкин и др., 2020; Шабунин и др., 2020; Shabunin et al., 2020]. Для расчёта ущерба от этих причин были использованы акты выборки деревьев в Дворцовом и Приоратском парке Государственного музея-заповедника «Гатчина».

Постановлением Правительства Санкт-Петербурга № 1641 от 04.10.2004 принято Положение о размере и порядке оплаты средств, составляющих восстановительную стоимость зелёных насаждений. Данное постановление не учитывает потери, связанные с экологическими и социальными функциями насаждений. Кроме того, приведённая технология расчётов предполагает высокую детализацию информации по каждому объекту [Приложение 6..., 2004]. В связи с этим, для расчёта ущерба в денежном выражении была использована методика, применяющаяся в Московской обл. [Приложение 2..., 2005]. В этой методике, использован принцип оценки многолетних насаждений, рекомендуемый европейскими стандартами для определения ущерба. Данная методика детально проработана и использует адекватный системе управления насаждениями, принятой в городах России, алгоритм. Кроме того, она ориентирована на относительно сходные с Санкт-Петербургом условия.

В пункте 2 [Приложение 2..., 2005] сказано: «Стоймостная оценка мероприятий по восстановлению зелёных насаждений в случаях их повреждения или уничтожения основана на принципе условного замещения. Это означает, что восстановительная стоимость зелёных насаждений определяется посредством учёта всех затрат на воспроизведение (восстановление) условных насаждений, максимально приближенных по своим параметрам к оцениваемым объектам». По-видимому, эта стоймостная оценка включает и затраты на прове-

дение вырубки и уничтожение заражённых деревьев. Ранее, на основании прямого подсчёта затрат на удаление одного дерева в очагах ясеневой златки в Санкт-Петербурге, было установлено, что стоимость удаления одного дерева варьирует от 3.4 тыс. до 18 тыс. рублей. Эти затраты, вместе с расходами на закупку посадочного материала, уход за саженцами и другими операциями, не превышают 80 тыс. руб. на одно дерево [Selikhovkin, Khodachek, 2021]. Как мы увидим в дальнейшем, эта сумма соответствует рассчитанной на основании использованной методики.

Алгоритм расчёта построен на следующих позициях:

- стоимость зелёных насаждений определяется суммированием единовременных затрат по созданию данных насаждений и текущих затрат по уходу за ними на протяжении определённого периода, равного сроку жизни (для городских насаждений);

- стоимостная оценка мероприятий по восстановлению зелёных насаждений в случаях их уничтожения основана на принципе условного замещения. Это означает, что восстановительная стоимость зелёных насаждений определяется посредством учёта всех затрат на воспроизведение (восстановление) условных насаждений, максимально приближенных по своим параметрам к оцениваемым объектам;

- в структуре показателей восстановительной стоимости учитываются единовременные затраты на посадку деревьев, кустарников и создание газонов, а также постоянные текущие расходы по уходу за зелёными насаждениями на протяжении всего периода их жизни в городских условиях.

В качестве исходной единицы для расчёта размера ущерба от повреждения или уничтожения зелёных насаждений, произрастающих на конкретных участках территории, принята их компенсационная стоимость.

При проведении расчётов использовался минимальный размер оплаты труда 16 987 рублей, установленный законом, указанным в Региональном соглашении о минимальной заработной плате в Ленинградской области на 2023 г. от 29.12.2022 № 22/С-22 [Размеры..., 2005).

Компенсационная стоимость зелёных насаждений рассчитывается на основе показателей восстановительной стоимости посредством введения поправочных коэффициентов, отражающих эколого-социальную значимость территорий и фактическое состояние зелёных насаждений.

Расчёт компенсационной стоимости зелёных насаждений производится по формуле:

$\text{Скомп.} = \text{Свосст.} \times \text{Кзнач.} \times \text{Квод.} \times \text{Кост.}$,
где: Скомп. – компенсационная стоимость зелёных насаждений (в расчёте на 1 дерево); Свосст. – восстановительная стоимость зелёных насаждений (в расчёте на 1 дерево); Кзнач. – коэффициент поправки, учитывающий эколого-социальную значимость зелёных насаждений (историко-культурную, природоохранную, рекреационную); Квод. – коэффициент поправки, учитывающий водоохранную ценность зелёных насаждений; Кост. – коэффициент поправки, учитывающий фактическое состояние зелёных насаждений.

Значения коэффициентов для расчётов представлены в Приложении 2 к постановлению главы муниципального образования «Город Жуковский» Московской обл. [Приложение 2..., 2005].

Согласно вышеуказанной методике раздела, первоначально устанавливается компенсационная стоимость зелёных насаждений, а исходя из полученных данных, рассчитывается размер ущерба от повреждения или уничтожения зелёных насаждений по формуле:

$$Y = (\text{Скомп.д} \times N + \text{Скомп.к} \times L + \text{Скомп.т} \times S) \times \text{МРОТ},$$

где: Y – размер ущерба, вызванный повреждением или уничтожением зелёных насаждений; Скомп.д – компенсационная стоимость древесной и кустарниковой растительности

(в расчёте на 1 дерево); Скомп.к – компенсационная стоимость кустарниковой растительности (в расчёте на 1 погонный метр живой изгороди); Скомп.т – компенсационная стоимость травянистой растительности (в расчёте на 1 м² травянистой растительности); N – количество уничтоженных деревьев, кустарников; L – количество уничтоженных метров живой изгороди; S – площадь уничтоженных газонов, естественной травянистой растительности, цветников и других элементов озеленения; МРОТ – установленный законом минимальный размер оплаты труда на дату оценки зелёных насаждений.

Результаты

За период с 2001 по 2020 г. наибольший ущерб (компенсационная стоимость) в объёме 50 млрд рублей, или 676 млн долларов США был причинён насаждениям Санкт-Петербурга в результате инвазии вязовых заболонников и патогенных грибов, вызывающих голландскую болезнь (табл. 1). Кроме этого, следует учитывать огромные экономические потери, связанные с разрушением ландшафтных композиций исторических парков.

Проблема усугубляется гибелю вязов и в Ленинградской обл. Например, в Дворцовом и Приоратском парках Государственного музея-заповедника «Гатчина» только за 2019 и 2020 гг. погибло 36 вязов. Ущерб составил 48.24 млн руб., а прямые затраты (восстановительная стоимость, т.е. стоимость вырубки, вывозки, посадочного материала и уходов за саженцами) – 2 970 тыс. руб.

Начавшаяся инвазия *Agrilus planipennis* угрожает ещё большими потерями. К 2023 г. полный размер ущерба (компенсационная стоимость) составил 270 млн 476 тыс. руб., или 3 655 тыс. долл. США (табл. 2)

Таблица 1. Количество погибших вязов и размер ущерба в результате совместной инвазии вязовых заболонников *Scolytus spp.* и возбудителей голландской болезни *Ophiostoma spp.*

Период, гг.	Виды растений	Количество погибших деревьев	Прямые затраты (млн руб.)	Полный размер ущерба (млн руб.)
2014–2020	<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	24 429	2 015	32 734
2001–2013*		13 000	1 072	17 419
Всего		37 429	3 088	50 153

Примечание: * – данные интерполированы.

Таблица 2. Количество погибших ясеней *Fraxinus pennsylvanica*, *F. excelsior* и размер ущерба в результате инвазии ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis*

Период, гг.	Виды растений	Район Санкт-Петербурга	Количество погибших деревьев	Прямые затраты (млн руб.)	Полный размер ущерба (млн руб.)
2020	<i>F. pennsylvanica</i>	Петродворцовый	138	11.4	193.40
2020	<i>F. pennsylvanica</i> , <i>F. excelsior</i>	Невский	27	1.9	32.10
2022	<i>F. pennsylvanica</i>	Петродворцовый	23	1.9	32.23
2022	<i>F. excelsior</i>	Невский	12	0.8	12.74
Всего	<i>F. pennsylvanica</i> <i>F. excelsior</i>	Петродворцовый и Невский р-ны	200	15. 9	270.05

Проблемы инвазий не исчерпываются перечисленными событиями. За 2019–2020 г. в Дворцовом и Приоратском парках Государственного музея-заповедника «Гатчина» было вырублено 44 дерева. Прямой ущерб (восстановительная стоимость) составил 3.6 млн руб., а полный размер ущерба – 61.7 млн руб.

Обсуждение и выводы

Потери от внедрения инвазионных организмов в среду Санкт-Петербурга привели к значительным финансовым убыткам. Полный размер ущерба (компенсационная стоимость) от гибели вязов из-за распространения вязовых заболонников и голландской болезни, рассчитанный на основе фактических затрат, превысил 50 млрд руб., или около 680 млн долл. США. Минимальный прямой ущерб (стоимость вырубки, вывозки, посадочного материала и уходов за саженцами), также с использованием реальных данных, составил более 3 млн руб. Следует отметить, что такая ситуация пагубно отражается не только на экономической стороне вопроса.

Финансово не оцениваются следующие категории ущерба:

1. Эстетическая ценность: вязы во многих случаях составляли ключевой элемент ландшафтных композиций парков и окрестностей Санкт-Петербурга, определяя структуру и, в особенности, цветовую гамму осеннего облика насаждений.

2. Социальные последствия: не стоит забывать и о крайне негативной реакции граждан на гибель городских насаждений и последующую вырубку.

3. Историческая ценность: многие исторические и городские парки включают композиции, основывающиеся на доминировании ясеней, возраст которых насчитывает 100 лет и более. Это прекрасная среда для размножения златки.

В 2020 г. Управлением садово-паркового хозяйства Санкт-Петербурга после обнаружения ясеневой изумрудной узкотелой златки было проведено обследование насаждений ясения во всём городе, включая уличные посадки, скверы, парки Царского Села, Петергофа и др. Было выявлено несколько очагов, и до начала вегетационного сезона 2021 г., проведена вырубка ясеней, заселённых златкой. Такое мероприятие оказалось довольно эффективным. Два из пяти обнаруженных очагов прекратили своё существование. Ещё в одном очаге была проведена дополнительная вырубка деревьев в 2022 г., а в двух других – уборка заселённых деревьев не проводилась. В настоящее время размножение златки продолжается [Селиховкин и др., 2023; Selikhovkin et al., 2022]. Соответственно сохраняется высокая вероятность распространения этого чрезвычайно опасного вредителя по всему городу и за его пределами.

Следует подчеркнуть, что в 2022 г. мониторинг проводился только на участках, где златка была обнаружена ранее. Не исключено, что очаги златки в 2022 г. могли возникнуть и в других районах Санкт-Петербурга.

Оценка экономического ущерба, вызванного размножением ясеневой изумрудной узкотелой златки и последующей гибелью тысяч деревьев в Москве и Московской обл. за период 2010–2015 гг., составила 258.9

млн долларов США для лесного хозяйства [Kirichenko et al., 2021]. Очевидно, что объём экономических потерь только для территории Санкт-Петербурга в случае распространения златки будет гораздо больше. Учитывая роль ясеней в насаждениях города, размер ущерба будет примерно таким же, как в случае размножения вязовых заболеваний и распространения голландской болезни, т.е. порядка 600–800 млн долларов США.

Приведённая экономическая оценка показывает уровень проблемы и обязывает руководство города к принятию управлеченческих решений. В частности, необходимо проведение следующих мероприятий:

- 1) организация чёткой системы слежения за появлением опасных инвазионных вредителей древесных растений, в данном случае ясеневой изумрудной златки;
- 2) своевременное принятие решений по удалению заселённых деревьев;
- 3) интродукция паразитоидов ясеневой изумрудной узкотелой златки и поиск других методов контроля её распространения.

Кроме того, весьма важно уделять внимание и другим инвайдерам. В частности, роль *Hymenoscyphus fraxineus* в усыхании ясеней не вполне ясна, но очевидно значима. В южной части Санкт-Петербурга этот патоген, относительно недавно появившийся в городе, распространён довольно широко и бесспорно играет существенную роль в гибели ясеней [Shabunin et al., 2012; 2020]. Эта проблема требует пристального исследования.

Финансирование работы

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант № 21-16-00065, <https://rscf.ru/project/21-16-00065/>).

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

Волкович М.Г., Суслов Д.В. Первая находка ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Санкт-Петербурге свидетельствует о реальной угрозе дворцово-парковым ансамблям Петергофа и Оранienbaum // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конф. с международным участием. Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. / Под ред. Д.Л. Мусолина, Н.И. Кириченко, А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 119–120. DOI: 10.21266/SPBFTU.2020.KATAEV [Volkovich M.G., Suslov D.V. The first find of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) in St. Petersburg indicates a real threat to the palace and park ensembles of Peterhof and Oranienbaum // Dendrobiont invertebrate animals and fungi and their role in forest ecosystems (XI Readings in memory of O.A. Kataeva) / Proceedings of the All-Russian Conference with International Participation. St. Petersburg, November 24–27, 2020 / Ed. D.L. Musolin, N.I. Kirichenko, A.V. Selikhovkin. St. Petersburg: SPbGLTU, 2020. P. 121–122. DOI: 10.21266/SPBFTU.2020.KATAEV].

Мандельштам М.Ю., Селиховкин А.В. Короеды северо-запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны // Энтомологическое обозрение. 2020. Т. 99. № 3. С. 631–665. DOI: 10.31857/S0367144520030119.

Мандельштам М.Ю., Хайретдинов Р.Р. Дополнения к списку видов короедов (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96. № 3. С. 512–521. [<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30459981&&ysclid=li736ryi45894767301>].

Приложение 2 к Положению о порядке вырубки зелёных насаждений на территории города Жуковского и порядка расчёта размера ущерба от повреждения или уничтожения зелёных насаждений. Постановление главы муниципального образования «город Жуковский» Московской области от 17 ноября 2005 г. № 1257 // (<http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&prevDoc=112285721&backlink=1&&nd=112285666&rdk=0&refoid=112285724>). Проверено 1.03.2023.

Приложение 6 к Положению о размере и порядке оплаты средств, составляющих восстановительную стоимость зелёных насаждений в Санкт-Петербурге... к Постановлению Правительства Санкт-Петербурга от 04.10.2004 № 1641 // (<https://docs.cntd.ru/document/8400913?ysclid=le9p25jtho421379447>). Проверено 1.03.2023.

Размеры минимальной заработной платы в субъектах Российской Федерации (по состоянию на 01.02.2023) // (http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_291114/). Проверено 1.03.2023.

Селиховкин А.В., Волкович М.Г., Кази И.М., Поповичев Б.Г., Осечкина Т.А. Популяционные характеристики и новые находки ясеневой узкотелой изумрудной златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Coleoptera, Buprestidae)

- в Санкт-Петербурге в 2022 г. Энтомологическое обозрение. 2023. 102. 1. С. 35–43.
- Селиховкин А.В., Дренкхан Р., Мандельштам М.Ю., Мусолин Д.Л. Инвазии насекомых-вредителей и грибных патогенов древесных растений на северо-западе европейской части России // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2020. Т. 65. Вып. 2. С. 263–283. [Selikhovkin A.V., Drenkhan R., Mandelstam M.Yu., Musolin D.L. Invasions of insect pests and fungal pathogens of woody plants into the North-Western part of the European Russia. [Invazii nasekomykh - vrediteley i gribnykh patogenov drevesnykh rasteniy na severo-zapade yevropeyskoy chasti Rossii] // Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences. 65 (2). <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.203> [https://escjournal.spbu.ru/article/view/5203]
- Шабунин Д.А., Селиховкин А.В., Варенцова Е.Ю., Мусолин Д.Л., Усыхание ясения в пригородах Санкт-Петербурга: кто виноват – *Hymenoscyphus fraxineus* или *Diplodia* spp.? // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конф. с международным участием. Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. / Ред. Д.Л. Мусолин, Н.И. Кириченко, А.В. Селиховкин. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2020. С. 357–358. DOI: 10.21266/SPBFTU.2020.KATAEV
- Angulo E., Diagne C., Ballesteros-Mejia L., Adamjy T., Ahmed D.A., Akulov E., Banerjee A.K., Capinha C., Dia C.A.K.M., Dobigny G., Duboscq-Carra V.G., Golivets M., Haubrock P.J., Heringer G., Kirichenko N., Kourantidou M., Liu C., Nuñez M.A., Renault D., Roiz D., Taheri A., Verbrugge L.N.H., Watari Y., Xiong W., Courchamp F. Non-English languages enrich scientific knowledge: The example of economic costs of biological invasions // Science of the total environment. Vol. 775. 25 June 2021. 144441 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144441>
- Cuthbert R.N., Diagne C., Hudgins E.J., Turbelin A., Ahmed D.A., Albert C., Bodey T.W., Briski E., Essl F., Haubrock P.J., Gozlan R.E., Kirichenko N., Kourantidou M., Kramer A.M., Courchamp F. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide // Sci Total Environ. 2022 May 1. 819:153404. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153404. Epub 2022 Feb 8. PMID: 35148893.
- Haubrock P.J., Turbelin A.J., Cuthbert R.N., Novoa A., Taylor N.G., Angulo E., Ballesteros-Mejia L., Bodey T.W., Capinha C., Diagne C., Essl F., Golivets M., Kirichenko N., Kourantidou M., Leroy B., Renault D., Verbrugge L., Courchamp F., Economic costs of invasive alien species across Europe // In: Zenni R.D., McDermott S., García-Berthou E., Essl F. (Eds). The economic costs of biological invasions around the world. NeoBiota. 2021. 67: 153–190. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58196>
- Jürisoo L., Selikhovkin A.V., Padari A., Shevchenko S.V., Shcherbakova L.N., Popovichev B.G., Drenkhan R. The extensive damages of elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in north-western Russia // Urban Forestry & Urban Greening. 2021. 63 (9128): 127214 DOI:10.1016/j.ufug.2021.12721
- Kirichenko N., Haubrock P.J., Cuthbert R.N., Akulov E., Karimova E., Shneyder Y., Liu C., Angulo E., Diagne C., Courchamp F. Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia // In: Zenni R.D., McDermott S., García-Berthou E., Essl F. (Eds). The economic costs of biological invasions around the world // NeoBiota 2021. 67. P. 103–130. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58529>
- Liu C., Diagne C., Angulo E., Banerjee A.-K., Chen Y., Cuthbert R.N., Haubrock P.J., Kirichenko N., Pattison Z., Watari Y., Xiong W., Courchamp F. Economic costs of biological invasions in Asia // In: Zenni R.D., McDermott S., García-Berthou E., Essl F. (Eds). The economic costs of biological invasions around the world. NeoBiota. 2021. 67. P. 53–78. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58147>
- Selikhovkin A.V., Khodachek A.M. Invasion of emerald ash borer in St. Petersburg and economic assessment of the consequences // In: Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.]; Eds. Yu.Yu. Dgebudaze, A.V. Krylov, V.G. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 196. https://www.researchgate.net/publication/355368407_Invasion_of_Alien_Species_in_Holarctic_Borok-VI_Book_of_abstracts
- Selikhovkin A., Merkuriev S., Khodachek A. Native and alien tree insect pests: climate change impact and economic losses in Northwestern Russia // Proceedings Biol. Life Sci. Forum. 2021. 1.10.2021. 68, x. <https://doi.org/10.3390/IECE-10412> [https://sciforum.net/manuscripts/10412/manuscript.pdf]
- Selikhovkin A.V., Musolin D.L., Popovichev B.G., Merkuriev S.A., Volkovitsh M.G., Vasaitis R. Invasive populations of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: Buprestidae) in Saint Petersburg, Russia: A hitchhiker? Insects. 2022. 13: 191. [DOI: 10.3390/insects13020191; <https://doi.org/10.3390/insects13020191>
- Shabunin D.A., Selikhovkin A.V., Varentsova E.Yu., Musolin D.L. Decline of *Fraxinus excelsior* L. in parks of Saint Petersburg: Who is to blame – *Hymenoscyphus fraxineus* or *Diplodia* spp.? Forestry Studies. 2020. Vol. 73. P. 43–51. <http://mi.emu.ee/forestry.studies> [https://mi.emu.ee/teadusinfo/metsanduslikud-uurimused/contents/2020/vol-73/]
- Shabunin D.A., Semakova T.A., Davydenko E.V., Vasaitis R.A. Ash decline in the nature monument Dudergof Heights, caused by the fungus *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, and morphological features of its ascospores // Proceedings of the Saint Petersburg Forest Research Institute. 2012. 1–2. 70–79. (In Russian with English summary.)

ECONOMIC AND SOCIAL CONSEQUENCES OF INVASIONS OF PESTS AND PATHOGENS OF TREES IN ST. PETERSBURG

© 2023 Selikhovkin A.V.*¹, Nekhaeva M.Yu., Melnichuk I.A.

S.M. Kirov St. Petersburg State Forest Technical University, St. Petersburg, 194021, Russia
e-mail: [*a.selikhovkin@mail.ru](mailto:a.selikhovkin@mail.ru)

An economic assessment of the damage caused by invasive tree insect pests and pathogens in urban plantings of St. Petersburg is given. Between 2001 and 2020, the invasion of elm bark beetles *Scolytus multistriatus* (Marsham), *S. scolytus* (Fabricius) and *S. pygmaeus* (Fabricius) and the concomitant spread of Dutch elm disease caused by the fungi *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannfeldt and *O. novo-ulmi* (Brasier) (Ascomycota: Ophiostomataceae) resulted in the death of at least 37 000 elms in the city. The total damage exceeded 50 billion rubles. Compulsory sanitary cutting of the infected elms raised significant public concern. Plantations of common use, especially historical parks and gardens, lost most important landscape compositions, in which exactly elm trees had a key role. In two years, 2022–2022, the economic losses associated with the invasion and spread of Emerald ash borer *Agrilus planipennis*, reached 270 million rubles. Detection of infested ash trees and their timely felling was effective. However, not all infested trees were spotted and removed and the pest reproduction continued. Urgent measures are needed to prevent further spread of Emerald ash borer and other invasive pests and pathogens in St. Petersburg and adjacent territories.

Keywords: invasive pests, plantings, economic losses, compensation cost, elm, ash.

РАССЕЛЕНИЕ И НАТУРАЛИЗАЦИЯ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA: PAPILIONOIDEA) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ

© 2023 Татаринов А.Г.*[,] Кулакова О.И.**

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982, Россия;
e-mail: *tatarinov.a@ib.komisc.ru, **kulakova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 20.05.2022. После доработки 27.04.2023. Принята к публикации 15.05.2023

Приводятся сведения о составе и особенностях натурализации более двух десятков адвентивных видов булавоусых чешуекрылых, проникших на северо-восток Русской равнины в период с 1990 по 2021 г. Установлено, что основной инвазионный путь видов из южных областей идёт преимущественно вдоль линейных коммуникаций (автотрасс, железных дорог, ЛЭП, нефте-, газопроводов). Успешной натурализации адвентивных видов способствует техногенная трансформация коренных таёжных лесов в результате промышленных лесозаготовок, значительно расширяющая площади пригодных для булавоусых чешуекрылых местообитаний. Линейные технические и промышленные сооружения в комплексе с речными долинами играют роль квазиприродных коридоров, по которым расселяются адвентивные виды, а вторичные мелколиственные и смешанные лесные насаждения, окружённые сетью опушечно-лесных и луговых стаций, служат своего рода плацдармами, на которых они закрепляются. Выделены группы адвентивных видов согласно натурализационным статусам, определённым по результатам интегральной оценки их биоценотической устойчивости и ландшафтной активности. Сделан вывод, что изменения состава локальных и зональных фаун и пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых, вызванные проникновением и натурализацией адвентивных видов, на северо-востоке Русской равнины будут только возрастать.

Ключевые слова: булавоусые чешуекрылые, северо-восток Русской равнины, адвентивные виды, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-172-187

Введение

Распространение и натурализация адвентивных видов животных и растений на новых территориях – одна из актуальных проблем современной экологии. В условиях тотальной антропогенной трансформации природных сообществ и ландшафтов она напрямую связана с устойчивым управлением лесными, водными ресурсами, эффективным ведением сельского хозяйства и сохранением биологического разнообразия в разных регионах планеты. В энтомологии эта тема также активно обсуждается специалистами, хотя для многих таксономических групп насекомых масштаб, интенсивность и пути расселения видов бывает трудно адекватно оценить из-за краткой истории наблюдений и слабой изученности энтомофаун. Булавоусых чешуекрылых в этом отношении можно считать исключением, так как объём накопленных материалов по их экологии и географии весьма велик, а

открытый образ жизни и тесная связь с ландшафтно-биотопическими условиями позволяют оперативно выявлять в региональных и локальных фаунах недавно появившиеся виды.

Проникновение адвентивных видов булавоусых чешуекрылых на новые территории в подавляющем большинстве случаев не несёт серьёзных угроз сельскому и лесному хозяйству и в краткосрочной перспективе не нарушает функционирование местных экосистем. Однако их постепенная натурализация может вызвать значительные и необратимые изменения в структуре топических группировок и локальных фаун Papilionoidea, что вкупе с подобными явлениями среди других животных и растений и антропогенной трансформацией природных сообществ обязательно отразится на всех уровнях исторически сложившегося в регионах биоразнообразия. Поэтому очень важно внимательно отслеживать подобные

процессы и оценивать их возможное влияние на местные биогеоценозы.

Цель работы – представить обзор адвентивных видов булавоусых чешуекрылых, проникших на северо-восток Русской равнины в последние 30 лет, а также активно расселяющихся представителей региональной лепидоптерофауны, охарактеризовать особенности их натурализации на новых территориях и выделить наиболее значимые факторы окружающей среды в данном процессе.

Материал и методы

В основе данной статьи лежат материалы хорологических исследований булавоусых чешуекрылых, собранных авторами с 1990 по 2021 г. на Русской (Восточно-Европейской) равнине к востоку от 44 меридiana до Уральского хребта и к северу от 59 параллели до побережья Баренцева моря. В административном отношении эта территория включает Республику Коми и Ненецкий автономный округ, восточные районы Архангельской и Вологодской областей и северо-западные районы Кировской обл. Основным типом растительности, определяющим ландшафт большей части региона, являются леса таёжной зоны, которая подразделяется на подзоны южной, средней, северной и крайнесеверной тайги. На Крайнем Севере располагается тундровая зона (Канинско-Тиманская, Малоземельская и Большеземельская тундры) с подзонами типичных (северных) и южных (кустарниковых) тундр. Переходной полосой между тундровой и таёжной зонами является лесотундра.

В общей сложности за указанный период обследовано более 100 географических пунктов (локалитетов), расположенных в различных таёжных и тундровых ландшафтных провинциях региона. Помимо оригинальных материалов, полученных в ходе полевых работ, были проанализированы многочисленные литературные сведения, так или иначе касающиеся темы изменения границ видовых ареалов, сезонных миграций и динамики численности булавоусых чешуекрылых на востоке Европейского субконтинента [Седых, 1974; Шернин, Чарушина, 1974; Львовский,

Моргун, 2007; Kozlov et al., 2014; Каталог..., 2019; и др.].

Ареалогические и ландшафтно-зональные категории булавоусых чешуекрылых региональной фауны были подробно рассмотрены нами ранее [Татаринов, 2016]. Научная номенклатура видов дана по Каталогу чешуекрылых России [2019].

Более или менее устойчивая терминологическая база сформирована и используется специалистами при обсуждении вопросов расселения и натурализации чужеродных растений, а среди зоологов номенклатурного единства в этом вопросе пока нет, поэтому во избежание разнотечений представим смысловое содержание основных понятий, которое мы вкладываем в них в данной статье.

Адвентивный вид – вид, который впервые проник на изучаемую территорию в обозначенный период наблюдений. Вообще, адвентивными принято называть виды, случайно или преднамеренно интродуцированные человеком на новую территорию. Однако участие человека в расселении булавоусых чешуекрылых в настоящее время хоть и очень важно, но в подавляющем большинстве случаев лишь опосредованно через антропогенно трансформированные местообитания и ландшафты, по которым проходит иммиграция видов. В связи с этим к категории адвентивных мы относим все чужеродные в региональной фауне виды Papilioidea, независимо от путей и способов их распространения. Определение «инвазивный» (инвазионный) в отношении активно расселяющихся видов булавоусых чешуекрылых мы стараемся не употреблять.

Агриобионт – вид, который успешно адаптировался к новым условиям, стал активно заселять естественные местообитания и таким образом интегрировался в местные природные сообщества. Этот процесс со временем может привести к заметным изменениям в сложившейся структуре аборигенных топических группировок видов и в итоге трансформировать её.

Колонобионт – вид, прочно обосновавшийся в определённых местообитаниях на новой территории, но не расселяющийся за их пределы.

Необионт – адвентивный вид, успешно натурализовавшийся на новой территории. В проблематике чужеродных видов растений широко используются термины «неофит» и «супернеофит». Первым обозначают виды, проникшие каким-либо способом на новые территории (главным образом, Старого Света) после XVI в., супернеофиты появились в XX в. [Виноградова и др., 2010]. В зоологических исследованиях иногда употребляют аналогичные термины «необионт» и «супернеобионт». Однако заметим, что в отношении большинства видов насекомых использовать их в первоначальном, «флористическом» значении весьма затруднительно. Активное накопление материалов по региональным энтомофаунам началось лишь в последние два столетия и определить, проник ли тот или иной вид насекомого на территорию в обозримый период времени или же его «отсутствие» было связано с недостатком фаунистических данных, зачастую бывает просто невозможно.

Эпекобионт – вид, расселение которого тесно связано с антропогенными местообитаниями. В процессе натурализации на новых местах он, как правило, не распространяется за пределы трансформированных или созданных человеком биотопов.

Эфемеробионт – вид, периодически исчезающий из состава топических группировок и локальных фаун.

Для оценки биоценотических особенностей и степени устойчивости в локальных фаунах адвентивные и активно расселяющиеся виды булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины разделены на следующие категории:

I – вид, приводимый для региональной фауны на основании разовых или спорадических находок единичных особей с неясным иммиграционным маршрутом.

II – регулярный мигрант, способный размножаться в местных условиях, нередко образующий псевдопопуляции и временные 1–3-летние популяционные группировки. Представители этой категории проникают в регион с прилегающих (в основном с юга) или близлежащих территорий, которые

входят в зоны их прерывистого распространения или периодического вымирания, а также высоковагильные виды, для которых дальние миграции являются частью жизненного цикла. Среди них весьма обычны периодические и апериодические вспышки численности, дающие толчок к широкомасштабному и быстрому расселению на новые территории.

III – вид, находящийся в процессе активного расселения по региону, однако в локальных фаунах представленный немногочисленными особями с неясным статусом обитания или сформировавший временные популяционные группировки. Он периодически исчезает из состава локальных фаун (обычно вымерзает в зимний период), а потом вновь заселяет прежние локалитеты и местообитания за счёт установившегося иммиграционного потока. Типичный эфемеробионт, приуроченный к определённым, как правило, антропогенным местообитаниям.

IV – вид, находящийся в процессе активного расселения по региону, сформировавший на новых территориях устойчивые, но подверженные заметным колебаниям численности популяционные группировки. В локальных фаунах тесно связан с антропогенными местообитаниями. Типичный эпекобионт.

V – вид, в процессе натурализации начавший активно заселять естественные местообитания и встраиваться в структуру аборигенных природных сообществ. Типичный агиобионт.

Для интегральной оценки численности и встречаемости в локальных фаунах адвентивных и активно расселяющихся видов были использованы балльные показатели их ландшафтной активности (табл. 1). В комплексе с представленными выше категориями биоценотической устойчивости они позволяют по формальным критериям оценить успешность адаптации видов к новым условиям и их натурализационный статус. Подобная оценка в работе представлена для 33 видов в 12 локалитетах, расположенных в разных ландшафтных зонах и подзонах северо-востока Русской равнины (рис. 1).

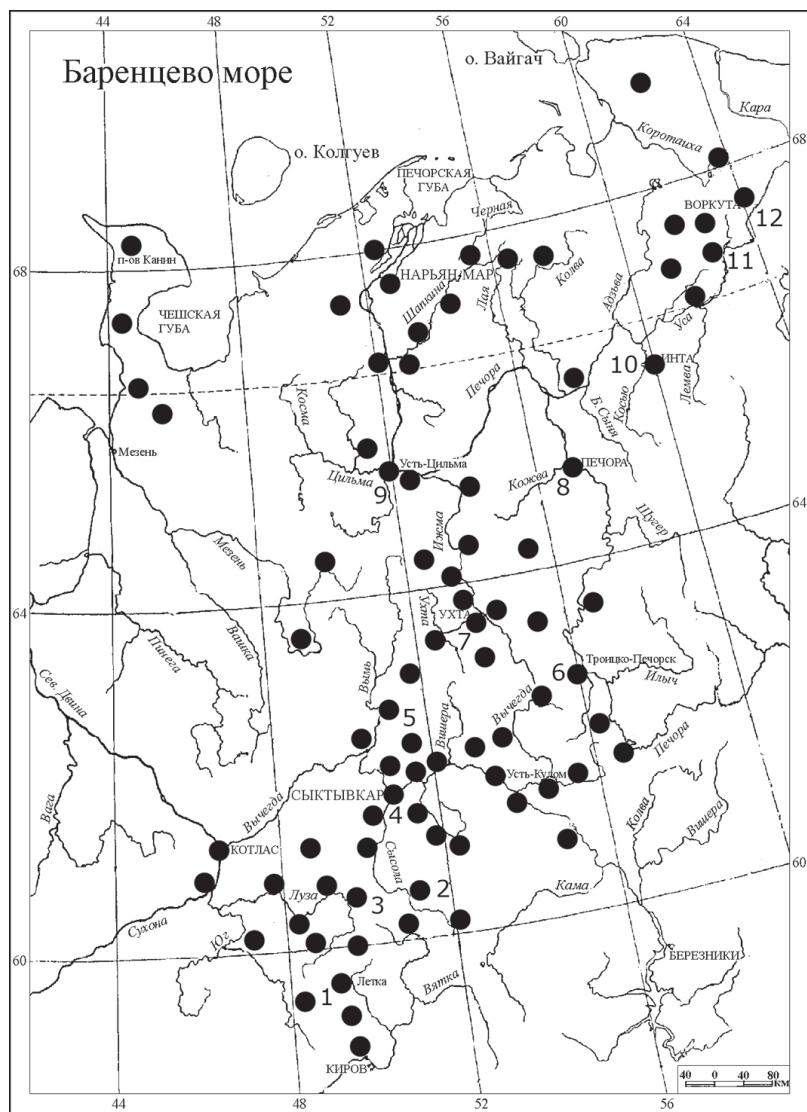


Рис. 1. Места полевых исследований на северо-востоке Русской равнины. Цифрами обозначены локалитеты, в которых проводилась оценка натурализационного статуса адвентивных видов булавоусых чешуекрылых: 1 – Летка, 2 – Койгородок, 3 – Объячово, 4 – Сыктывкар, 5 – Емва, 6 – Троицко-Печорск, 7 – Ухта, 8 – Печора, 9 – Усть-Цильма, 10 – Инта, 11 – Сейда, 12 – Воркута.

Таблица 1. Показатели ландшафтной активности видов булавоусых чешуекрылых [Татаринов, Кулакова, 2020]

Балл, категории и критерии оценки		
5	Особо активный	Повсеместно и ежегодно доминирующий (безусловно лидирующий) по численности и встречаемости вид. Относительное обилие в топических группировках не менее 20%.
4	Высокоактивный	Многочисленный (относительное обилие выше 15%) или среднеобильный (10–15%) вид, регулярно входящий в состав «фонового ядра» топических группировок в большинстве (не менее 75%) свойственных ему местообитаний.
3	Среднеактивный	Немногочисленный (относительное обилие в топических группировках 5–10%) вид, заселяющий не менее 50% свойственных ему местообитаний. В некоторых топических группировках и в отдельные годы может входить в состав фоновых видов (при относительном обилии выше 7%).
2	Низкоактивный	Малочисленный (относительное обилие в топических группировках до 5%) вид, заселяющий менее 10% свойственных ему местообитаний.
1	Неактивный	Находки единичных особей вида за весь период исследований, на основе которых невозможно определить его популяционную структуру и характер территориального размещения в данном географическом пункте.

Результаты и обсуждение

Фауна булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины за последние 30 лет пополнилась 22 новыми видами (17% состава), ещё около десятка видов заметно расширили своё распространение в северном направлении (табл. 2). Адвентивные виды зафиксированы во всех шести семействах, но больше всего их среди Nymphalidae, Lycaenidae и Satyridae. Преимущественно, это представители суббореальных (лесных, интрастенозональных) ландшафтно-зональных групп, которые проникли в регион с юга. Северный тренд чётко выражен и у активно расселяющихся коренных видов.

Влияние климатических и погодных изменений на границы ареалов и динамику численности видов – тема традиционно популярная среди зоологов разных специальностей. В отношении булавоусых чешуекрылых она ранее затрагивалась, например, в исследованиях фауны Урала [Ольшванг, 1992; Бархатов, Ольшванг, 1997] и северо-запада Русской равнины [Болотов, 2004]. Не подвергая сомнению существование связи параметров климата с видовым богатством локальных и региональных фаун и динамикой численности видов, мы всё же не склонны преувеличивать её значение в процессе расселения и натурализации булавоусых чешуекрылых на новых территориях.

Климатические и погодные флуктуации, вероятно, входят в комплекс факторов, способствующих вспышкам численности с последующей кратковременной (1–3 года) экспансии в северные регионы таких видов, как нимфалиды *Vanessa cardui*, *V. atalanta*, *Nymphalis xanthomelas*, что отмечают и другие исследователи [Болотов, 2004; Bolotov et al., 2021]. Два первых вида широко известны своими регулярными дальними миграциями, в том числе через морские и океанические акватории на другие континенты. На северо-востоке Русской равнины у *V. cardui* за последние 30 лет было зафиксировано пять случаев массового размножения. Самая масштабная вспышка, охватившая всю таёжную зону и полосу лесотундры, наблюдалась в 2009 г. В 2018 г. взрывной рост численности *V. atalanta* наблюдался на огромной территории

Таблица 2. Адвентивные и активно расселяющиеся виды булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины (наблюдения 1990–2021 гг.)

Название вида	Год первых находок/категория биоценотической устойчивости и ландшафтная активность видов												
	юг		сред				ст				юг		Н
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<i>Iphiclides podalirius</i> (L.)	1993 IV-2	2000 IV-2	2005 IV-2	1998 III-2	1999 II-1	2021 I-1							3
<i>Pontia edusa</i> (F.)													3
<i>Colias croceus</i> (Geoffr.)	2020 I-1		2013 I-1		2010 I-1				1993 I-1	1997 I-1			0
<i>C. hyale</i> (L.)											2008 I-1	2007 I-1	1
<i>C. myrmidone</i> (Esp.)			2021 I-1		2010 I-1								0
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)									2006 III-2	2004 IV-2	2019 II-1	2017 I-1	2018 I-1
													5

Таблица 2. Окончание

<i>Fixsenia pruni</i> (L.)									
<i>Lycaena dispar</i> (Haw.)	<u>2016</u> II-2	<u>2011</u> II-2	<u>2017</u> II-2	<u>2014</u> III-2	<u>1998</u> II-2	<u>1990</u> II-2	<u>2016</u> I-1		5
<i>Cupido argiades</i> (Pall.)	<u>2017</u> II-1		<u>2017</u> III-2	<u>2015</u> IV-2	<u>2018</u> II-2				3
<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda)	<u>2016</u> II-1	<u>2020</u> III-2		<u>2004</u> V-3	<u>2016</u> II-1	<u>2013</u> II-1			3
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)									4
<i>P. semiargus</i> (Rott.)									4
<i>Apatura iris</i> (L.)	<u>2013</u> II-1		<u>2013</u> II-1	<u>2013</u> II-1	<u>2013</u> II-1				5
<i>A. ilia</i> ([Den. et Schiff.])	<u>2017</u> II-1		<u>2013</u> II-1		<u>2017</u> II-1				5
<i>Limenitis camilla</i> (L.)	<u>2017</u> II-1								5
<i>L. populi</i> (L.)									5
<i>N. polychloros</i> (L.)	<u>1999</u> I-1	<u>2011</u> I-1	<u>2005</u> I-1	<u>1991</u> I-2	<u>1998</u> I-2	<u>1993</u> III-2	<u>1990</u> IV-2	<u>2016</u> II-1	5
<i>N. io</i> (L.)	<u>1990</u> I-2	<u>2000</u> I-2			<u>2001</u> I-2		<u>2021</u> I-1		5
<i>N. vanalbium</i> ([Den. et Schiff.])	<u>2006</u> I-1	<u>2013</u> I-1		<u>2020</u> I-1					0
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	<u>1990</u> V-3	<u>1990</u> V-3	<u>1991</u> V-3	<u>1993</u> V-3	<u>1992</u> V-3	<u>1990</u> V-3	<u>2006</u> V-3	<u>2004</u> V-3	0
<i>A. niobe</i> (L.)	<u>2011</u> II-1		<u>2013</u> II-1						1
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)									1
<i>Clossiana dia</i> (L.)	<u>2007</u> IV-2	<u>2011</u> IV-2	<u>2007</u> IV-2	<u>1998</u> IV-2				<u>2001</u> III-2	3

<i>Melanargia russia</i> (Pall.)									0
<i>Pararge aegeria</i> (L.)	<u>2007</u> IV-2	<u>1990</u> IV-2	<u>1998</u> IV-2	<u>2001</u> IV-2	<u>2005</u> III-2	<u>2013</u> II-1			4
<i>Lopinga achine</i> (Scop.)	<u>2007</u> II-1	<u>2016</u> II-1							2
<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)					<u>2005</u> III-2				5
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	<u>1990</u> V-3	<u>1992</u> V-3	<u>2005</u>						4
<i>Maniola jurtina</i> (L.)		<u>1990</u> V-3	<u>2000</u> IV-2	<u>1995</u> III-2	<u>2021</u> II-1				4
<i>Hyponephele lycaon</i> (Rott.)	<u>2001</u> IV-2	<u>2003</u> IV-2	<u>2020</u> III-2						3
<i>Hesperia sylvanus</i> (Esp.)							<u>2016</u> III-2	<u>2019</u> I-1	5
<i>Thymelicus sylvestris</i> (Poda)	<u>1999</u> V-3		<u>2000</u> V-3	<u>2008</u> V-3	<u>2010</u> IV-2	<u>2016</u> IV-2			4

Подзоны и полоса растительности: ют – южная тайга, срт – средняя тайга, ст – северная тайга, кст – крайнесеверная тайга, лтн – лесотундра, ютн – южная тундра. Локальные фауны 1–12 (см. рис. 1). Н – категория натурализационного статуса. Категории аддентивных видов I–V и баллы их ландшафтной активности 1–5 (см. в тексте). Серой заливкой выделены локалитеты, в которых вид был зарегистрирован [Седых, Седых, 1959; Седых, 1972, 1974, 1977] или с большой долей вероятности встречался до 1990 г.

от зоны суб boreальных лесов до побережья Белого и Баренцева морей. Однако подобные явления у этих высоковагильных видов непродолжительны и сходят на нет уже в следующем году: иммиграционный поток с южного направления сохраняется, но уже не носит массовый характер.

Несколько иная ситуация с нимфалидой *N. xanthomelas*. Особенностью региональной хорологии вида является его отсутствие в таёжной зоне Русской равнины и относительно широкая представленность в гипарктическом поясе и на Урале. Возможные причины данного явления обсуждались нами ранее [Татаринов, Долгин, 2001; Татаринов, Кулакова, 2013; Татаринов, 2016]. Появление большого числа бабочек-мигрантов в таёжной части равнины случилось летом 2012 г., а в следующем году произошла вспышка массового размножения, масштаб и скорость распространения которой как нельзя лучше подходит под общее определение инвазии: за один вегетационный период она охватила всю территорию северо-востока Русской равнины до побережья Баренцева моря. В 2014 г. перезимовавшие особи оставили потомство, и весь летний период в таёжной зоне вид сохранял среднюю региональную активность. В 2015 г. бабочки повсеместно были уже редки, но в разных локалитетах средней и южной тайги еще фиксировались гусеницы и куколки. С 2016 г. нами не было зарегистрировано здесь ни одной особи вида.

В полосе лесотундры и тундровой зоне Русской равнины и на Урале после 2013 г. показатели численности и встречаемости *N. xanthomelas* вернулись на

прежний «доинвазионный» уровень. Достоверно установлено (натурные наблюдения авторов и д.б.н. Е.А. Богачевой), что в условиях восточноевропейской Гипоарктики этот вид размножается и успешно проходит преимагинальные стадии развития, но вероятность зимовки имаго сомнительна. Вероятно, в летний период здесь встречаются мигранты из таёжных районов Урала и их потомство, которое к осени откочевывает на юг. Именно с этими позднелетними миграциями мы связываем спорадическое появление немногочисленных бабочек на северных рубежах таёжной зоны. Высокая вагильность бабочек подтверждается их регулярными находками на севере п-ова Канин, на побережье Коровинской губы, в типичных тундрах Пай-Хоя и Югорского п-ова, а также вспышками численности и массовыми миграциями вида на крайний север Сибири в 2019–2020 гг. [Татаринов, 2016; Bolotov et al., 2021]. В августе 2020 г. одна особь *N. xanthomelas* была обнаружена на севере Новой Земли [Bolotov et al., 2021]. Авторы последней публикации выдвинули гипотезу, что эта бабочка могла залететь на мыс Желания с материка через Карское море в потоке тёплых воздушных масс. Но логичнее предположить, опираясь на методологический принцип «бритвы Оккама», что её маршрут большей частью проходил по сухе со стороны Югорского п-ова, через уз-

кие проливы, отделяющие о-ва Вайгач, Южный, и далее вдоль западного или восточного побережья о. Северный, где зоны аблации чередуются с участками суши, свободными от льда в летний период. Также вполне вероятно, что подобные спорадические «прорывы» бабочек в высокую Арктику случались и раньше, но из-за недостатка натуральных энтомологических исследований просто не были зафиксированы. Особенно не хватает подробных сведений о ландшафтно-биотопическом распределении и характере встречаемости этого вида на о-вах Вайгач и Южный, которые потенциально могут служить исходными плацдармами для подобных миграций.

Вспышки размножения и массовой миграции у некоторых видов булавоусых чешуекрылых могут выглядеть апериодическими только из-за короткой истории наблюдений. Накопленные за 30 лет материалы по динамике численности белянки *Aporia crataegi* свидетельствуют о том, что флюктуации её численности цикличны, а массовый лёт в таёжной зоне северо-востока Русской равнины наблюдается раз в 10–13 лет, продолжается два летних сезона и, как правило, сопровождается масштабной миграцией бабочек в районы Крайнего Севера. Затем в течение 2–3 лет происходит постепенное снижение численности и встречаемости вида вплоть до его полного исчезновения в локальных фаунах.

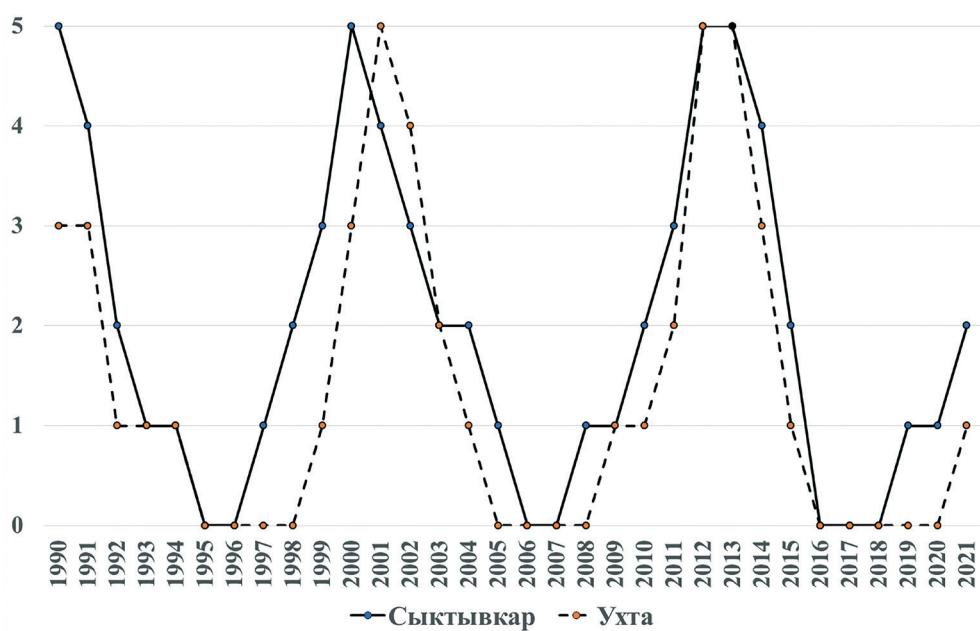


Рис. 2. Динамика ландшафтной активности белянки *Aporia crataegi* в подзоне средней тайги северо-востока Русской равнины в 1990–2021 гг. Ось абсцисс – годы наблюдений, ось ординат – баллы ландшафтной активности.

Следующие 2–3 года депрессии сменяются 4–5-летним периодом подъёма численности за счёт миграционного потока из южных регионов и новой экспансии на север. Пики численности *A. crataegi* в подзоне средней тайги наблюдались в 1990–1991 гг., 2000–2002 гг. и 2012–2014 гг. (рис. 2). В 2016–2018 гг. на изучаемой территории эта белянка не фиксировалась совсем. С 2019 г. её региональная активность начала вновь повышаться, поэтому можно прогнозировать новое массовое размножение в 2023–2024 гг.

Расширение границ ареалов и успех натурализации видов во многом предопределяются наличием на новых территориях доступных иммиграционных путей и местообитаний, отвечающих экологическим и трофическим преференциям потенциальных необионтов. Роль факторов георазнообразия в расселении булавоусых чешуекрылых по северо-востоку Русской равнины, на наш взгляд, гораздо значительнее влияния колебаний климатических параметров. Большинство представителей надсемейства не имеют тесных топических связей с темнохвойными лесными формациями, которые в изучаемом регионе формируют основу зональных сообществ тайги. Почти две трети видов здесь обитают на лугах, которые играют очень скромную ландшафтообразующую роль, занимая менее 1% территории [Татаринов, Долгин, 2001]. Среди лесных насаждений луговые местообитания выделяются узкими полосками, тяготеющими к долинам и поймам рек и ручьёв, поэтому для пространственного распределения видов и путей расселения булавоусых чешуекрылых большое значение имеет густота речной сети, в итоге определяющая площади доступных местообитаний, а также направленность магистральных водотоков. Известный советский ботаник А.П. Шенников [1935, 1940] анонсировал «коридорное» значение речных долин для расселения растений. В полной мере это относится и к представителям *Papilioidea*, которые осваивают таёжные и тундровые пространства, в основном, за счёт пойменных местообитаний.

До 1990-х гг. распространение на север некоторых видов булавоусых чешуекрылых с экологическим оптимумом в суббореальном

под поясе ограничивалось широтным отрезком р. Вычегды (~ 62° с. ш.). Данный рубеж был выражен в ареалах хвостаток *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, ленточника *Limenitis populi*, сатирид *Coenonympha glycerion*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*, толстоголовок *Pyrgus serratulae*, *Thymelicus lineola* [Седых, 1974; Татаринов, Долгин, 1999]. Несомненно, в таёжную зону северо-востока Русской равнины в исторической перспективе они проникли по долинам таких рек, как Сысола, Юг и Сухона, но долгое время оставались в пойменных местообитаниях «запертymi» водоразделами между Печорой и Вычегдой, покрытыми трудно преодолимыми для них массивами темнохвойных лесов. Усиление иммиграционного потока и расширение северных границ ареалов этих видов в последние десятилетия свидетельствуют о том, что значение данного барьера заметно снизилось. Мы объясняем это, прежде всего, интенсивным развитием комплекса линейных транспортных и промышленных сооружений. Регион почти в меридиональном направлении пересекают железнодорожная магистраль Котлас – Воркута, нефте- и газопроводы, ЛЭП, автомобильные трассы. Кроме того, практически вся территория в настоящее время изрезана просёлочными и второстепенными грунтовыми дорогами, вездеходными летними проходами и зимниками. Подобные технические коммуникации обязательно сопровождаются на местности цепочкой открытых местообитаний опушечно-лесного, лугового и рудерального облика, в зоне тундры – травянистыми ивняками и лугоподобными ассоциациями интразонального типа. Вместе с речными долинами они выполняют функцию квазиприродных коридоров, по которым и расселяются виды *Papilioidea* в северном направлении.

В качестве одного из таких коридоров можно рассматривать автотрассу Р-176 «Вятка» из Кировской обл. до Сыктывкара. Практически все случаи фиксации в подзоне средней тайги имаго желтушек *Colias myrmidone*, *C. croceus*, переливниц *Apatura ilia*, *A. iris*, перламутровок *Clossiana dia*, *Argynnис niobe*, сатирид *Melanargia russiae*, *Lopinga achine*, так или иначе связаны с биотопами, распо-

лагающимися вдоль этой магистрали. Этим же маршрутом, очевидно, распространяются нимфалиды *Nymphalis io*, *N. vaualbum* и ряд других сезонных мигрантов и эфемеробионтов. Прилегающие к транспортной артерии агроценозы и разного рода рудеральные стации обусловили здесь закрепление популяционных группировок и переход в категории эпекбионтов и колониобионтов белянки *Pontia edusa*, голубянок *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, *Glaucopsyche alexis*, сатириды *Hyponephele lycaon* и некоторых других.

В середине 1990-х гг. была достроена автотрасса 87Р-001 от Сыктывкара до Ухты, и именно в эти годы был преодолен вышеупомянутый «вычегодский» рубеж хвостаткой *Fixsenia pruni*, сатиридами *Pararge aegeria*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus* и *Coenonympha glycerion*, началось широкое освоение таёжной зоны лимонницей *Gonepteryx rhamni*, ленточником *Limenitis populi*, перламутровкой *Argynnis paphia*. Связь этих событий, на наш взгляд, очевидна: автомагистрали, наряду с трассами газо- и нефтепроводов и железнодорожной магистралью, обеспечили проникновение названных видов из бассейна р. Вычегды к основным притокам р. Печоры и далее по речным долинам на север.

Другим важнейшим антропогенным фактором георазнообразия, влияющим на расселение и пространственную организацию фауны булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины, является масштабная трансформация коренных лесных насаждений в результате промышленных лесозаготовок. Их развитие началось ещё в XVIII в. с приисковых и подневольно-выборочных рубок, на смену которым в первой половине XX в. пришли сплошные рубки, получившие в таёжной зоне региона широкое применение за счёт организации леспромхозов и использования труда заключённых и репрессированных в системе ГУЛАГа. Во второй половине прошлого столетия механизация лесозаготовок, строительство лесовозных автомобильных и узкоколейных железных дорог привели к резко возросшей концентрации площадей рубок, что чрезвычайно усилило и ускорило антропогенную трансформацию таёжных лесов. За короткий

исторический период, менее чем 50 лет, в Республике Коми сплошными и концентрированными рубками было пройдено около 20% площади спелых и перестойных темнохвойных массивов, а в подзонах южной и средней тайги они были уничтожены практически полностью. Лесовосстановление на 50% лесосек происходило стихийно, что привело к замещению коренных лесов на огромных пространствах производными мелколиственными и смешанными насаждениями, образованию на местах рубок гетерогенной мозаики разнородных по экологическим условиям участков [Ларин, 1987, 2000; Паутов, 2000].

Интенсивное техногенное нарушение растительного покрова в таёжной зоне северо-востока Русской равнины на рубеже тысячелетий значительно увеличило площади пригодных для обитания булавоусых чешуекрылых фитоценозов, что в целом положительно сказалось на видовом разнообразии таёжных локальных фаун. Если линейные технические и промышленные сооружения в комплексе с речными долинами играют роль коридоров, по которым расселяются аддективные виды, то вторичные мелколиственные и смешанные лесные насаждения, окружённые сетью опушечно-лесных и луговых стаций с высокой инсолиацией и, соответственно, с лучшей теплообеспеченностью и подходящим составом растительности служат своего рода плацдармами, на которых они закрепляются. Большие площади местообитаний опушечно-лесного типа с малинниками, подростом рябины и других лиственных древесных и кустарниковых пород на местах бывших делянок способствовали закреплению и увеличению популяций таких видов, как перламутровка *A. paphia* и лимонница *G. rhamni*. С этим же фактором мы связываем и в разы возросшую численность таких коренных таёжных видов, как нимфалида *Nymphalis antiopa*, случаи массового размножения которой в подзоне средней тайги зафиксированы в 1990, 2000 и в 2013 гг., уголкрыльница *Polygonia c-album*, буроглазка *Lasiorhombata petropolitana* и чернушка *Erebia embla*.

Формирование устойчивых популяционных группировок ленточника *L. populi* в подзоне средней тайги стало возможным во

многом благодаря молодым и подрастающим осиновым насаждениям, поднявшимся в последние десятилетия вдоль линейных транспортных коммуникаций, главным образом автомобильных дорог. В подобных стациях, по крайней мере до 63° с. ш., с 2005 г., наблюдается выраженная концентрация вида: плотность имаго в пик лёта может достигать 35 экз./га, тогда как по краям массивов спелых и приспевающих осинников она обычно не превышает 5–7 экз./га. В 2018 г. во многих локалитетах, расположенных на оси автотрасс Р-176 – 87Р-001, зафиксированы случаи резкого роста численности ленточника (напомним, что это год в регионе отмечен и массовым лётом *V. atalanta*), когда плотность имаго на некоторых участках достигала почти 100 экз./га. Тесная биотопическая связь с шоссейными и грунтовыми дорогами и выраженная тенденция к колонизации новых территорий у *L. populi* была достоверно установлена в Восточной Фенноскандии [Горбач и др., 2010], что свидетельствует об общем характере расселения этого вида на северо-востоке Европы.

Роль лимитирующего фактора в освоении новых территорий булавоусыми чешуекрылыми может играть трофическая специализация видов на личиночной стадии развития. Имаго булавоусых чешуекрылых умеренного пояса Европы строгих пищевых предпочтений, как правило, не имеют. Наличие кормовой базы для гусениц является залогом успеха натурализации на новой территории прежде всего для монофагов и узких олигофагов, специализирующихся на растениях, распространение и фитоценотическая роль которых в природных сообществах региона незначительны. Естественно, что для сатирид (сем. Satyridae), гусеницы которых развиваются на разных злаках и осоках, не будет трофических ограничений в процессе расселения, и в роли лимитирующих будут выступать другие факторы среды. Но, например, для желтушки *Colias myrmidone* узкая трофическая специализация гусениц на ракитниках (род *Cytiscus* s.l.) – главная причина оставаться в подзоне средней тайги неопределенно долго в статусе сезонного мигранта. Самые северные места нахождения ракитников на северо-востоке

Русской равнины известны в южной тайге ($\sim 59^{\circ}$ с. ш.). Ландшафтная активность этой желтушки в южнотаёжных локальных фаунах в последние годы заметно возросла, что позволяет обоснованно предполагать, что здесь начали формироваться постоянные зависимые популяции вида, которые являются основным источником летних миграций имаго на север. Впервые в подзоне средней тайги *C. myrmidone* была зафиксирована в аномально жаркий 2010 г., но отсутствие кормовой базы для гусениц не позволяет прогнозировать здесь её закрепление и натурализацию.

Среди булавоусых чешуекрылых есть виды, которые в процессе расселения по северо-востоку Русской равнины частично или полностью сменили кормовые растения гусениц на систематически близкие и широко представленные в региональной флоре, что обеспечило успех в освоении новых территорий. Самыми яркими примерами являются хвостоносец *Iphiclus podalirius* и лимонница *Gonepteryx rhamni*. Первые находки хвостоносца севернее 60-й параллели датируются 1998 г., а в 2000 г. он пересёк широтный отрезок р. Вычегды в подзоне средней тайги ($\sim 62^{\circ}$ с. ш.) [Татаринов, Долгин, 2001]. Первое десятилетие данный вид рассматривался нами как сезонный мигрант, так как регистрировались только единичные особи вблизи линейных коммуникаций, главным образом автотрасс, и в населённых пунктах. Однако в 2007 г. на крайнем юге Республики Коми (д. Прокопьевка Прилужского р-на, подзона южной тайги, 59.28° с. ш., 49.67° в. д.) авторами работы было достоверно установлено успешное питание гусениц на черёмухе и рябине. Развитие преимагинальных стадий вида было подтверждено здесь также в 2017 г., а в Сыктывкаре – в 2010 и 2013 гг. В заброшенной д. Кобра Койгородского р-на (подзона южной тайги, 60.04° с. ш., 50.79° в. д.) в 2016 г. была зафиксирована кладка яиц на черёмуху, а по численности имаго этот вид тогда даже преобладал над хвостоносцем *Papilio machaon*. В последнее десятилетие ландшафтная активность *I. podalirius* в локальных фаунах заметно выросла, что позволяет предполагать, что на юге таёжной зоны, по крайней мере до 62° с. ш., у него сформировались устойчивые по-

пуляционные группировки. Вид продолжает расселяться по таёжной зоне, и в 2021 г. была обнаружена одна бабочка на границе средней и северной тайги (окрестности г. Ухты, 63.6° с. ш., 53.61° в. д.).

Самым северным местонахождением лимонницы *G. rhamni* на северо-востоке Русской равнины в 1950-х гг. был г. Ухта. Для этой локальной фауны она была указана как очень редкий вид [Седых, Седых, 1959]. В региональной фаунистической сводке, вышедшей через 15 лет [Седых, 1974], новых более северных находок вида не приводится. Наши наблюдения с 1982 г. также подтверждают крайнюю редкость и не ежегодную встречаемость этого вида в окрестностях г. Ухты до середины 1990-х гг. С начала нового тысячелетия в окрестностях г. Сыктывкара плотность имаго возросла почти в 1.2 раза, в Ухте – в 2 раза. К 2016 г. вид широко расселился в подзоне северной тайги до 65° с. ш., а по долинам крупных рек (Печора, Ижма, Большая Сыня) проник в подзону крайнесеверной тайги. Численность и встречаемость вида в позднелетний период, вылет перезимовавших бабочек ранней весной позволяют уверенно утверждать, что в таёжной зоне у него сформировались устойчивые популяционные группировки. Встречи в последние годы единичных особей-мигрантов на п-ове Канин, в Большеземельской тундре и на Полярном Урале косвенно подтверждают это [Болотов, 2011; Татаринов, 2016]. Отметим, что расширение ареала *G. rhamni* на север наблюдается и на северо-западе Русской равнины. Так, в окрестностях г. Архангельска в 1960–1970-х гг. этот вид не регистрировался [Зеленова, 1972], но на рубеже столетий он уже обитал здесь в статусе эфемеробионата [Болотов, 2004]. Судя по последней фаунистической сводке [Kozlov et al., 2014], в Архангельской обл. лимонница уже пересекла 64-ю параллель. Совершенно очевидно, что расселение и натурализация *G. rhamni* на севере таёжной зоны идёт более или менее равномерно по всей Русской равнине от Онеги до Приуралья.

Одним из внешних факторов, сдерживавших распространение *G. rhamni* на север, была ограниченность трофических связей вида на личиночной стадии развития.

В качестве основных кормовых растений гусениц в литературе [Henriksen, Kreutzer, 1982; Gorbunov, Kosterin, 2003; Львовский, Моргун, 2007; Tshikolovets, 2011; и др.] указывается жостер (род *Rhamnus*) и крушина (род *Frangula*), в качестве дополнительного – тёрн (*Prunus spinosa* L.). В таёжной зоне северо-востока Русской равнины жостер слабительный (*Rh. cathartica* L.) и тёрн встречаются только в культуре [Флора..., 1976] и какой-либо значимой роли в качестве кормовых пород для местных популяций вида играть не могут. Крушина ольховидная (*F. alnus* Mill.) более или менее заметна лишь в лесных фитоценозах на юге таёжной зоны до широтного отрезка р. Вычегды. Северная граница её распространения проходит по широте г. Ухты [Флора..., 1976], что до конца XX в. чётко коррелировало с границей ареала *G. rhamni*. Относительно быстрое расселение лимонницы на север в районы, где крушина не произрастает, свидетельствует о том, что лимитирующее значение трофического фактора в последние десятилетия снизилось. В 2002 г. на биостанции СыктГУ (61.79° с. ш., 51.82° в. д.) в пойменных местообитаниях средней Вычегды нами неоднократно отмечалась кладка яиц самками на черёмуху (*Padus avium* Mill.). В качестве кормового растения черёмуха указывалась и для башкирских популяций *G. rhamni* [Мигранов, 1991]. В садках гусеницы успешно выкармливаются на листьях не только черёмухи, но и рябины (*Sorbus aucuparia* L.), которая потенциально может служить кормовой породой и в естественных фитоценозах. Очевидно, что в условиях расширения площадей мелколиственных насаждений, опушечно-лесных стаций и на фоне климатических изменений в регионе произошёл частичный переход гусениц на новые кормовые растения, в частности на черёмуху. Трофическая адаптация заняла какое-то время, но в итоге способствовала процессу натурализации этого вида на севере таёжной зоны.

Интегральная оценка биоценотической устойчивости популяционных группировок (I–V) и ландшафтной активности (1–5) аддентивных и активно расселяющихся видов в заселяемых локалитетах позволяют исполь-

зователь эти балльные показатели в качестве критериев для определения их натурализационного статуса в регионе:

0 (I-1) – вид спорадически появляется в регионе (летние миграции единичных особей, случайные залёты имаго), но перспективы адаптации к местным условиям и натурализации отсутствуют из-за существующих трофических, биотопических и климатических ограничений. Изучаемая территория неопределенно долгое время будет оставаться зоной стерильного выселения на периферии видового ареала (дифференциация границ ареала по: [Городков, 1986]). В фауне таёжной зоны северо-востока Русской равнины шесть видов: *Colias croceus*, *C. myrmidone*, *Melanargia russiae*, *Nymphalis vaualbum*, *N. xanthomelas*, *N. polychloros*.

1 (II-1, II-2 до II-5 в годы массового размножения) – вид не способен к оседлому обитанию в природных условиях северо-востока Русской равнины, его участие в региональной фауне определяется регулярными сезонными миграциями имаго. В процессе естественного «оборота видов» [Lynch, Jonson, 1974; Бархатов, Ольшванг, 1997] он способен формировать псевдопопуляции и временные популяции с периодической или апериодической динамикой численности. Пять видов: *Aporia crataegi*, *Colias hyale*, *Vanessa atalanta*, *V. cardui*, *Nymphalis io*.

2 (III-2) – вид проник в регион в последние 5–10 лет и пытается закрепиться на новых территориях. Образующиеся популяционные группировки пока немногочисленны и неустойчивы, периодически вымирают, но затем вновь формируются за счет постоянного притока мигрантов. Четыре вида: *Apatura iris*, *A. ilia*, *Limenitis camilla*, *Lopinga achine*.

3 (IV-2, IV-3) – вид активно расселяется по региону и весьма успешно адаптируется к местным условиям обитания. Биотопически он связан, преимущественно, с антропогенными местообитаниями, может периодически исчезать из состава локальных фаун и топических группировок, но вероятность натурализации на осваиваемой территории весьма высокая. Семь видов: *Iphiclides podalirius*, *Pontia edusa*, *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, *Argynnis niobe*, *Clossiana dia*, *Hyponephele lycaon*.

4 (V-2, V-3) – вид в процессе расселения по региону полностью адаптировался к местным природным условиям, сформировал здесь устойчивые популяционные группировки, заселил не только антропогенные, но и естественные местообитания, что может свидетельствовать о его успешной натурализации. Необионт, вошедший в число постоянных представителей региональной фауны. Три вида: *Glaucopsyche alexis*, *Pararge aegeria*, *Thymelicus sylvestris*.

5 – коренной вид фауны, заметно расширявший своё распространение в регионе в обозначенный период наблюдений. Семь видов: *Gonepteryx rhamni*, *Fixsenia pruni*, *Limenitis populi*, *Argynnис paphia*, *Coenonympha glycerion*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*. Ещё три вида проникли из таёжной зоны и закрепились в антропогенных местообитаниях Крайнего Севера: *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, *Brenthis ino*.

Заключение

Регулярные эколого-географические наблюдения за булавоусыми чешуекрылыми, проводимые авторами на северо-востоке Русской равнины последние 30 лет, позволили установить изменения в составе локальных и зональных фаун, пространственно-типологической структуре населения, вызванные притоком в регион более двух десятков адвентивных видов и расширением ареалов коренных обитателей. Совершенно очевидно, что данный процесс шёл и ранее, однако именно в обозначенный период он интенсифицировался и стал оказывать заметное влияние на облик региональной фауны Papilioidea.

Успешной натурализации адвентивных видов булавоусых чешуекрылых способствует широкомасштабная трансформация коренных лесных насаждений в таёжной зоне и сеть линейных коммуникаций, выполняющих роль квазиприродных коридоров, по которым распространяются бабочки на северо-востоке Русской равнины. Изменения климатических параметров и погодные флуктуации, происходившие в период наблюдений, играют в этом далеко не главную роль и, на наш взгляд, часто переоцениваются специалистами.

Несмотря на существующие общие тенденции, темпы расселения и закрепления разных видов булавоусых чешуекрылых на новых территориях различаются. Одни относительно быстро, буквально в течение трёх-пяти лет адаптируются к условиям северо-востока Русской равнины и переходят в категорию агриобионтов, для других сохраняется перспектива неопределенно долго оставаться здесь в статусе эфемеробионтов или сезонных мигрантов.

Можно уверенно прогнозировать, что изменения в видовом составе локальных и зональных фаун Papilioidea, вызванные проникновением и натурализацией адвентивных видов, будут возрастать. В первую очередь надо ожидать трансформации пространственно-типологической структуры населения, выражающейся в изменении состава фоновых видов, возникновении новых типов топических группировок, увеличения разнообразия булавоусых чешуекрылых в антропогенных сообществах. Подобные перестройки затронут таёжную фауну, а в Заполярье это коснётся, прежде всего, населения интразональных местообитаний и урбоценозов.

Финансирование работы

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения», гос. рег. № 122040600025-2.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бархатов В.Г., Ольшванг В.Н. Опыт мониторинга булавоусых чешуекрылых в Челябинской области // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург: УрО РЭО, 1997. С. 122–125.
- Болотов И.Н. Многолетние изменения фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) северной тайги на западе Русской равнины // Экология. 2004. № 2. С. 141–147.
- Болотов И.Н. Fauna и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Канин и острова Колгуев // Зоол. журнал. 2011. Т. 91, вып. 11. С. 1365–1373.
- 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.
- Горбач В.В., Сааринен К., Резниченко Е.С. К экологии тополёвого ленточника (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Финноскандии // Зоол. журнал. 2010. Т. 89. № 11. С. 1340–1349.
- Городков К.Б. Трёхмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые её свойства. II // Энтомологическое обозрение. 1986. Т. 45, вып. 1. С. 81–95.
- Зеленова Л.Ф. Дендрофильные чешуекрылые (Lepidoptera) Архангельска и его окрестностей // Энтомол. обозрение. 1972. Т. 51. № 4. С. 826–814.
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России: 2-е изд. / Ред. С.Ю. Синёв. СПб.: Зоологический институт РАН, 2019. 448 с.
- Ларин В.Б. Смена древесных пород на Севере. Сыктывкар, 1987. 16 с.
- Ларин В.Б. Восстановление лесов после рубок главного пользования // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М.: Дизайн. Картография. Информация, 2000. С. 95–126.
- Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 443 с. + 8 цв. вкладок.
- Мигранов М.Г. Булавоусые чешуекрылые Башкирии. Уфа, 1991. 132 с.
- Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 104 с.
- Паутов Ю.А. История освоения и изучения лесов // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М.: Дизайн. Картография. Информация, 2000. С. 21–47.
- Седых К.Ф. Дневные бабочки // Природа Сыктывкара и его окрестностей. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1972. С. 97–104.
- Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР: Беспозвоночные. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1974. 192 с.
- Седых К.Ф. Новые виды, подвиды и дополнения к фауне чешуекрылых Коми АССР // Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке Европейской части СССР. Сыктывкар, 1977. С. 97–108.

- Седых К.Ф., Седых Е.Д. Дневные бабочки Ухтинского района Коми АССР // Энтомол. обозрение. 1959. Т. 38, вып. 4. С. 829–832.
- Татаринов А.Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. Булавоусые чешуекрылые. // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 1999. Т. 7. Ч. 1. 183 с.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
- Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Массовое размножение многоцветницы *Nymphalis xanthomelas* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae) на европейском Северо-Востоке России // Эверсманния. 2013. Вып. 36. С. 47–48.
- Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Ландшафтная и региональная активность булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) восточноевропейской Гипоарктики // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2020. Сер. Экспериментальная биология и экология. № 3 (43). С. 15–27. DOI: 10.19110/1994-5655-2020-3-15-27.
- Флора северо-востока европейской части СССР Т. 3. Семейства Nymphaeaceae – Hippuridaceae / Под ред. А.И. Толмачёва. Л.: Наука, 1976. 293 с.
- Шенников А.П. Принципы ботанической классификации лугов // Советская ботаника. 1935. Вып. 5. С. 35–49.
- Шенников А.П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Труды Ботанического института АН СССР. 1940. Сер. 3. Вып. 4. С. 35–46.
- Шернин А.И., Чарушина А.Н. Чешуекрылые // Животный мир Кировской области. Киров, 1974. Т. 2. С. 351–477.
- Bolotov I.N., Vlasova A., Mizin I., Aksanova A.V. Long-distance dispersal of migrant butterflies to the Arctic Ocean islands, with a record of *Nymphalis xanthomelas* at the northern edge of Novaya Zemlya (76.95°N) // Nota Lepidopterologica. 2021. Vol. 44. P. 73–90. DOI: 10.3897/nl.44.62249
- Gorbunov P. Kosterin O. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Moscow: Rodina and Fodio; Cheliabinsk: Gallery Fund, 2003. Vol. 1. 392 p.
- Henriksen H.J., Kreutzer I. The Butterflies of Scandinavia in Nature. Odense: Scandinavian Bogførslag, 1982. 215 pp. 102 col. pl.
- Kozlov M.V., Kullberg Ja., Zverev V.E. Lepidoptera of Arkhangelsk oblast of Russia: a regional checklist // Entomol. Fennica. 2014. Vol. 25. P. 113–141.
- Lynch J.F., Jonson N.K. Turnover and equilibria insects and avifaunas, with special reference to the California Islands // Condor. 1974. No. 76. P. 374–384.
- Tshikolovets V.V. Butterflies of Europe and the Mediterranean area. Pardubice: Tshikolovets Publications, 2011. 544 p.

EXPANSION AND NATURALIZATION OF ADVENTIVE BUTTERFLY SPECIES (LEPIDOPTERA: PAPILIONOIDEA) ON THE NORTHEASTERN PART OF THE RUSSIAN PLAIN

© 2023 Tatarinov A.G.*, Kulakova O.I**

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar, 167982 Russia;
e-mail: *tatarinov.a@ib.komisc.ru, **kulakova@ib.komisc.ru

Data on composition and naturalization patterns of more than twenty adventive butterfly species expanded to the northeastern part of the Russian Plain during the period of 1990–2021 are compiled. It is shown that lines of transport communications such as highways, railways, power lines, gas and oil pipelines serve as main immigration corridors for butterfly species from southern regions. Anthropogenic transformation of indigenous taiga forests through industrial logging operations, largely expanding areas of open habitats, which are more suitable for butterflies, promotes successful naturalization of adventive species. Linear systems of technical and industrial constructions together with river valleys play a role of semi-natural corridors for the expansion of adventive species. Furthermore, secondary small-leaved and mixed forests surrounded by a network of forest edges and meadows represent a kind of staging areas for the establishment of adventive species' populations. Groups of adventive species are delineated based on their naturalization status that was estimated on the basis of an integral assessment of their biocenotic stability and landscape activity. It is drawn a conclusion that ongoing expansion and naturalization of adventive butterfly species on the northeastern part of the Russian Plain will increase changes in the composition of local and zonal faunas and the spatial and typological structure of their populations.

Keywords: butterflies, north-east of the Russian Plain, alien species, naturalization.

ЧУЖЕРОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2023 Темботова Ф.А., Емкужева М.М.*

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360000, Россия
e-mail: *emkugeva_m@mail.ru

Поступила в редакцию 19.04.2022. После доработки 29.04.2023. Принята к публикации 15.05.2023

Представлен перечень инвазионных млекопитающих в центральной части Северного Кавказа (Ставропольский край, Кабардино-Балкарская Республика, Северная Осетия-Алания), включающий 18 таксонов, относящихся к 4 отрядам: рукокрылые, хищные, грызуны, парнокопытные. Наиболее крупную группу по векторам внедрения в фауну региона образуют преднамеренно интродуцированные таксоны: *Sciurus vulgaris*, *Capreolus pygargus*, *Cervus nippon*, *Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Bos grunneins*, *Bison bonasus bonasus*, *Procyon lotor*, *Nyctereutes procyonoides*, *Mustela vison*, *Ondatra zibethicus*. В группе саморасселяющихся – 5 видов: *Canis aureus*, *Pipistrellus kuhlii*, *Capreolus capreolus*, *Canis familiaris* и *Rattus norvegicus*. По степени воздействия на экосистемы региона из инвазионных млекопитающих региона наиболее опасными являются пятнистый олень, неаборигенные подвиды благородного оленя, як домашний, шакал, американская норка, енотовидная собака, енот-полоскун. Это обуславливается их численностью, воздействием на аборигенную фауну, флору и почвенный покров.

Ключевые слова: Кавказ, горные территории, млекопитающие, интродукция, саморасселение.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-188-212

Введение

Горы являются центрами эндемизма и представляют собой чрезвычайно ценные ландшафты, на которые приходится значительная доля мирового биоразнообразия [Nogués et al., 2007; La Sorte, Jetz, 2010]. Одной из ключевых причин утраты биоразнообразия являются биологические инвазии [Chapin et al., 2000; El-Keblawy, 2014]. Горные территории, как правило, менее подвержены инвазиям, чем равнинные [Alexander et al., 2011]. Однако горные экосистемы, где большое число эндемичных видов эволюционировало в изолированных условиях, особенно уязвимы в этом отношении [Бобров и др., 2008]. В настоящее же время, при отсутствии препятствий для проникновения в естественную среду чужеродных таксонов в качестве сельскохозяйственных объектов, в том числе при разведении в искусственных условиях звероферм, и в качестве домашних питомцев, горные экосистемы стали подвержены более быстрому процессу инвазионности. Изменение климата и развитие сельскохозяйственного землепользования [Pauchard et al., 2009;

Dgebuadze, 2014] также значительно повышают риск биологических инвазий. На Кавказе данная проблема имеет особую значимость. Это обусловлено физико-географическими условиями (климатом, расположением на стыке умеренного и субтропического климатических поясов), развитой сетью путей сообщения и туристического кластера, а также преднамеренной интродукцией, особенно интенсивно проводившейся в регионе в XX в. Таким образом, территория российской части Кавказа является «воротами», через которые чужеродные виды могут проникать, а затем и распространяться по всему региону. Проблем инвазий млекопитающих на Северо-Западном Кавказе касаются немногие, преимущественно краткие, публикации [Бобров, Салпагаров, 2009; Бобров 2017; Кудактин, Ромашин, 2019; Хляп, 2020; и др.]. Для центральной части Северного Кавказа известны сведения по состоянию популяций отдельных инвазионных видов млекопитающих [Темботова, Пхитиков, 2010; Бозиев и др., 2015; Бобров, 2017]. Имеются и другие разрозненные публикации о млекопитающих, которые были

интродуцированы или вселились сами в центральную часть Северного Кавказа.

Цель работы – обобщить сведения по чужеродным млекопитающим, обитающим в центральной части Северного Кавказа и оценить их роль в экосистемах этого региона

Материал и методы исследования

Район исследования – центральная часть Северного Кавказа (рис.), охватывает равнины, предгорья Среднего Предкавказья, северной границей которого является Кума-Манычская впадина, а южной – горы северного макросклона Центрального Кавказа [Гулиашвили, 1964]. Район исследования характеризуется высоким ландшафтным и биотопическим разнообразием, включает территорию Ставропольского края, Кабардино-Балкарской Республики (КБР) и Республики Северная Осетия-Алания (РСО-Алания). Климат в регионе умеренный континентальный. Территория занимает около 87 тыс. км².

Согласно типизации А.К. Темботова, рассматриваемая территория включает эльбрусский и терский варианты поясности, в равнинной части которых лежат степная (на

северо-западе) и полупустынная (на востоке) зоны, где преобладают пахотные земли и пастбища. Поясной спектр предгорий в эльбрусском варианте представлен луговыми степями и остеинёнными лугами, а в терском – лесостепями и широколиственными лесами. В высокогорьях оба варианта поясности включают субальпийский, альпийский, субнivalный и нивальный пояса [Соколов, Темботов, 1989]. На территории Ставропольского края имеются один национальный парк федерального значения – Кисловодский национальный парк и 41 заказник краевого значения, в Кабардино-Балкарии – Кабардино-Балкарский высокогорный заповедник и национальный парк «Приэльбрусье» федерального значения и 8 заказников регионального подчинения, в Северной Осетии-Алании – Северо-Осетинский государственный природный заповедник, Национальный парк «Алания» и государственный природный заказник «Цейский» федерального подчинения, а также 5 заказников регионального значения (рис.).

В работе в качестве основы использована классификация чужеродных таксонов по 4

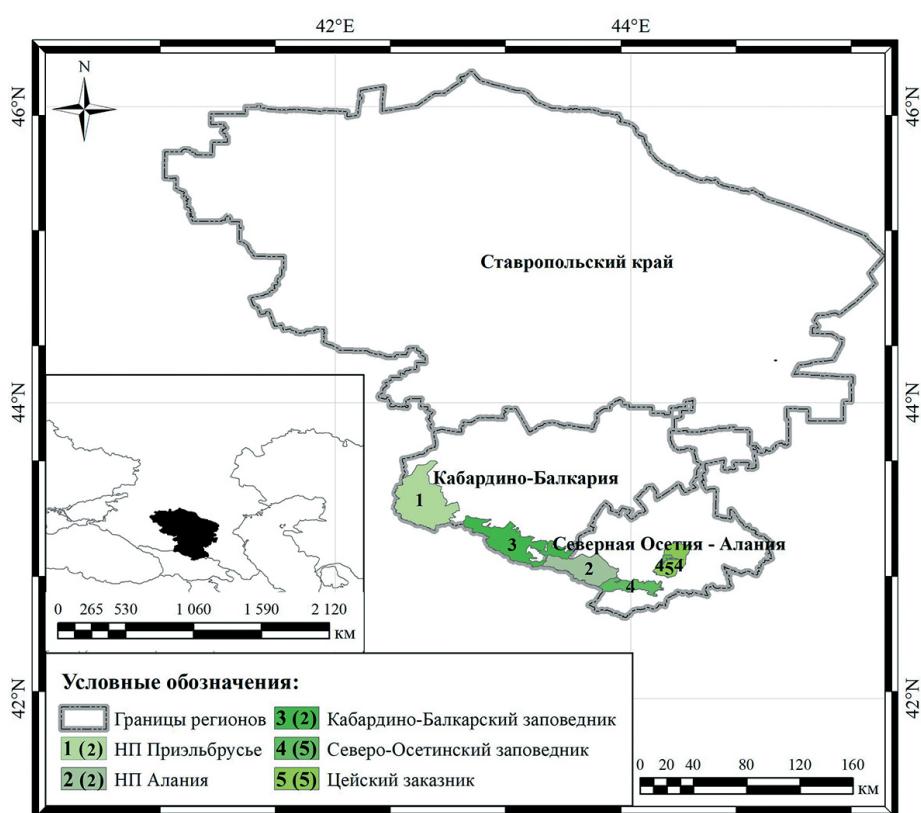


Рис. Регион исследования с ООПТ федерального подчинения. В скобках – число инвазионных видов в них.

крупным векторам внедрения [Бобров и др., 2008]: преднамеренно интродуцированные, реинтродуцированные, случайно интродуцированные и саморасселяющиеся. Представители этих групп натурализовались в центральной части Северного Кавказа в результате: а) сознательного завоза ранее не обитавших здесь видов животных, б) сознательного завоза, но ранее обитавших и исчезнувших здесь видов, в) переселения с транспортом или грузами, в результате побега из зоопарков, со звероферм и пр., а также одичания домашних животных, г) самостоятельного расселения из других регионов. Однако мы считаем нецелесообразным включать в классификацию такую группу как реинтродуцированные таксоны, так как, по сути, это естественные компоненты природной среды конкретного региона, особенно если речь идёт об утерянных в недавнем прошлом таксонах, как, например, переднеазиатский леопард (*Panthera pardus ciscaucasica* Satunin, 1914). В этой связи в работе мы использовали классификацию Боброва с соавторами [2008], но с некоторыми корректировками, выделяя три категории: пред-

намеренно интродуцированные, случайно интродуцированные и саморасселяющиеся.

Систематика млекопитающих приводится по Ф.А. Темботовой [Темботова, 2015]. В работе использовали данные литературных источников, собственные данные и материалы СМИ, официальные сводки министерств и ведомств (доклады об экологической ситуации в Республике Северная Осетия-Алания в 2019 и 2020 гг. [Доклад об экологической ситуации..., 2020, 2021]; материалы, обосновывающие лимиты и квоты добычи охотничьих ресурсов на территории Ставропольского края [Материалы..., 2021]), сводные сведения о численности диких животных по результатам учётов 2012–2018 гг. на территории КБР» (данные минприроды КБР); сведения из баз данных [Млекопитающие России, 2022; AIMS..., 2022], а также устные сообщения работников ООПТ.

Результаты

Современная териофауна Кавказа состоит из разных эколого-генетических групп [Темботова, 2015], среди которых важную состав-

Таблица 1. Обширность внедрения инвазионных млекопитающих в центральную часть Северного Кавказа

№	Таксоны	Обширность внедрения
Интродуценты		
1	Собака енотовидная (<i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray, 1834)	++
2	Енот-полоскун (<i>Procyon lotor</i> Linnaeus, 1758)	++
3	Норка американская (<i>Mustela vison</i> Schreber, 1777)	++
4	Ондратра (<i>Ondatra zibethicus</i> Linnaeus, 1766)	++
5	Белка обыкновенная (<i>Sciurus vulgaris</i> Linnaeus, 1758)	+++
6	Косуля сибирская (<i>Capreolus pygargus</i> Pallas, 1777)	+
7	Олень пятнистый (<i>Cervus nippon</i> Temminck, 1838)	++
8	Олень благородный (<i>Cervus elaphus</i> Linnaeus, 1758)	++
9	Лань европейская (<i>Dama dama</i> Linnaeus, 1958)	+
10	Зубр равнинный (<i>Bison bonasus</i> bonasus Linnaeus, 1758)	++
11	Як (<i>Bos grunneins</i> Linnaeus, 1766), одомашненная форма	++
Саморасселяющиеся		
12	Нетопырь средиземный (<i>Pipistrellus kuhlii</i> Kuhl, 1817)	+++
13	Шакал (<i>Canis aureus</i> Linnaeus, 1758)	+++
14	Собака домашняя бродячая (<i>Canis familiaris</i> Linnaeus, 1758)	+++
15	Косуля европейская (<i>Capreolus capreolus</i> Linnaeus, 1758)	+
16	Крыса серая (<i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769)	+++

Примечание: обширность внедрения: + локальная, ++ фрагментарная, +++ широкая.

ляющую представляют как мезофильные, так и ксерофильные эндемики на видовом и подвидовом уровнях. В этой связи появление несвойственной региону фауны имеет колossalное значение, которое чаще является отрицательным. В экосистемах центральной части Северного Кавказа инвазионные виды представлены двумя основными категориями: интродуцированные разными способами (преднамеренно, непреднамеренно, в том числе случайно) и саморасселяющиеся (табл. 1). Первая группа включает преимущественно объекты охоты разного таксономического уровня (виды, подвиды), внедрённые человеком в фауну несвойственного региона. Вторая группа представлена таксонами, увеличивающими свой естественный ареал по разным причинам без прямого участия человека. Экосистемное значение представителей этих групп совершенно разное.

Ниже представлен аннотированный список чужеродных для центральной части Северного Кавказа таксонов.

Интродуцированные

1. Собака енотовидная (*N. procyonoides*).

Нативный ареал. Приморье, Приамурье, Восточный Китай, Япония.

Статус. Преднамеренно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе. Входит в число самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018]. Вид имеет широкое распространение в Европе, включён в список инвазионных видов Европейского Союза [List of Invasive Species..., 2022]. В центральную часть Северного Кавказа енотовидную собаку выпускали в середине XX в. В Северной Осетии было два выпуска: в 1950 г. (Пригородный район, Майрамадагский лес) и в 1953 г. (Кобанское ущелье, урочище Второй Заголдон); в Ставропольском крае – в 1953 г. (Левокумский район, в окр. с. Величавка и с. Урожайное), в КБР – в 1952 г. (Майский район). Племенной материал происходил из звероферм [Павлов и др., 1973].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В центральной части Северного Кавказа вид

имеет фрагментарное распространение (табл. 1, 2). Занимает равнину, предгорье и среднегорье до 1700 м над ур. м. [Темботов, Шхашамишев, 1984]. На Ставрополье малочисленный вид (по данным за 2010 г. – 744 особи), обитает на территории пойменного леса р. Кубань [Друп и др., 2011]. Встречается в краевых заказниках Ставропольского края: государственные природные заказники «Ставрополец», «Александровский», «Галюкаевский», «Красногвардейский», «Чограйский». На территории Кабардино-Балкарии высокой численности не наблюдается, следы *N. procyonoides* зарегистрированы в Чегемском районе [Млекопитающие России..., 2022], а также в охотхозяйстве «Гедуко». Известен один случай обнаружения в пределах парковой зоны г. Нальчик. Встречается на территории заказников «Чегемский», «Верхне-Курпский», «Екатериноградский» (данные Дирекции особо охраняемых природных территорий Кабардино-Балкарской Республики). Обычен в Северо-Осетинском заповеднике [Floranimal, 2022].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. По данным дирекции ООПТ КБР [Доклад о состоянии..., 2021], енотовидная собака входит в число хищников, наносящих урон поголовью диких животных ООПТ. В Северной Осетии – преобладающая добыча, наряду с шакалом и барсуком, реинтродуцированного переднеазиатского леопарда [Пхитиков и др., 2021]. Представляет серьёзную угрозу для птиц, земноводных, является носителем бешенства, саркоптоза, трихинеллёза. В регионе имеет значение как охотничий вид (Ставропольский край, КБР, РСО-Алания). Данных о паразитофауне енотовидной собаки в пределах центральной части Северного Кавказа недостаточно. Имеющиеся сведения относятся к Северной Осетии, где выявлена заражённость вида трихинеллёзом [Бочарова, Коцлов, 2010]. Однако о возможном значительном разнообразии паразитофауны говорят данные по Северо-Западному Кавказу, где проведены комплексные исследования по гельминтозам хищных млекопитающих региона, в том числе и инвазионных видов (енотовидной собаки, енота-полоскуна, американской норки, шакала). Согласно полученным результатам, в Краснодарском крае установлена 100%

Таблица 2. Встречаемость инвазионных млекопитающих в ООПТ центральной части Северного Кавказа

№	Вид / подвид	Широтная зона и высотный пояс	Количество ООПТ региона, в которых таксон является чужеродным		
			Ставрополь- ский край	КБР	РСО-Алания
Интродуцированные					
1	Собака енотовидная	степная зона, лесостепной пояс	9 РО	РО*	3
2	Енот-полоскун	степная зона, лесостепной пояс	1 РО	0	РО*
3	Норка американская	пояса лесостепной и широколиственных лесов	РО*	1 РО	З, ЗФ
4	Ондатра	степная зона, лесостепной пояс	10 РО	2 РО	РО*
5	Белка обыкновенная	пояса широколиственных лесов и субальпийский	2 РО	3, НП	З, НП
6	Косуля сибирская	пояса лесостепной и широколиственных лесов	5 РО	0	0
7	Олень пятнистый	пояс широколиственных лесов	9 РО	2 РО	0
8	Олень благородный	пояс широколиственных лесов	4 РО	1 РО	РО
9	Лань европейская	пояс широколиственных лесов	0	2 РО	0
10	Зубр равнинный	пояс широколиственных лесов	0	0	ЗФ, РО
11	Як	субальпийский и альпийские пояса	0	3	НП
Саморасселяющиеся					
12	Нетопырь средиземный	степная зона, лесостепной пояс	РО*	1РО*	РО*
13	Шакал	от степной зоны до субальпийского пояса	8 РО	3, НП, 2 РО	1
14	Домашняя собака бродячая	степная зона, лесостепной пояс	РО*	2 РО	РО*
15	Косуля европейская	пояса лесостепной, широколиственных лесов	4 РО	0	0
16	Крыса серая	Селитебные ландшафты от равнин до среднегорий включительно, реже природные околоводные биотопы	РО*	РО*	РО*

З – заповедник федерального значения, НП – национальный парк федерального значения, ЗФ – заказник федерального значения, РО – ООПТ регионального значения, * – вероятно обитание вида на территории региональных ООПТ, ** – были заходы на территории ООПТ региона.

заражённость енотовидной собаки гельминтами (трематодами – 73.8%, цестодами – 37.5%, нематодами – 59.5% и скребнями – 10.7%); основной паразитарный комплекс в компонентных сообществах гельминтов енотовидной собаки образуют следующие виды: *Alaria alata*, *Euparyphium melis*, *Mesocestoides lineatus*, *Capillaria plica*, *Toxascaris leonina*, *Uncinaria stenocephala*. При этом впервые на территории РФ у енотовидной собаки Северо-Западного Кавказа зарегистрированы трематоды *Metorchis vulpis*, *Metametorchis skrjabini* и *Troglotrema acutum* [Итин, 2009; 2015].

Меры контроля. Необходимо принятие мер, направленных на существенное сокращение численности вплоть до полного изъятия вида из фауны региона, в том числе путём увеличения сроков охоты.

2. Енот-полоскун (*P. lotor*).

Нативный ареал. Центральная и Северная Америка.

Статус. Преднамеренно, случайно интродуцированный и саморасселяющийся вид.

История инвазии таксона в регионе. Входит в число самых опасных инвазионных

видов России [Самые опасные..., 2018]. В настоящее время енот-полоскун распространён на большей части материковой Европы и Кавказа. Как чужеродный вид [Khosravifard et al., 2020; Cichocki et al., 2021], включён в список инвазионных видов Европейского Союза [List of Invasive Species..., 2022]. В центральной части Северного Кавказа енота-полоскуна преднамеренно интродуцировали на Белой речке в окрестностях г. Нальчика (КБР) в 1953 и 1954 гг. Согласно данным М.П. Павлова с соавторами [1973], выпуск енота-полоскуна был осуществлён в Ставропольском крае. Однако все районы выпуска относятся к территории современной Карачаево-Черкесии, которая в период СССР входила в Ставропольский край. Таким образом, по факту в Ставропольском крае в XX в. енота-полоскуна не выпускали, как и в Северной Осетии-Алании. Появление в фауне Ставропольского края и Северной Осетии-Алании данного вселенца является результатом саморасселения и, возможно, случайной интродукции в результате побегов из звероферм и непреднамеренных выпусков домашних питомцев. Исследование потенциальных коридоров вторжения показало, что енот склонен к экспансии в лесах и пойменных угодьях вблизи Каспийского моря [Khosravifard et al., 2020].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В центральной части Северного Кавказа *P. lotor* имеет фрагментарное распространение. На сегодняшний день на территории КБР, согласно официальным сводкам Министерства природных ресурсов КБР, енот-полоскун встречается в равнинной части Республики (Прохладненский район, охотхозяйство «Гедуко»). Известны случаи добычи енота-полоскуна в равнинной части Северной Осетии-Алания и в широколиственных лесах у подножия Лесистого хребта. Возможно, населяет пойму р. Терек в Моздокском районе [Алексеев и др., 2000]. На территории Ставропольского края *P. lotor* – редкий вид, занимает западные облесённые угодья [Хохлов и др., 2005; Друп и др., 2011]. В юго-восточной части Ставропольского края (Курский район) отмечены следы его жизнедеятельности [Млекопитающие России..., 2022], которые

зарегистрированы также в Кучубеевском районе (с. Надзорное). Периодически в СМИ Ставропольского края появляются сведения об обнаружении вида в различных биотопах края. Так, например, енот-полоскун обнаружен в городских парках г. Ставрополя, на горе Змейка (окр. Пятигорска). Здесь следует отметить тот факт, что енота-полоскуна содержат в вольерах и городских квартирах Ставрополя как домашнее животное. Возможно его свободное приобретение на сайтах частных объявлений, что делает неконтролируемым процесс инвазионности вида в регионе. По всей видимости, высокой численности енот-полоскун в центральной части Северного Кавказа не достигает, так как мало подходящих мест обитания, однако, актуальные данные о его численности в регионе отсутствуют, необходимы планомерные исследования. Совсем иная картина наблюдается на Западном Кавказе (в экосистемах Причерноморья), где вид закрепился в фауне региона [Кудактин, Ромашин, 2019], освоил всю равнинную территорию и в связи с антропогенными изменениями осваивает новые стации. Енот-полоскун также обитает на Восточном Кавказе, в частности в Дагестане, где его выпускали в природные местообитания [Павлов и др., 1973; Туманов, 2009].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Данные о влиянии вида на экосистемы региона в доступной литературе отсутствуют. Однако в других районах Кавказа (российское Причерноморье), снижая численность амфибий и рептилий, полоскун стал трофическим конкурентом барсука, норки, выдры [Кудактин, Ромашин, 2019]. По мнению С.Б. Туниева и Б.С. Туниева [2013], воздействие енота для аборигенной кавказской фауны, в первую очередь для популяций амфибий, можно расценивать как экологическую катастрофу. Есть новые данные о том, что, хищничество енотов может быть существенным фактором увеличения смертности летучих мышей [Cichocki et al., 2021]. Вследствие высокой экологической пластичности енот-полоскун может превратиться в самого многочисленного мезохищника в экосистемах Кавказа [Савельев и др., 2021]. Вероятна дальнейшая экспансия вида

в Кавказском регионе как в северном, так и в южном направлениях. Вид является охотничьим ресурсом в рассматриваемых субъектах РФ (Ставропольский край, КБР, РСО-Алания).

Данные о паразитофауне енота в пределах центральной части Северного Кавказа в доступной литературе нам не известны. Однако можно предположить, что возможность заражённости енота в регионе значительна, так как на Северо-Западном Кавказе установлены высокие показатели заражённости вида. Выявлены 13 видов гельминтов, которые относятся к 4 классам (*Trematoda*, *Cestoda*, *Nematoda* и *Acanthocephala*) [Итин и др., 2018]. Для енота-полоскуна установлено бессимптомное носительство вируса бешенства [Riley et al., 1998; Newman, Byrne, 2017; и др.].

Меры контроля. Несмотря на невысокую численность енота-полоскуна в центральной части Северного Кавказа, вид представляет опасность для природных экосистем и их компонентов, что требует его изъятия из фауны региона.

3. Норка американская (*M. vison*).

Нативный ареал. Северная Америка.

Статус. Преднамеренно и случайно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе. Входит в число 100 самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018]. В 1920-х гг. американская норка в результате случайной интродукции (побег зверьков из звероферм) появилась в природных экосистемах в ряде стран Европы. По крайней мере, в 20 странах [Mezzetto, 2020] ареал вида продолжает расширяться. Американская норка на Центральном Кавказе преднамеренно была выпущена на территории Северной Осетии-Алания: в 1951 г. в Пригородном районе по р. Камбилиевка; в 1953 г. – в Ардонском районе [Павлов и др., 1973]. В Кабардино-Балкарии и в Ставропольском крае преднамеренные выпуски не осуществлялись. Однако, случайное расселение возможно, так как в XX в. в КБР и Ставропольском крае были созданы звероводческие хозяйства по выращиванию американских норок. В Ставрополь-

ском крае в настоящее время функционирует одно из крупнейших в стране и единственное на Юге России звероводческое хозяйство по разведению норок.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В регионе вид имеет фрагментарное распространение. В настоящее время наиболее широко распространён в Северной Осетии-Алании, как в равнинной части, так и в полосе широколиственных лесов, появляется в депрессиях между Скалистым и Боковым хребтами [Алексеев и др., 2000]. В частности, встречается в государственном природном заказнике «Цейский» (РСО-Алания), обычен в Северо-Осетинском заповеднике [Floranimal..., 2022], отмечен в Алагирском районе [Млекопитающие России..., 2022]. В охотхозяйствах КБР (Нальчикское охотхозяйство, колхоза им. Петровых) имеет стабильную численность. В коллекционном фонде ИЭГТ РАН имеется материал (1995 г.) по американской норке из Майского района КБР, где ранее была звероферма. На территории Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника не отмечена (устное сообщение сотрудника заповедника Аккиева Б.И.), очевидно, в силу отсутствия подходящих требованиям вида биотопов. В литературе имеются данные об единичных встречах на востоке Ставропольского края в низовьях р. Кумы [Щапко и др., 2022].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Американская норка – хищник, с широким спектром питания. В его рацион входят: птицы, грызуны, рыбы, земноводные, ракообразные и другие беспозвоночные. В зоне симпатрии с аборигенной европейской норкой (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761) характерно значительное перекрывание пищевых ниш обоих видов [García, 2020] и, как результат, межвидовая конкуренция. Работы по исследованию межвидовых отношений американской норки с аборигенными видами куньих, в частности, европейской норкой, центральной части Северного Кавказа нам не известны. По нашему мнению, как и в других частях ареала, присутствие американской норки одна из важных причин сокращения численности, а местами и полного

исчезновения, европейской норки. Вопрос о конкретных механизмах влияния американской норки на аборигенные виды куньих, и на европейскую норку, в частности, до сих пор остаётся открытым. Предполагается существование нескольких механизмов влияния: алеутская болезнь норок (плазмоцитоз), конкурентная борьба за ресурсы, прямая агрессия [Скуматов, 2015; Киселёва, 2017]. Какими бы ни были причины сокращения численности европейской норки, вид становится малочисленным после появления американской норки и за короткое время полностью исчезает в местах с высокой плотностью населения интродуцента [Скуматов, 2015]. Литературные сведения о паразитофауне американской норки в пределах центральной части Северного Кавказа отсутствуют. Недавними исследованиями гельминтофагии американской норки на территории Северо-Западного Кавказа было зарегистрировано 14 видов гельминтов (трематоды, цестоды, нематоды, акантоцефалы) [Итин и др., 2018]. В настоящее время американская норка участвует в поддержке и формировании природных очагов таких опасных гельминтозов, как меторхоз, аляриоз, псевдамфиостомоз, мезоцестоидоз, эхинококкоз, трихинеллоз, дирофилиариз [Итин и др., 2018]. Вид является охотниччьим объектом на всей территории обитания.

Меры контроля. Исследования по изучению воздействия американской норки на европейскую норку и другие компоненты природных экосистем. Учёты и регуляция численности вида до максимально низкого уровня.

4. Ондатра (*O. zibethicus*).

Нативный ареал. Северная Америка.

Статус. Преднамеренно интродуцированный и саморасселяющийся вид.

История инвазии таксона в регионе. Входит в число 100 самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018]. Включён в список инвазионных видов Европейского Союза [List of Invasive Species..., 2022]. В Ставропольском крае выпускали ежегодно на протяжении нескольких лет 1962–1967 гг. В водоёмы Северной Осетии и КБР вид преднамеренно не выпускался [Пав-

лов и др., 1973]. Эти региональные ондатры заселила в результате самостоятельного распространения ареала [Бобров и др., 2014].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В центральной части Северного Кавказа *O. zibethicus* имеет фрагментарное распространение. Успех интродукции ондатры связан с высокой пластичностью вида [Бобров и др., 2014]. В регионе наибольшая численность ондатры [Обзор состояния..., 2016] наблюдается в Ставропольском крае (порядка 22–24 тыс. особей). Зарегистрирована в водоёмах заказников Ставропольского края (ГПЗ «Ставрополец», «Александровский», «Баталинский», «Красногвардейский», «Чограйский»). В прибрежных биотопах Красногвардейского района (водоёмы замедленного водообмена – реки Большой и Малый Гок, Калалы, Ладовская и Горькая балки) достигает высокой численности [Губанов, 2019]. В КБР отмечена в окрестностях г. Нальчика [Млекопитающие России..., 2022], нами – вблизи искусственного озера с. Псынадаха. По сведениям Дирекции особо охраняемых природных территорий Кабардино-Балкарской Республики, ондатра встречается на территории заказников «Чегемский», «Верхне-Курпский», «Екатериноградский». Численность ондатры в Республике Северная Осетия специалистами ВНИИОЗ определяется в 300 особей [Обзор состояния..., 2016]. В Северной Осетии и КБР распространение ондатры носит локальный характер.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. В северных регионах России вид негативно воздействует на береговые зоны различных водоёмов, а также воздействует на рыбные ресурсы и фауну беспозвоночных. Имеет медицинское значение, являясь переносчиком туляремии, паратифа, сальмонеллёза и кокцидиоза [Ястребов, Якименко, 2014]. Данных о воздействии на природные экосистемы Центрального Кавказа в доступных источниках не обнаружено. Является объектом питания хищных птиц (скопа, лунь и др.) и млекопитающих (шакал, енотовидная собака, барсук, норка). Вид – охотничий объект в Ставропольском крае и КБР.

Меры контроля. Регулярные учёты численности. В силу ограниченности данных по ондатре в регионе, необходимы мониторинговые работы по изучению и регистрации её трофической и роющей деятельности.

5. Белка обыкновенная (*S. vulgaris*).

Нативный ареал. Леса Европы и Северной Азии.

Статус. Преднамеренно интродуцированный и саморасселяющийся вид.

История инвазии таксона в регионе. Работы по интродукции алтайской белки в центральной части Северного Кавказа начаты в Ставропольском крае в 1937 г. [Колосов, Лавров, 1968]. Выпуск алтайской белки в Северной Осетии-Алании был осуществлён в 1952 г., в Кабардино-Балкарии – в 1954 г. [Колосов, Лавров, 1968; Павлов и др., 1973]. В сосновые леса Ставропольского края и КБР в 1950-х гг. мигрировала алтайская белка из Теберды (интродуцент) [Темботов, 1960; Павлов и др., 1973; Бобров и др., 2008]. Неудачным оказался выпуск белок-телеуток в Кабардино-Балкарии [Темботов, 1960; Бобров и др., 2008].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В центральной части Северного Кавказа вид прочно вошёл в фауну региона, широко распространён, занимая лесные массивы, парковую зону и другие подходящие биотопы. Населяет леса и парки Ставропольского края, в г. Ставрополе белка также является обычным, местами многочисленным, широко распространённым видом [Бобров и др., 2008]. В настоящее время встречается на территориях заказников края («Александровский», «Дебри»). Плотность вида стабильна, и в условиях заказника «Александровский» выше, чем на охотничьих угодьях Александровского муниципального района (в 2008–2012 гг. от 1.8 до 2.4 и 0.08–0.2 особи на 1 тыс. га, соответственно) [Друп, 2012].

В КБР заселяет смешанные и сосновые леса в высотном диапазоне 500–2300 м над ур. м. [Темботов, Шхашамишев, 1984], а также небольшие искусственные насаждения хвойных в черте г. Нальчика. Обыкновенная белка отмечена и в горных сосновых Кабардино-Балкарского государственного

высокогорного заповедника (устное сообщение Аккиева Б.И.) и в Национальном парке «Приэльбрусье», а также на территории ряда заказников регионального значения («Терско-Александровский», «Озрекский», «Чегемский», «Верхне-Курпский», «Екатериноградский») и охотхозяйств (Нальчикского охотхозяйства, ООО ОВОХ «Гедуко», ООО «Уштулу», ООО КХФ «Ин-тур»). Впервые в 2021 г. нами была отмечена в предгорьях КБР в лесополосах (окр. с. Псынадаха).

В лесных массивах Северной Осетии достигает высокой численности [Доклад об экологической..., 2020], часто встречается в дубняках и лещинниках федерального заказника «Цейский», Северо-Осетинского заповедника.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Белка не является конкурентом для сонь, ведущих полудревесный образ жизни, в то же время является кормовым ресурсом для лесной куницы. В условиях центральной части Северного Кавказа (КБР) у *S. vulgaris* отмечено 19 видов гельминтов. Наиболее часто встречаются паразиты: *Hymenolepis diminuta* *Mathevotaenia symmetrica*, *Ascaris joffii*, *Ganguleterakis sputmosa* и *Moniliformis moniliformis*. Возбудителей болезней, общих для человека и животных не обнаружено [Хуранов, 2000]. Вид в регионе (КБР, РСО-Алания, Ставропольский край) входит в число охотничьих ресурсов.

Меры контроля. Регулярные учёты численности.

6. Косуля сибирская (*C. pygargus*).

Нативный ареал. Азия.

Статус. Преднамеренно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе. Выпуск сибирской косули в центральной части Северного Кавказа был осуществлён только на Ставропольской возвышенности (в 1956 г. в урочище «Тёмный лес», в 1973 г. – в Георгиевском районе). Завозили животных из Киргизии и Приморского края [Павлов и др., 1974; Павлов, 1999].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Современный ареал сибирской косули

на Центральном Кавказе неясен, так как возможна межвидовая гибридизация с европейской косулей при саморасселении.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Влияние носит негативный характер по трём причинами: во-первых, вступает в гибридизацию с аборигенным видом – европейской косулей, во-вторых, вид занимает характерные места обитания европейской косули, вступая с ней в конкуренцию, в-третьих, при наличии экологических коридоров есть большая доля вероятности проникновения вида и на соседние территории на Центральном Кавказе.

Меры контроля. Проведение генетических исследований на всей территории Центрального Кавказа для уточнения структуры ареала в регионе с последующим изъятием интродуцента из фауны региона.

7. Олень пятнистый (*C. nippone*).

Нативный ареал. Азия.

Статус. Преднамеренно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе.

Включён в список инвазионных видов Европейского Союза [List of Invasive Species..., 2022]. История пятнистого оленя на Северном Кавказе показана в работе Ф.А. Темботовой и А.Б. Пхитикова [2010], и начинается она с 1938 г. В центральную часть Северного Кавказа пятнистый олень был впервые завезён в 1966 г. из Приморья при создании оленеводческого отделения Майского зверосовхоза в окрестностях п. Белая речка Кабардино-Балкарии для полувольного содержания. Сбежавшие из Белореченского оленария животные заложили основу вольноживущей популяции в верховьях рек Хеу и Белая. В 1975 г. партию из 50 оленей выпустили на волю в леса Нальчикского охотхозяйства, где они довольно широко распространились к настоящему времени. Выпуски *C. nippone* здесь осуществлялись также и в 1978, 1985 гг. В XX в. интродукция пятнистого оленя не осуществлялась в Северной Осетии-Алании и в Ставропольском крае. Ближайшее место выпуска – Тебердинский заповедник. Однако с 2000-х гг. проводится преднамеренная интродукция на территории Ставропольского края. Так, в

ООПТ краевого значения – заказники «Александровский» и «Игралинский» с 2002 г. вид содержится в вольерах, позже часть животных была выпущена в ООПТ «Стрижамент» [Кабельчук и др., 2013]. В планах МПР Ставропольского края и в дальнейшем увеличивать поголовье *C. nippone* на территориях региональных заказников. По данным С.К. Алексеева с соавторами [2000], пятнистый олень в Северной Осетии не регистрируется и в настоящее время.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Вид адаптировался к широкому спектру ландшафтов Северного Кавказа, при этом сохранилось его тяготение к умеренно-влажным биотопам. В местах интродукции в горных условиях олени сохранили свою привязанность к широколиственным лесам и лесным полянам, однако в различных частях Кавказа они занимают различные типы лесов и полян. Пятнистый олень обитает на тех же участках, где и значительно сократившийся в численности, благородный. В КБР отмечены единичные заходы пятнистого оленя в государственные заказники «Карасу» и «Чегемский» (табл. 2) [Темботова, Пхитиков, 2010]. В КБР, согласно сводным данным учётов численности охотничьих животных в 2021 г., численность пятнистого оленя составляла 819 особей (в «Докладе о состоянии и об охране окружающей среды...» за 2020 г. – 685 особей [2021]). Животные преимущественно обитают на территории Нальчикского охотхозяйства (712 особей), на территории заказников Республики обитают 46 особей (данные Дирекции ООПТ КБР).

В Ставропольском крае, по «Материалам, обосновывающим лимиты и квоты добычи...» охотничьих животных [2021], численность пятнистого оленя составляет 245 особей. Вид обитает на территории ряда заказников регионального значения: «Александровский», «Брык», «Сафонова дача», «Стрижамент» (полувольные условия – вольер в лесу) [Друп и др., 2011; Бондарь, Харин, 2017; Материалы, обосновывающие..., 2021]. Основное поголовье сосредоточено на территории Александровского заказника (178 особей).

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. В связи с бесконтрольным расселением *C. nipppon* на всём Северном Кавказе и, в частности центральной его части, существенно затрудняется процесс восстановления аборигенного кавказского благородного оленя *Cervus elaphus maral* Gray, 1850, что обусловлено двумя факторами. Во-первых, между пятнистым и благородным оленями отсутствует репродуктивная изоляция [Данилкин, 1999], во-вторых, пятнистый олень занимает характерные для кавказского оленя места обитания. Пятнистый олень в регионе является охотничим объектом.

Меры контроля. Опасный инвазионный вид региона. Необходимо изъятие пятнистого оленя из фауны региона.

8. Олень благородный (*C. elaphus*).

Нативный ареал. Евразия.

Статус. Преднамеренно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе. С 1930-х гг. на Северном Кавказе началось резкое сокращение численности и ареала аборигенного кавказского благородного оленя. К середине прошлого века подвид был полностью истреблён на Центральном Кавказе: в Ставропольском крае, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии [Соколов, Темботов, 1993; Красная книга..., 2018]. Сохранился ли аборигенный подвид на других территориях Кавказа не известно. Во второй половине XX в. начались работы по восстановлению численности благородного оленя на Центральном Кавказе, для чего были осуществлены неоднократные выпуски [Павлов и др., 1974; Павлов, 1999]. Так в 1957 г. в Кабардино-Балкарии выпустили 44 особи крымского благородного оленя (*Cervus elaphus brauneri* Charlemagne, 1920) на территории Нальчикского гослесохозяйства, Белореченского лесничества из Крымского заповедно-охотничьего хозяйства. В Северной Осетии выпуски проводились дважды в 1963–1965 гг. (26 особей благородного оленя, таксономический статус которого не уточнён, из Кавказского заповедника) и в 1971 г. (4 особи из Нальчикского гослесохозяйства). Первая партия была выпущена в Орджоникидзевский лесхоз, Гизельдонское

лесничество, ур. Заур-Афцаг; Чернореченское лесничество, заказник у с. Балта. Вторая – Северо-Осетинский гослесохозяйство, ур. Уarahнем, пойма р. Гизельдон.

Согласно данным М.П. Павлова с соавторами [Павлов и др., 1974; Павлов, 1999], в Ставропольском крае в 1954–1956 гг. также проводились выпуски европейского благородного оленя из Воронежского заповедника, но места их выпусков относятся к современной территории Карабаево-Черкессии, что позволяет не учитывать эти данные.

С 2000-х гг. идея увеличения численности охотничьих видов на Центральном Кавказе продолжила осуществляться для чего неоднократно проводились выпуски на территории Ставропольского края, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии. В 2010 г. в заказник «Сафонова дача» (Ставропольский край) запустили 10 особей благородного алтайского оленя, или марала (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873), привезённых из Алтайского края [Друп и др., 2011]. В 2017–2018 гг. в Кабардино-Балкарии для вольерного содержания были завезены также из Алтая 10 оленей алтайского подвида, через два года уже около двух десятков животных выпустили в естественную среду в одном из частных охотхозяйств в верховьях Черек Безенгийский. В Северной Осетии алтайского марала, вероятно, не выпускали, однако в 2017 г. выпустили 25 голов европейского благородного оленя (*Cervus elaphus elaphus* Linnaeus, 1758) из Ростовского заповедника, племенное поголовье которого происходит из Воронежского заповедника [Это Кавказ..., 2022].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Интродуцированный благородный олень в регионе имеет фрагментарное распространение. В Ставропольском крае обитают две группы алтайского благородного оленя, живущие на воле в природных экосистемах, – 12 особей в заказнике «Восточный» Нефтекумского района и 7 особей в заказнике «Галю-гаевский» Курского района. Эти немногочисленные группы животных совершают миграционные переходы на близлежащие территории, заходя в границы заказника «Иргаклинский» Степновского района Ставро-

польского края. В своё время эти копытные животные переселились в восточные районы Ставрополья из соседних республик КБР и КЧР [Лысенко, 2014]. В полувольных условиях (вольер) благородный олень содержится в заказнике «Сафоновская дача» [Друп и др., 2011; Бондарь, Харин, 2017]. Общая численность, по данным Дирекции ООПТ Ставропольского края, на территории заказников на 2017 г. составляет 40 особей.

В КБР [Пхитиков, Темботова, 2015] благородный олень неизвестного таксономического статуса обитает на относительно небольшой территории, имеющей вид узкой полосы от верховьев рек Хей, Белая речка, Казансу до правобережья р. Чегем. Отмечены незначительные заходы в прилегающие районы заказников «Карасу» и «Чегемский» Нальчикского охотхозяйства. По данным МПР КБР, в Республике общая численность благородного оленя составляет около 350 особей по учётам на 2021 г.

Общая численность подвида на территории Северной Осетии на конец XX в. составляла около 350 особей. Благородный олень занимает все высотные пояса от Лесистого до Бокового хребта. Основная часть популяции сосредоточена в Северо-Осетинском госохотхозяйстве. Около 30 зверей обитает в заказнике «Цейский» и участке «Шуби» Северо-Осетинского заповедника [Алексеев и др., 2000].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Специальные работы по изучению влияния на компоненты природных экосистем разных таксономических единиц благородного оленя на территории Центрального Кавказа нам не известны. Более того численность вида везде не столь значительна, что и не обнаруживает негативного влияния на растительность мест обитания. Однако имеются данные по влиянию алтайского подвида на растительные сообщества заказника «Сафонова дача» при его вольерном содержании [Диреганов и др., 2012]. Исследования авторов показали выраженное негативное воздействие оленей на лесную растительность внутри вольера. В местах большой концентрации полувольных оленей из растительного покрова исчез целый ряд травянистых растений, наблюдается эрозия

почвы. Однако выраженного воздействия на основные лесообразующие породы за период проводимых исследований не отмечено, скученности верхушек побегов на подросте хвойных и широколиственных пород деревьев носили эпизодический характер [Диреганов и др., 2012].

Основное негативное влияние имеет неизвестно с процессом интродукции, которая привела к тому, что в регионе в настоящий момент бесконтрольно завозятся животные разных таксонов, что не позволяет проводить работы по восстановлению аборигенного кавказского подвида благородного оленя. Усложняет ситуацию и наличие на территории региона пятнистого оленя, который вступает в гибридизацию с благородным оленем.

Меры контроля. Прежде чем осуществлять какие-либо меры контроля, необходимо уточнение генетического и таксономического разнообразия благородного оленя на всей территории Северного Кавказа, в том числе и на центральной его части. Такая необходимость обусловлена бесконтрольным процессом интродукции на территории региона, а также отсутствием достоверной информации об интродукции благородного оленя различных подвидов как во второй половине XX в., так и в настоящее время.

9. Лань европейская (*D. dama*)

Нативный ареал. Центральная и Южная Европа.

Статус. Преднамеренно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе. Северо-Осетинское ГООХ по распоряжению Министерства природных ресурсов и экологии РФ выделено как тестовое хозяйство на Северном Кавказе для опытной работы по расселению нового охотничьего животного «Лань», куда в декабре 2012 г. из Ростовского ГООХ завезены 6 взрослых особей европейской лани, четыре самки – в марте 2014 г. После передержки из вольера выпущено 10 особей (2 самца, 4 самки и 4 молодых) в свободные участки низкогорных буковых лесов Лесистого хребта. В декабре 2016 г. на Центральном охотничьем участке Северо-Осетинского ГООХ в вольер, общей площадью

90 га было выпущено 20 особей европейской лани из Ростовского ГООХ [Созанов и др., 2018]. В Кабардино-Балкарии и Ставропольском крае выпуска ланей не было.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Лань является европейским видом, в фауне Европейской части России как таксон не представлена. По мнению Ц.У. Созанова и соавторов [Созанов и др., 2018], отдавая предпочтение смешанным лесонасаждениям, интродуцированные лани могут обитать в сплошных широколиственных лесах Лесистого хребта, используя кормовую базу на лесных опушках. В условиях Северо-Осетинского ГООХ лани могут обитать в разных типах лесов: в сосновых насаждениях, в смешанных и пойменных лесах [Созанов и др., 2018]. Также небольшое поголовье лани содержится в вольере, находящемся близ с. Верхняя Саниба в окрестностях Владикавказа.

В доступной нам литературе данных по численности лани в Северной Осетии не приводится.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Основное влияние на сегодняшний день сводится к конкурентным отношениям с другими представителями семейства, в частности благородным оленем, его кавказским подвидом, и косулей. Является охотничье-промышленным видом. Лань не способна к гибридизации с другими видами оленей, отличается высокой плодовитостью. Потенциальный объект питания хищников региона.

Меры контроля. Сокращение численности чужеродного вида в природных экосистемах до минимума. Запрет на выпуск из вольера в природную среду.

10. Зубр равнинный (*B. b. bonasus*).

Нативный ареал. Центральные и южные области Европы.

Статус. Преднамеренно интродуцированный подвид.

История инвазии таксона в регионе. Аборигенный кавказский подвид (*B. b. caucasicus* Turkin et Satunin, 1904) полностью истреблён к 1926 г. [Трепет, Ескина, 2012;

Темботова, Пхитиков, 2014]. В целях восстановления зубра на Кавказе в четырёх регионах Северного Кавказа (Кавказский заповедник, Тебердинский заповедник, Нальчикское лесохозяйство, заказник «Цейский» Северо-Осетии) были созданы группировки двух линий. С 1959 г. на территории Кабардино-Балкарии (Нальчикское охотхозяйство, Белореченское, Урванское лесничества) завезены зубробизоны из Кавказского заповедника. В Северную Осетию (Алагирский, Цейский госзаказники, Саудагское ущелье, Сунженское охотхозяйство) завозились животные кавказско-беловежской линии (помесь чистокровных беловежских зубров с самцом вымершего кавказского подвида *B. b. bonasus* × *caucasicus*) из Приокско-Террасного заповедника [Павлов, 1999]. К 1991 г. в заказнике «Цейский» уже обитало до 270 особей. Позже в 1990-е гг. произошло значительное снижение численности интродуцированных животных в регионе. В Северной Осетии – снижение в 5 раз, а в КБР – полное истребление, обусловленное суровыми многоснежными зимами, а также социально-экономической ситуацией в стране и регионе [Стратегия сохранения..., 2002; Вейнберг, 2015]. К 1998 г. численность зубра в Северной Осетии сократилась до 39 особей [Вейнберг, Комаров, 2004] и вплоть до 2010 г. не превышала 35–50 особей.

В Северной Осетии в 2010 и 2012 гг. на территорию Цейского заказника выпустили 10 животных из Приокско-Террасного заповедника, после чего наблюдался стабильный рост численности, которая достигла 117 голов. В 2018 и 2020 гг. в Турмонском заказнике выпустили 5 зубров из Швеции, а также 8 животных, выращенных в Окском заповеднике (Рязанская обл.), в 2020 г. ещё 8 особей из Окского заповедника. Поголовье в заказнике «Турмонский» оценивается в 20–21 особь [Красная книга..., 2022]. В 2023 г. для увеличения генетического разнообразия в Турмонский заказник завезли 6 зубров из Тебердинского национального парка. Таким образом, можно констатировать, что в настоящее время в центральной части Северного Кавказа обитает номинативный подвид зубра – *B. b. bonasus*.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В прошлом до XIX в. ареалaborигенного кавказского зубра охватывал горные леса и луга всего Кавказа, а также Северного Ирана [Соколов, Темботов, 1993]. К концу первого десятилетия XX в. зубры встречались только между верховьями рек Белая и Лаба в количестве нескольких сот голов на северном макросклоне Западного Кавказа [Филатов, 1912]. В целях восстановления зубра на Кавказе были завезены две линии: зубробионы в Краснодарский край, Адыгею и Карачаево-Балкарию; вторая – чистокровный европейский зубр в Карачаево-Черкесию и в Северную Осетию. В настоящее время на Центральном Кавказе обитает номинативный подвид европейского зубра только в Северной Осетии, населяя в основном широколиственные и смешанные леса горной части Республики, в летний период животные выходят в субальпийские луга. По данным учётов 2021 г., численность зубров в Северной Осетии составляла 117 особей [Стратегия сохранения..., 2021], а в 2022 г. – порядка 138 особей [Красная книга..., 2022]. В начале 2023 г. на территорию Турмонского заказника были завезены 6 зубров из Тебердинского национального парка.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Воздействие зубров на экосистемы региона невелико, в силу их невысокой численности. Кроме того, несмотря на европейское происхождение, он занимает экологическую нишу кавказского подвида, имевшего сходное воздействие на среду обитания. На территории Северной Осетии конкурирующими видами являются косуля, благородный олень, плотность населения которого примерно втрое ниже, чем у косули. Если сравнивать биомассу, то зубр превосходит эти виды суммарно в разы, и можно говорить скорее о лимитирующем воздействии зубра на косулю (в гораздо меньшей степени на оленя), чем наоборот. Применительно к кормам, основным объектом конкуренции является, вероятно, ежевика, главный зимне-зелёный корм всех трёх видов [Вайнберг, 2015]. В настоящее время обитание зубра не представляет реальной угрозы для коренных

лесов Центрального Кавказа [Казьмин, 2016]. Использование кормов в большинстве типов леса не подрывает кормовой базы. Исключение составляют поляны верхней части южных склонов Пастбищного хребта, где появляются признаки угнетения отдельных видов [Казьмин, 2016].

Влияние зубробизона на природные экосистемы хорошо показано в исследованиях в Кавказском биосферном заповеднике (Западный Кавказ). Так, установлено, что постоянное присутствие зубра и кавказского благородного оленя предотвращает зарастание лесных полян и способствует их длительному существованию [Ескина, Трепет, 2008]. Вместе с тем наблюдается [Трепет, Ескина, 2012] и негативное трофическое воздействие зубров на состав и структуру фитоценозов зимовочных районов, которое определяется антропогенной трансформацией пространственно-временной структуры популяции (загонно-вольнерное содержание, подкормка, контроль миграции и размещения животных в начале расселения, а в период депрессии популяции – браконьерство и повышенное беспокойство). Это способно существенно изменить соотношение основных доминирующих видов в динамике подроста древостоев и в составе альпийских низкотравных лугов. Негативные изменения в составе и структуре фитоценозов под воздействием зубровой популяции являются кратковременными, по данным авторов, обратимыми и не грозят полным уничтожением отдельных видов растений.

Известны случаи заболеваний бронхопневмонией, гельминтозами [Дежкин, 1983; Липкович, 1989].

Меры контроля. Учёты и контроль численности, при увеличении которой возможно негативное влияние на лесные фитоценозы в горах.

11. Як (*B. grunneins*), одомашненная форма.

Нативный ареал. *B. grunneins* является доместицированным животным, дикая форма которого обитает на территории Цинхай-Тибетского нагорья [Оюн и др., 2018].

Статус. Преднамеренная интродукция.

История инвазии таксона в регионе.

Вид не был учтён как чужеродный в России [Бобров и др., 2008]. В качестве сельскохозяйственного животного завезён в Черекский район Кабардино-Балкарии в 1974 г. из Алтая. Также як был завезён в Северную Осетию, однако история инвазии в Республике не известна.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Современное распространение в регионе охватывает высокогорные ущелья КБР (Безенги, Рцивашки, Сукан, Тызыл, Башиль, Хазнидон) и РСО-Алания (Ирафский район). По непроверенным данным (СМИ), численность яка в КБР составляет около 1000 голов в племенном хозяйстве, около 3600 голов в неплеменных хозяйствах. При содержании яков практикуют вольную пастьбу, которая в КБР ведётся не только в тёплый, но и в зимний периоды. Наибольшая нагрузка яков – 10.4 головы на 100 га пастбищ приходится на урочища Хара, Жубоевское, Чайннаши в Безингийском ущелье (2300–3200 м над ур. м.) [Дубровин, 2006].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. У яков в КБР (Безенги) специфических видов гельминтов не обнаружено, их гельмитофаунистический комплекс сформирован гельминтами, специфичными для крупного рогатого скота и овец местных пород [Дзуганова, Биттиров, 2008]. Экологические последствия внедрения яков в горные экосистемы изучены на примере выпасов в ущельях Сукан, и Хазнидон [Теммоев, 2004]. Здесь в летний пастбищный сезон совместно с крупным рогатым скотом и овцами содержится 600 голов яка, которые оказывают интенсивное воздействие на пастбища. При прохождении яков (до 25 км в день) происходит разрыхление, выкапывание и выбивание копытами верхнего слоя почвы. Затем поврежденный почвенный покров подвергается водной и ветровой эрозии, наблюдается нарушение процессов естественного восстановления растительного покрова. Так, например, на пастбищах «Сукан» и «Хазнидон» в тёплый период года выпадает до 900 мм осадков в виде ливневых дождей с градом,

обуславливающих выбивание и размывание почвы, разрушение неглубокого дёрна. На постоянно влажных пастбищах при большой физической нагрузке дернина вдавливается копытами яков и легко разрушается. На нарушенных почвах в последующем разрастается гигрофильная растительность, вытесняя характерные злаковые. Наиболее подвержены почвенной эрозии участки горных склонов (3.2 тыс. га) по руслу селевых потоков, которые смыты до коренной горной породы [Теммоев, 2004].

Меры контроля. Запрет на бесконтрольный выпас, регуляция численности, мониторинговые работы по изучению воздействия на экосистемы субальпийского и альпийского поясов.

Саморасселяющиеся таксоны

12. Нетопырь средиземный (*P. kuhlii*).

Нативный ареал. Средиземноморье.

Статус. Саморасселяющийся вид.

История инвазии таксона в регионе.

Расселению и распространению нетопыря Кули далеко на север в последние 40–50 лет способствовали формирование синантропных группировок в историческом ареале и активное строительство многоэтажных отапливаемых сооружений к северу от этого ареала [Миноранский и др., 2015].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Ранее обитал в регионах со средиземноморским климатом. Вид имеет прогрессирующее распространение, в последние десятилетия ареал его увеличился почти в 5 раз [Ancillotto et al., 2016].

В центральной части Северного Кавказа вид широко распространён (табл. 1). Впервые в регионе обнаружен в Северной Осетии в 1978 г. [Комаров, Кучиев, 1982]. В териофауне КБР А.К. Темботов [Темботов, Шхашамишев, 1984] в 1980-х гг. его не отмечал, в настоящее время регистрируется по всей равнинной и предгорной части КБР [Дзуев и др., 2016]. К 1990-м гг. он широко обитал в Ставропольском крае [Стрелков, Ильин, 1990]. В настоящее время регион заселён полностью [Бобров и др., 2008].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Конкурентные взаимоотношения с другими видами рукокрылых не отмечены. На территории России для вида известно 6 видов паразитических членисто-ногих, причём все они являются родоспецифичными. В то же время, особенности экологии и случайные находки несвойственных паразитов дают основание полагать, что *P. kuhlii* имеет обширные контакты с животными, являющимися резервуаром зоонозных инфекций, что в сочетании с фактом изоляции от данного вида нескольких патогенов (включая два коронавируса) указывает на вероятное медицинское значение нетопыря Куля [Орлова и др., 2020].

Меры контроля. Учёты численности, плановые мониторинговые работы.

13. Шакал (*C. aureus*).

Нативный ареал. Южная Азия.

Статус. Саморасселяющийся вид.

История инвазии таксона в регионе. В настоящее время европейская популяция шакала постоянно и быстро увеличивается, расширяя свой ареал в направлении Центральной и Восточной Европы [Humer et al., 2012; Urban et al., 2020; и др.]. Обитал в Закавказье и на юге Дагестана. До начала XX в. на Северном Кавказе он встречался лишь по побережью Чёрного и Каспийского морей. С 1930-х гг. наблюдается интенсивное расширение ареала, охватившее к 1980-м гг. почти всю территорию российского Кавказа [Темботов, Шхашамишев, 1984; Кудактин и др., 2019]. При этом результаты молекулярно-генетических исследований [Rutkowski et al., 2015] свидетельствуют о продолжающемся потоке генов между юго-восточной Европой и Кавказом, причём оба они вносят свой вклад в балтийскую популяцию, появившуюся лишь недавно. Расширение ареала шакала на Кавказе сопровождалось повсеместным ростом его численности. По мнению А.Н. Кудактина [2015], расширение ареала шакала в западном направлении стало следствием расселения вдоль Главного Кавказского хребта со стороны Каспийского моря и по побережью Чёрного моря.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регио-

не. В центральной части Северного Кавказа шакал широко распространён. На территории Ставропольского края известен с 1970-х гг. и в настоящее время достигает особенно высокой численности – более 6000 особей [Кудактин, 2019]. В КБР интенсивное расселение шакала происходило в 1968–1969 гг. и 1971–1972 гг., к 2020 г. численность достигла более 1000 особей [Доклад о состоянии..., 2021]. Вид оседло заселяет как равнину (степная зона, окр. г. Прохладный, Нарткала, Терек), так и горные районы (субальпийский пояс, Эльбрусский, Чегемский районы, табл. 2) [Темботов, 1972; Кудактин, 1979; устные сообщения населения в 2019–2021 гг.], в настоящее время здесь наблюдается стабильно высокая численность. Так, шакал распространён на всей территории Нальчикского охотхозяйства (пояс широколиственных лесов), где является самым многочисленным хищником, а также ряда других охотхозяйств («Экипцко», «Уштулу»). Высокая численность отмечается и на территории ООПТ федерального (НП «Приэльбрусье», Кабардино-Балкарский государственный высокогорный заповедник) (плотность – 0.7 ос./га) и регионального значения («Гедуко», «Терско-Александровский», «Озрекский», «Чегемский», «Верхне-Курпский», «Екатериноградский»). На территории Северной Осетии [Доклад об экологической ситуации..., 2020] наблюдается рост численности шакала, где вид встречается в ГПЗ ФЗ «Цейский», в межгорной Унальской котловине [Floranimal, 2022]. На всей территории Северного Кавказа, в том числе в его центральной части, входит в число охотничьи-промышленных видов.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. По данным дирекции ООПТ КБР, шакалы, наряду с бродячими собаками, являются основными хищниками, наносящими урон поголовью диких животных. Имеет важное медицинское значение. Популяции шакала в горах КБР интенсивно заражены ленточными червями и принимают активное участие в образовании природных очагов эхинококкоза в регионе, обеспечивая высокий уровень загрязнения ареала диких копытных животных этими паразитами [Кабардиев, 2016]. Установлено, что на терри-

тории Северной Осетии шакал входит в число новых хозяев трихинеллёза в республике [Кушнарёва, 2007].

Меры контроля. Регуляция численности вида.

14. Домашняя собака бродячая (*C. familiaris*).

Нативный ареал. Всесветный.

Статус. Саморасселяющийся и случайно интродуцированный вид.

История инвазии таксона в регионе.

Появление бродячих собак и возможности их существования имеют множественные корни и причины, а очаги их распространения, как правило, разрознены и не связаны между собой [Самые опасные..., 2018].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. Бродячие собаки широко распространены в регионе, встречаются почти во всех населённых пунктах и вблизи них. Могут заселять природные экосистемы, там, где нет волка или его численность крайне низка, что характерно для инвазионных видов, которые при освоении новых территорий в первую очередь заселяют нарушенные экосистемы.

Численность бродячих собак высокая по всему региону и проблема регуляции её стоит крайне остро. Так, во Владикавказе за 2017 г. отловлено 2870 особей, в настоящее время (2021 г.) их численность – порядка 2 тыс. По данным мэрии г. Нальчика, за 4 месяца 2017 г. в г. Нальчике отловлено 1.5 тыс. бродячих собак. В целом по КБР их число по разным оценкам составляет 10–15 тыс. особей. По данным регионального управления ветеринарии, в Ставропольском крае в 2020 г. насчитывалось около 11 тыс. бездомных животных.

Однако современные данные по численности бездомных собак в центрально-северо-кавказском регионе отсутствуют.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Входит в число 100 самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018]. Существенный урон бродячие собаки наносят дикоживущим млекопитающим (особенно копытным, барсукам), в том числе на территории охотхозяйств и ряда ООПТ КБР и Ставрополь-

ского края, где систематически проводятся мероприятия по регуляции численности этих бездомных хищников [Бозиев и др., 2016; Доклад о состоянии..., 2021; Материалы..., 2021]. По словам сотрудников Национального парка «Приэльбрусье», в горах выше 1500 м над ур. м. подобная проблема отсутствует. Не менее важную роль в природных экосистемах играют и волче-собачьи гибриды. Также высока вероятность обитания волче-собачьих гибридов в природной среде на Центральном Кавказе, о чём можно судить по данным из соседних территорий. Собаки, используя тактику охоты, отличающуюся от приёмов специализированного хищника – волка [Данилкин, 1979], могут наносить большой урон копытным, о чём и свидетельствуют данные по Краснодарскому краю и Дагестану [Кудактин, 2019]. Не менее важна роль одичавших собак и их гибридов с волком в распространении различных заболеваний, в том числе и гельминтозов. У собак центральной части Северного Кавказа были обнаружены следующие виды гельминтов: *Echinococcus granulosus*, *Taenia hydatigena*, *Dipylidium caninum*, *Taxocara canis*, *Taxocana mistax*, *Toxascaris leonine*, *Uncinaria stenocephalus* [Багаева, Бочарова, 2008; Журавлёв, 2008]. По данным авторов, на территории КБР и Северной Осетии наблюдается рост экстенсивности заражённости собак не только гельминтами, но и паразитами крови *Babesia nis*.

Меры контроля. Регуляция численности вида через создание пунктов по стерилизации и вакцинация от бешенства этих животных.

15. Крыса серая (*Rattus norvegicus*).

Нативный ареал – северо-восточный Китай.

Статус. Саморасселяющийся вид.

История инвазии таксона в регионе.

Настоящий синантроп [Кучерук, 1988]. Входит в число самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018]. Имеет мировое значение, включён в список инвазионных видов Европейского Союза [List of Invasive Species..., 2022]. Обычно для территории России серую крысу относят к случайно интродуцированным видам [Хляп, Варшавский, 2010], однако в центральную часть

Северного Кавказа вселилась самостоятельно в XVIII–XIX вв. [Варшавский и др., 1990].

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе. В центральной части Северного Кавказа *R. norvegicus* широко распространена. В Среднем Предкавказье (Ставропольская возвышенность, Кабардинская равнина, Северо-Осетинская наклонная равнина), предгорьях Центрального Кавказа серая крыса встречается повсеместно. В населённых пунктах равнины и предгорий центральной части Северного Кавказа в настоящее время многочисленна. В летний период вблизи населённых пунктов встречается в природных биотопах вдоль берегов рек равнинной части КБР [Мозлоев, Емкужева, 2006]. В зарослях окоцводной растительности серая крыса обитает как на равнине, так и в предгорьях [Мозлоев, Емкужева, 2006]. В горах Центрального Кавказа распространение носит мозаичный характер [Варшавский и др., 1990]. Малочисленна в населённых пунктах Черекского района, где она встречается на высоте до 1100 м над ур. м. По Баксану она обитает до г. Тырныауз (1400 м над ур. м.) включительно, достигая высокой численности. Периодически проникает в населённые пункты выше г. Тырныауз (в частности, с. Верхний Чегем, 1600 м над ур. м., устное сообщение Молловой М.З.), однако устойчивых поселений не образует. В пос. Эльбрус (1800 м над ур. м.) и населённых пунктах, расположенных выше не регистрировали раньше [Варшавский и др., 1990; Емкужева, Темботова, 2006] и не встречается в настоящее время.

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Несмотря на широкое распространение и рост численности влияние *R. norvegicus* на природные экосистемы региона незначительно. В центральной части Северного Кавказа серая крыса выселяется из населённых пунктов в летний период на равнине и в предгорьях, в связи с этим её воздействие выражено, прежде всего, в антропогенно трансформированных биотопах. Основная роль *R. norvegicus* связана с экономическим ущербом (повреждение плодовоощной, зерновой продукции, продуктов питания и др. в результате грызущей деятельности) и медицинским зна-

чением вида. В регионе отмечено проникновение серой крысы в Центрально-Кавказский природный очаг чумы [Мозлоев и др., 1997; 2006]. На территории Ставропольского края *R. norvegicus* входит в число основных лептоспироносителей, и служит источником возбудителя для многих других видов животных (в первую очередь для сельскохозяйственных) и людей [Каршин и др., 2015]. Особо следует отметить значение вида в связи с циркуляцией трихинеллоза и наличием природно-синантропных очагов этой болезни в регионе: из 57 регионов России, где выявлен трихинеллоз, наиболее неблагополучным является Северо-Кавказский [Вазагова, 2012]. Личинки трихинелл выявлены у серой крысы в различных административных районах Северной Осетии [Бочарова, Коцлов, 2010].

Меры контроля. Планомерные дератизационные мероприятия со стороны специализированных организаций в целях поддержания численности на низком уровне.

16. Косуля европейская (*C. capreolus*).

Нативный ареал – Европа, Европейская часть России, Кавказ.

Статус. Саморасселение на территории Ставропольской возвышенности.

История инвазии таксона в регионе. В 1980-х гг. с низовьев Дона в результате саморасселения европейская косуля проникла на Ставропольскую возвышенность [Бобров и др., 2014] в район обитания интродуцированной сибирской косули.

Современный ареал, биотопическая приуроченность и численность в регионе (без деления на таксоны). Ареалы сибирской и европейской косули накладываются и дифференциация учётных данных не всегда возможна. На территории Ставропольского края расселялись особи как сибирской, так и европейской косули. На всей остальной части Северного Кавказа, в том числе центральной, европейская косуля обитала и обитает в настоящее время, однако, за последние 100 лет её численность подвержена значительным колебаниям. В Кабардино-Балкарии вид внесён в Красную книгу [2018].

Предпочитает обитать в поясе лесов и лесостепья, однако, эти ландшафты, в частно-

сти лесные, имеют незначительные площади на Ставропольской возвышенности. На территории Ставропольского края численность косули (без деления на виды) на сегодняшний день оценивается в 1.5 тыс. голов (в 2012 г. – 1.2 тыс.) [Материалы..., 2021]. В Северной Осетии к 2000 г. численность косули составила примерно 1000 особей [Алексеев и др., 2000].

Влияние на экосистемы, другие виды, значение для человека. Данных о влиянии расселения косули в центральной части Северного Кавказа нет. Требуются дополнительные исследования. Однако следует отметить ситуацию, сложившуюся в соседнем Краснодарском крае. После интродукции косули там наблюдалось значительное сокращение численности и ареала северокавказской косули [Павлов, 1999]. Европейская и сибирская косуля способны к гибридизации [Плахина и др., 2014]. Молекулярно-генетическое исследование 6 особей из локальных группировок Ставропольского края показало, что все они несут не европейский, а сибирский геном, хотя и находятся в окружении европейской косули [Плахина и др., 2014]. Таксономический статус косули в Предкавказье требует уточнения.

Меры контроля. Регулярные учёты численности. Прежде чем делать предложения по мерам контроля, необходимо решить вопрос о таксономическом статусе косуль на Ставропольской возвышенности, так как в настоящее время на небольшой территории обитает два близкородственных вида: европейская и интродуцированная сибирская косули.

Заключение

Таксономическое разнообразие чужеродных млекопитающих центральной части Северного Кавказа представлено 16 видам из 4 отрядов. Среди них: парнокопытных – 44%, немногим меньше хищных – 31%, грызуны составляют 19% и около 6% – рукокрылые. По векторам внедрения в фауну региона наиболее крупной (11 таксонов) является группа преднамеренно интродуцированных таксонов (*N. procyonides*, *P. lotor*, *N. vison*, *S. vulgaris*, *O. zibethicus*, *C. pygagrus*, *C. nippon*, *C. elaphus*, *D. dama*, *B. b. bonasus*, *B. grunneins*).

В ней представлены азиатские (*N. procyonides*, *C. aureus*, *C. nippon*, *C. pygagrus*, *B. grunneins*, *S. vulgaris*), европейские (*C. elaphus*, *D. dama*, *B. b. bonasus*) и североамериканские (*M. vison*, *P. lotor*, *O. zibethicus*) виды. В группе саморасселяющихся 5 видов: *P. kuhlii*, *C. aureus*, *C. familiaris*, *C. capreolus*, *R. norvegicus*.

Из списка инвазионных видов Европейского Союза [List of Invasive Species..., 2022] в регионе исследования обитают 4 таксона: серая крыса, пятнистый олень, енотовидная собака, енот-полоскун. Из 10 видов млекопитающих, включённых в перечень 100 самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018], в регионе отмечено 6 видов, из 53 чужеродных видов млекопитающих РФ [AIMS..., 2022] – 25.

Зона внедрения в регионе у половины чужеродных таксонов – фрагментарная, у почти трети (31%) – широкая, у пятой части (21%) – локальная. Анализ данных по чужеродным видам млекопитающих центральной части Северного Кавказа свидетельствует о том, что их доля в региональной фауне значительна – около 20%. На территории центральной части Северного Кавказа те или иные чужеродные инвазионные виды млекопитающих встречаются повсеместно, в том числе и на территориях ООПТ федерального и регионального значения (шакал, енотовидная собака, пятнистый олень, неабorigенные подвиды благородного оленя, лань, европейский зубр, бродячая собака и др.), что вызывает особую заботливость.

Ряд чужеродных таксонов млекопитающих центральной части Северного Кавказа занимают значительный высотный диапазон. Так, наиболее широкий спектр высотных поясов в регионе освоен шакалом (от степей до субальпийки); обыкновенной белкой – леса и лесные насаждения до субальпийского пояса включительно, серой крысой – селитебные ландшафты до 1600 м над ур. м. К равнинным и предгорным ландшафтам региона (степная зона, лесостепной и широколиственных лесов высотные пояса) приурочены 10 чужеродных таксонов, только среднегорным и высокогорным (субальпийский и альпийский пояса) – 1 (як).

Среди чужеродных млекопитающих можно выделить несколько групп, различающихся

ся по типам экосистем, в которых наблюдаются отрицательные последствия инвазий [Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2010]: 1) настоящие синантропы, которые тесно связаны с жилищами человека; 2) грызуны-агрофилы, известные как вредители полей, но не приносящие обычно существенного вреда природным комплексам; 3) чужеродные млекопитающие, внедряющиеся в аборигенные экосистемы. Чужеродные млекопитающие региона относятся к двум группам: синантропы и чужеродные млекопитающие, внедряющиеся в аборигенные экосистемы. К первой группе относится только серая крыса, которая в природные экосистемы региона выселяется лишь в равнинной части и в летний период, в связи с этим её воздействие выражено лишь в антропогенно трансформированных биотопах. Даже существенное медицинское значение вида, хотя и связано с его возможным проникновением в центрально-кавказский очаг чумы и контактами с малым сусликом, а также в связи наличием природно-синантропных очагов трихинеллеза в регионе, наносится вред человеку, а не природным экосистемам. Во второй группе (чужеродные млекопитающие, внедряющиеся в аборигенные экосистемы) по характеру и силе воздействия на экосистемы региона можно выделить:

1. чужеродные таксоны, оказывающие негативное воздействие на растительный и почвенный покров (як домашний);

2. чужеродные таксоны, вступающие в конкурентные отношения с местной фауной (американская норка, пятнистый олень, шакал, енот-полоскун, енотовидная собака, а также неаборигенные подвиды благородного оленя);

3. таксоны, негативное воздействие которых на природные экосистемы региона невелико или неопределённо, в конкуренцию с аборигенными видами не вступают (средиземный нетопырь, белка обыкновенная, ондатра, зубр равнинный).

Исходя из численности в регионе, воздействия на среду и аборигенную фауну (причём не только на млекопитающих, но и на птиц, амфибий, рептилий), наибольшее негативное влияние оказывают пятнистый олень,

неаборигенные подвиды благородного оленя, як домашний, шакал, американская норка, енотовидная собака, енот-полоскун. Можно ожидать увеличения численности этих видов в регионе, а также освоения ими новых территорий.

В заключении следует также отметить следующее. Первопричиной сложившейся ситуации с интродуцированными таксонами на Северном Кавказе является отсутствие единого подхода к природоохранным вопросам и вопросам дичеразведения со стороны МПР субъектов Российской Федерации. На территории Северного Кавказа имеются 9 административных единиц: два края (Краснодарский и Ставропольский) и 7 республик (Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкарская Республика, Северная Осетия-Алания, Ингушетия, Чеченская Республика и Дагестан). В каждом из этих субъектов принимаются совершенно самостоятельные, не взаимосвязанные с соседними субъектами и далеко необоснованные с научной точки зрения решения по «восстановлению», в том числе «реинтродукции», охотничьей фауны региона. Кроме этих субъектов РФ следует рассматривать и Ростовскую область, которая частично входит на территорию Северного Кавказа, но главное, она соседствует с другими субъектами и не имеет никаких физико-географических барьеров для проникновения чужеродных видов в случае их саморасселения или случайной интродукции.

Второй, не менее важной причиной, является принятие решений в природоохранных вопросах и вопросах дичеразведения без обсуждения с научным сообществом, мнение которого крайне необходимо учитывать.

Третья причина. Отсутствие общедоступной для всех субъектов конкретной физико-географической единицы, какой является, например Северный Кавказ, информационной базы по текущему состоянию биоразнообразия и, в первую очередь крупных, в том числе охотничьих, видов животных.

В контексте изложенного считаем необходимым следующее.

1. Проведение целевых мониторинговых, а в ряде случаев и молекуллярно-генетических (например, для пятнистого, благородного оле-

ней, косули и др.), исследований для создания кадастра инвазионных видов Северного Кавказа, оценки экологических и экономических последствий их внедрения и разработки программы по наполнению его данными на регулярной основе.

2. Внесение изменений в соответствующие законодательные акты, с целью реального препятствования завоза чужеродных таксонов, в том числе и подвидов, на федеральном уровне.

3. Создание единой для конкретной физико-географической единицы, например ЮГ России, экспертной группы, состоящей из учёных, для принятия решений по природоохранным вопросам и вопросам дичеразведения.

4. Разработка и принятие специализированных мер, направленных на существенное ограничения численности каждого инвазионного вида, вплоть до их полной элиминации.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН по теме № 1021062511916-7-1.6.20;1.6.19.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Алексеев С.К., Арутюнова Е.В., Бочарова М.М. и др. Животный мир Республики Северная Осетия-Алания // Природные ресурсы Республики Северная Осетия-Алания. Владикавказ, 2000. Т. 3. 395 с.
- Багаева У.В., Бочарова М.М. Эпизоотическая ситуация по гельминтозам собак в Северной Осетии // Российский паразитологический журнал. 2008. С. 26–30. Corpus ID: 85974334
- Бобров В.В. Виды-вселенцы млекопитающих в экосистемах кавказского биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова // Тр. Мордов. гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2017. № 19. С. 118–132.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Виды-вселенцы млекопитающих на Северном Кавказе // В сб.: Матер. Междунар. науч. конф. «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа – 2». Scientific Center of Zoology and Hydroecology, NAS RS. 2014. С. 78–81.
- Бобров В.В., Салпагаров А.Д. Чужеродные виды млекопитающих в Тебердинском биосферном резервате // Животный мир горных территорий. М.: КМК, 2009. С. 229–233.
- Бозиев М.В., Жаппуева Л.Х., Якимов А.В. О енотовидной собаке (*Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)) в Кабардино-Балкарии // Мат. II науч.-практ. конф. с международным участием «Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг». Майкоп, 2015. С. 19–21.
- Бозиев, М.В., Замаев З.Х., Якимов А.В. О современном состоянии популяций хищных животных на территории ФГБУ «Нальчикское ГООХ» (Кабардино-Балкарская Республика) // NovaInfo.Ru. 2016. Т. 4. № 56. С. 50–59.
- Бондарь Е.В., Харин К.В. Реинтродукция видов семейства *Cervidae* в заказниках Ставропольского края // Наука. Инновации. Технологии. 2017. № 4. С. 93–104.
- Бочарова М.М., Коцлов Т.Г. К изучению природной очаговости трихинеллоза на северных склонах Центрального Кавказа // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2010. № 11. С. 82–84.
- Вазагова З.М. Трихинеллоз в природных биоценозах и основные направления противотрихинеллозных профилактических мероприятий в условиях Северо-Кавказского региона: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 2012. 24 с.
- Варшавский С.Н., Голубев П.Д., Шилов М.Н., Тарасов М.А., Козакевич В.П., Коржов П.Н., Сорокина З.С. Современное распространение серой крысы на Большом Кавказе // Бюлл. МОИП. 1990. Т. 95, вып. 1. С. 30–37.
- Вейнберг П.И. Динамика численности и размножения популяции зубров в Северной Осетии // Мат. юбилейной научно-практич. конф., посвящ. 80-летию Окского гос. природн. биосферн. заповедника «Роль заповедников России в сохранении и изучении природы» (7–10 сентября 2015 г., пос. Брыкин Бор Рязанской обл.) / Тр. Окского заповедника. Вып. 34. Рязань, 2015. С. 111–115
- Вейнберг П.И., Комаров Ю.Е. Современное состояние популяции зубра в Северной Осетии-Алании // Сб. научн. трудов «Проблемы сохранения и восстановления зубра». Данки, 2004. С. 85–90.
- Губанов Р.С. Мониторинг биоразнообразия наземных позвоночных животных прибрежных экосистем Красногвардейского района Ставропольского края // Московский экономический журнал. 2019. № 6. С. 13. DOI 10.24411/2413-046X-2019-16013.
- Гулиашвили В.З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М., 1964. 327 с.

- Данилкин А. Охота волко-собачьих гибридов на косуль // Охота и охотничье хоз-во. 1979. № 3. С. 18–19.
- Данилкин А.С. Благородный олень // Охота и охотничье хозяйство. 1999. № 12. С. 4–12.
- Дежкин В.В. Охотничье хозяйство мира. М.: Лесная промышленность, 1983. 360 с.
- Дзуганова М.Х., Биттиров А.М. Гельмintoфауна яков северокавказского экотипа // Вестник КрасГАУ. № 1. Красноярск, 2008. С. 148–151.
- Дзуев Р.И., Хашкулова М.А., Боготова И.Х. Особенности хромосомного набора и промеров тела Средиземноморского нетопыря (*Pipistrellus kuhli*) в условиях лесостепного пояса Северного макрослона Центрального Кавказа // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 3. С. 390–398.
- Диреганов Е.В., Лысенко О.И., Емельянов А.В. Оценка влияния оленя благородного (*Cervus elaphus*) на лесные фитоценозы при его вольерном содержании // Вестник АПК Ставрополья. 2012. № 3 (7). С. 100–103.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды в Кабардино-Балкарской Республике в 2020 году. Нальчик, 2021. 215 с.
- Доклад об экологической ситуации в Республике Северная Осетия-Алания в 2019 году. Владикавказ, 2020. 62 с.
- Доклад об экологической ситуации в Республике Северная Осетия-Алания в 2020 году. Владикавказ, 2021. 49 с.
- Друп В.Д. Сравнительный анализ биоразнообразия на территории ООПТ «Александровский» и прилегающих к нему охотничьих угодьях // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 6. С. 558–566.
- Друп В.Д., Амелина Т.В., Траутвайн С.А. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении редких, исчезающих и охотничьих животных Ставропольского края // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 5. С. 195–192.
- Дубровин А.И. Теория и практика акклиматизации и адаптации яков в Северо-Кавказском регионе: Автoref. дис. ... д-ра сель-хоз. наук. Нальчик, 2006. 46 с.
- Емкужева М.М., Темботова Э.Ж. Современное распространение серой крысы на Кавказском перешейке // Проблемы экологии горных территорий. Нальчик, 2006. С. 34–38.
- Ескина Т.Г., Трапет С.А. Влияние зубра (*Bison bonasus montanus*) и оленя (*Cervus elaphus maral*) на динамику полян в Кавказском заповеднике // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2008. Т. 113. № 6. С. 3–10.
- Журавлёв А.С. Основные гельмитозы собак в регионе Северного Кавказа // Вестник КрасГАУ. 2008. № 5. С. 257–259.
- Итин Г.С. Эколо-фаунистические особенности гельмитоценоза енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) в Краснодарском крае // Труды Кубанского государственного аграрного университета. Серия: Ветеринарные науки. Краснодар, 2009. № 1. Ч. 1. С. 216–221.
- Итин Г.С. Особенности гельмитоценозов диких хищных млекопитающих в ландшафтно-географических зонах Северо-Западного Кавказа: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2015. 20 с.
- Итин Г.С., Кравченко В.М., Шантыз А.Ю. Характеристика гельмитозов норки американской (*Mustela vison*), енота-полоскуна (*Procyon lotor*) и волка (*Canis lupus*) на территории Северо-Западного Кавказа // Политеатический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2018. № 136. С. 237–247. DOI 10.21515/1990-4665-136-032
- Кабардиев С.Ш. Дикие плотоядные и копытные животные как факторы, способствующие формированию природного очага эхинококкоза в горной зоне региона Северного Кавказа // Таврический научный обозреватель. № 8 (13). 2016. С. 117–120.
- Кабельчук Б.В., Диреганов Е.В., Лысенко И.О., Верзун Т.Г. Экология, разведение и содержание пятнистого и благородного оленей в полувольных условиях в Ставропольском крае. Ставрополь: АГРУС, 2013. 84 с.
- Казьмин В.Д. Эколо-биологические основы управления плотностью населения копытных животных в различных природных зонах: Автoref. дис. ... д-ра биол. наук. Пос. Орловский Ростовской области, 2016. 22 с.
- Каршин С.П., Лоптева М.С., Верёвкина М.Н. Мышевидные грызуны, насекомоядные и серые крысы. Их роль в формировании природных очагов лептоспироза на территории Ставропольского края // Сб. науч. тр. Всерос. науч.-иссл. института овцеводства и козоводства. 2015. Т. 2. № 8. С. 160–167.
- Киселёва Н.В. Состояние европейской норки в России и пути сохранения вида // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2017. № 4. С. 3–7.
- Колосов А.М., Лавров Н.П. Обогащение промысловой фауны СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1968. 256 с.
- Комаров Ю.Е., Кучиев И.Т. Распределение летних колоний некоторых рукокрылых в Осетии // Экология горных млекопитающих: Инф. материалы. Свердловск, 1982. С. 56–57.
- Красная книга Кабардино-Балкарской Республики / Отв. ред. М.Ч. Залиханов. Нальчик: ООО «Печатный двор», 2018. 496 с.
- Красная книга Республики Северная Осетия-Алания // Владикавказ: Перо и кисть, 2022. 356 с.
- Кудактин А.Н. Шакал на Северном Кавказе // Сб.: Экология, основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М., 1979. С. 147–148.
- Кудактин А.Н. Взаимоотношения волка и шакала в местах совместного обитания // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Мат. 6-й межд. науч. практ. конф. 2015. С. 263–266.
- Кудактин А.Н. Волк и шакал на Кубани // Горные экосистемы и их компоненты: Мат. VII Всероссийской конф. Нальчик: Алеф, 2019. С. 197–199.
- Кудактин А.Н., Ромашин А.В. Итоги и ошибки акклиматизации охотничьих животных на Кавказе // Поведение и поведенческая экология млекопитающих М.: КМК, 2019. С. 125–128.
- Кудактин А.Н., Яровенко Ю.А., Яровенко А.Ю. Современное распространение и экология шакала обыкно-

- венного *Canis aureus* (L., 1758) в России и на Кавказе // Вестник охотоведения. 2019. Т. 16. № 1. С. 22–28.
- Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населённых пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териология: Сб. науч. тр. М.: Наука, 1988. С. 65–237.
- Кушнарева Ю.В. Эпизоотология, эпидемиология и совершенствование мер борьбы с трихинеллозом в Республике Северная Осетия-Алания: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 216 с.
- Липкович А.Д. Современное состояние и перспективы восстановления чистокровных зубров на Северном Кавказе // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1989. Ч. 2. С. 226–228.
- Лысенко И.О. Изучение динамики популяций благородного (*Cervus elaphus*) и пятнистого (*Cervus nippon*) оленей на Ставрополье // Вестник АПК Ставрополья. 2014. № 1 (13). С. 132–134.
- Материалы, обосновывающие лимиты и квоты добычи охотничих ресурсов на территории Ставропольского края в период с 1 августа 2021 г. до 1 августа 2022 г. Ставрополь, 2021. 24 с.
- Миноранский В.А., Малиновкин А.В. Нетопырь Куля (*Pipistrellus kuhlii* Kuhl.) в Ростовской области // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2015. № 2 (186). С. 80–86.
- Млекопитающие России (Электронный ресурс) (<https://rusmam.ru>). Проверено 12.04.2022.
- Мозлоев Г.А., Емкужева М.М. Распространение серой крысы *Rattus norvegicus* Berk, 1969 (Muridae, Rodentia) и её значение в природных зоонозах экосистем Центрального Кавказа // Сб. науч. тр. «Проблемы экологии горных территорий». М.: КМК, 2006. С. 56–58.
- Мозлоев Г.А., Мадянов Н.Н., Хатухов А.М. К вопросу о проникновении серой крысы в ареал Центрально-Кавказского очага чумы // Мат. Всерос. сов. по экологии млекопитающих горных территорий 9–14 июня, 8–11 октября 1997 г. Нальчик (Приэльбрусье). Майкоп; Нальчик, 1997. С. 156–157.
- Мозлоев Г.А., Темботов А.А., Мадянов Н.Н. Биоценотические последствия антропогенной трансформации на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы // Сб. науч. тр. «Проблемы экологии горных территорий». М.: КМК, 2006. С. 56–57.
- Обзор состояния популяций основных видов пушных зверей на территории Российской Федерации / Российский пушно-меховой союз. М.: ООО «Буки-Веди», 2016. 104 с.
- Орлова М.В., Смирнов Д.Г., Вехник В.П. [и др.] Эктопаразиты и патогены нетопыря Куля *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae) (обзор собственных и литературных данных) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 3. С. 61–76.
- Оюн Н.Ю., Коноров Е.А., Артюшин И.В., Столповский Ю.А. Исследование генетических основ адаптации яка *Bos grunniens* Саяно-Алтайского региона к условиям высокогорья // Генетика. 2018. Т. 54. № 13. С. 70–73.
- Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промышленных зверей и птиц в СССР. Киров, 1999. Ч. 3. Копытные. 667 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промышленных зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во, 1 Киров. отд-ние, 1973. Ч. 1. 536 с.
- Павлов М.П., Лавров Н.П., Корсаков И.Б. Акклиматизация охотничье-промышленных зверей и птиц в СССР. Киров, 1974. Ч. 2. 459 с.
- Плахина Д.А., Звычайная Е.Ю., Холодова М.В., Данилкин А.А. Выявление гибридов европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль на основе микросателлитного анализа // Генетика. 2014. Т. 50. № 7. С. 862–867.
- Пхитиков, А.Б., Темботова Ф.А. Благородный олень как один из объектов охоты на Северном Кавказе // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России». М: ООО «ПТП ЭРА», 2015. С. 190–192.
- Пхитиков А.Б., Трепет С.А., Рожнов В.В., Эрнандес-Бланко Х.-А., Ячменникова А.А., Чистополова М.Д., Вейеберг П.И., Дзуцева З.В., Дронова Н.А. Питание переднеазиатского леопарда (*Pantera pardus casicolor*) после реинтродукции на Западном и Центральном Кавказе // Мат. II рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции хищных млекопитающих. М.: КМК, 2021. 93 с.
- Савельев А.П., Аскеров Э.К., Яровенко Ю.А., Китиашвили А., Ромашин А.В., Аракелян М., Цапко Н.В. Енот-полоскун на Кавказе: современный ареал и тренды развития популяции // Горные экосистемы и их компоненты. Мат. VIII Всерос. конф. Нальчик, 2021. С. 90–91.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Скуматов Д.В. Фактическое состояние европейской норки (*Mustela lutreola*) в регионах РФ и значение Красной книги для существования вида // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в регионах Российской Федерации. Красная книга как объект государственной экологической экспертизы: Мат. науч.-практ. конф. Пермь: ФГБОУВПО «Пермский гос. национальный исследовательский университет», 2015. С. 153–157.
- Созанов Ц.У., Караев Ю.Е. Деятельность ФГБУ «Северо-Осетинское ГООХ» по внедрению новых видов охотовживотных // Гуманитарные аспекты охоты и охотничьего хозяйства: Сб. матер. 6-й междунар. конф. Иркутск: Фонд поддержки развития биосферного хозяйства и аграрного сектора «Сибирский земельный конгресс», 2018. С. 47–55.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие: Копытные. М.: Наука, 1993. 524 с.

- Стратегия сохранения зубра в России. М., 2002. 45 с.
- Стратегия сохранения зубра в Российской Федерации. М., 2021. 40 с.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 225. С. 42–167.
- Темботов А.К. Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР. Нальчик: Кабардино-Балкарское книжное изд-во, 1960. 196 с.
- Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, 1972. 189 с.
- Темботов А.К., Шхашамишев Х.Х. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус, 1984. 190 с.
- Темботова Ф.А. Млекопитающие Кавказа и омывающих его морей: Определитель. М.: КМК, 2015. 352 с.
- Темботова Ф.А., Пхитиков А.Б. Состояние популяций оленей (Artiodactyla, Mammalia) и их значение как объекта охоты на территории Кабардино-Балкарской Республики // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. № 1 (5). С. 1357–1362.
- Темботова Ф.А., Пхитиков А.Б. К проблеме восстановления зубра на Кавказе // В кн.: Горные экосистемы и их компоненты. Мат. V Всерос. конф. 2014. С. 54–56.
- Теммоев М.И. Экологические предпосылки и последствия акклиматизации яков (*Bos grunniens* Lin.) в Кабардино-Балкарии: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2004. 20 с.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г. Механизмы устойчивости популяций благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) и горного зубра (*Bison bonasus montanus*) на северо-западном Кавказе // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 3. С. 362–369.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Туниев С.Б., Туниев Б.С. Последствия инвазии енота-полоскуна (*Procyon lotor* L., 1758) в Краснодарском крае // В сб. науч. тр.: Социально-экономические проблемы курортов России. 2013.
- Филатов Д.П. О кавказском зубре // Записки Императорской Академии наук по физико-математическому отделению. 1912. Т. 30. № 8. С. 1–40.
- Хляп Л.А. Разнообразие млекопитающих биомов Причерноморья // Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана. Сб. тез. II Всерос. науч.-практ. школы-конф. 2020. С. 265–266.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.
- Хохлов А.Н., Друп А.И., Ильюх М.П., Киримханова В.Д. О встречах енота-полоскуна на Ставрополье // Фауна Ставрополья. Сб. науч. тр. Ставрополь, 2005. С. 111–113.
- Хуранов А.Б. Гельминты грызунов Центрального Кавказа: фауна, экологический анализ: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 25 с.
- Цапко Н.В., Ашибоков У.М., Коржов П.Н., Ветошкин А.А. Фауна и распространение млекопитающих Ставропольского края // Наука. Инновации. Технологии. 2022. № 4. С. 53–96. DOI: 10.37493/2308-4758.2022.4.3
- Это Кавказ (Электронный ресурс) // (www.etokavkaz.ru). Проверено 12.04.2022.
- Ястребов В.К., Якименко В.В. Омская геморрагическая лихорадка: итоги исследований (1946–2013) // Вопросы вирусологии. 2014. Т. 59. № 6. С. 5–11.
- AIMS – Alien mammal Species: Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России (Электронный ресурс) // (http://www.sevin.ru/Invasive/dbases/mammals.html). Проверено 29.04.2023.
- Alexander J.M., Kueffer C., Daehler C.C., Edwards P.J., Pauchard A., Seipel T. MIREN consortium // Assembly of non-native floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2011. Vol. 108. P. 656–661. DOI: 10.1073/pnas.1013136108.
- Ancillotto L., Santini L., Ranc N., Maiorano L., Russo D. Extraordinary range expansion in a common bat: the potential roles of climate change and urbanization // The Science of Nature. 2016. No. 103. P. 15 https://doi.org/10.1007/s00114-016-1334-7
- Chapin III F., Zavaleta E., Eviner V. et al. Consequences of changing biodiversity // Nature. 2000. 405. P. 234–242 https://doi.org/10.1038/35012241
- Cichocki J., Ważna A., Bator-Kocoł A., (...), Grochowska R., Bojarski. Predation of invasive raccoon (*Procyon lotor*) on hibernating bats in the Nietoperek reserve in Poland // J. Mammalian Biology 2021. 101 (1). P. 57–62. https://doi.org/10.1007/s42991-020-00087-x
- Dgebuadze Y.Y. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 61–64.
- El-Keblawy A. Impact of Climate Change on Biodiversity Loss and Extinction of Endemic plants of Arid Land Mountains // J Biodivers Endanger Species. 2014. 2: 120. doi: 10.4172/2332-2543.1000120.
- Floranimal – энциклопедия природы. (Электронный ресурс) // (https://floranimal.ru). Проверено 12.04.2022.
- García K., Sanpera C., Jover L., Górska K., Melero Y. High trophic niche overlap between a native and invasive mink does not drive trophic displacement of the native mink during an invasion process // Animals. 2020. 10 (8). Vol. 1387. P. 1–14. https://doi.org/10.3390/ani10081387
- Humer A.J., A., Murariu H.M., Spassov D.N., Hackländer K. Current status and distribution of golden jackals *Canis aureus* in Europe // Mammal Review. 2012. Vol. 42. No. 1. P. 1–11. https://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2907/doi: 10.1111/j.1365-2907.2011.00185.x
- Khosravifard S., Skidmore A.K., Toxopeus A.G., Niamir A. Potential invasion range of raccoon in Iran under climate change // European Journal of Wildlife Research. 2020. 66. 100. https://doi.org/10.1007/s10344-020-01438-2
- La Sorte F.A., Jetz W. Projected range contractions of montane biodiversity under global warming // Proc Biol Sci. B: Biological Sciences. 2010. 277. P. 3401–3410. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0612

- List of Invasive Species in Europe (Электронный ресурс) // (https://ru.zahn-info-portal.de/wiki/List_of_invasive_species_in_Europe). Проверено 12.04.2022.
- Newman C., Byrne A.W. Musteloid diseases: implications for conservation and species management // Biology and conservation of Musteloids. Oxford, 2017. P. 231–254.
- Nogués B.D., Araújo M.B., Errea M.P., Martínez-Rica J.P. Exposure of Global Mountain Systems to Climate Warming during the 21st Century // Global Environmental Change. 2007. Vol. 17, No. 3–4. P. 420–428.
- Pauchard A., Kueffer C., Dietz H., Daehler C.C., Alexander J., Edwards P.J., Arévalo J.R., Cavieres L., Guisan A., Haider S., Jakobs G., McDougall K.L., Millar C.I., Naylor B.J., Parks C.G. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching high elevations. // Frontiers in Ecology and the Environment. 2009. Vol. 7. P. 479–486.
- Riley S. PD, Hadidian J., Manski D.A. Population density, survival, and rabies in raccoons in an urban national park // Canadian Journal of Zoology. 1998. Vol. 76 (6). P. 1153–1164. <https://doi.org/10.1139/z98-042>
- Rutkowski R., Krofel M., Giannatos G., Ćirović D., Männil P., Volokh A.M., et al. “A European Concern? Genetic Structure and Expansion of Golden Jackals (*Canis aureus*) in Europe and the Caucasus” // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. No. 11. P. 141–236. doi:10.1371/journal.pone.0141236
- Urban P., Guimaraes N.B., Bucko J.D. Golden jackal, a natural disperser or an invasive alien species in Slovakia? A summary within European context // Folia Oecologica. 2020. Vol. 47. No. 2. P. 89–99. DOI 10.2478/foecol-2020-0011

ALIEN MAMMALS IN THE ECOSYSTEMS OF THE CENTRAL PART OF THE NORTH CAUCASUS

©2023 Tembotova F.A., Emkuzheva M.M.*

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences,
Nalchik, 360000, Russia;
e-mail: *emkugeva_m@mail.ru

The list of invasive mammals in the central part of the North Caucasus (Stavropol Krai, Kabarda-Balkar Republic, North Ossetia-Alania), including 18 taxa belonging to 4 orders (Chiroptera, Carnivora, Rodentia, Artiodactyla) is presented. The largest group according to the vectors of introduction into the fauna of the region is formed by intentionally introduced taxa: *Sciurus vulgaris*, *Capreolus pygargus*, *Cervus nippon*, *Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Bos grunneins*, *Bison bonasus bonasus*, *Procyon lotor*, *Nyctereutes procyonoides*, *Mustela vison*, *Ondatra zibethicus*. The group of self-settling species includes the 5 ones: *Canis aureus*, *Pipistrellus kuhlii*, *Capreolus capreolus*, *Canis familiaris* and *Rattus norvegicus*. According to the degree of impact on the regional ecosystems, the most dangerous species among invasive mammals of the region are: spotted deer, non-native subspecies of red deer, domestic yak, jackal, American mink, raccoon dog, and raccoon-crawler. This occurs due to their number, impact on native fauna, flora and soil cover.

Keywords: Caucasus, mountain territories, mammals, introduction, self-settlement.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТРЕМАТОД В КРУПНОМ ПОСЕЛЕНИИ ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGYRPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО УЧАСТКА УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2023 Тютин А.В.^{a,*}, Морозова Д.А.^{a, b, **}, Пряничникова Е.Г.^{a, ***}

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

^b Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, Борок, 162723, Россия

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **darya.a.morozova@gmail.com; ***pryanichnikova_e@ibiw.ru

Поступила в редакцию 04.04.2022. После доработки 30.04.2023. Принята к публикации 18.05.2023

Понто-азовский брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) натурализовался в Угличском водохранилище относительно недавно (в 2013–2015 гг.). Основная задача данного исследования – сравнительный анализ видового разнообразия и структуры сообществ третматод в условиях разных биотопов, занятых *L. naticoides* после завершения начального периода расселения в сложном по гидрологическому режиму верхнем участке этого водоёма (ниже г. Дубна). Примерные координаты географического центра сформировавшегося здесь крупного поселения *L. naticoides* – 56°53' с. ш., 37°25' в. д. К 2019–2021 гг. средняя плотность особей в данном поселении достигла стабильно высокого значения (~450 экз./м²) и не имеет заметных межгодовых колебаний. Судя по вариабельности максимальной высоты раковины у взрослых половозрелых особей *L. naticoides*, даже в пределах одного поселения степень оптимальности условий обитания для этого моллюска существенно отличается (в разных биотопах). В сравнительном аспекте рассмотрены данные по двум точкам сбора гидробиологических проб: в открытой части водохранилища и в устье крупного притока – р. Дубна. Показано, что в обеих точках видовой состав третматод у *L. naticoides* сходен и включает, в частности, партениты *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (=Rossicotrema) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphyldora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928). Однако в выборке моллюсков из устья р. Дубна, где преобладали сравнительно мелкие особи, не были обнаружены партениты *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), доминирующие у *L. naticoides* в открытой части водохранилища. В устье р. Дубна, по сравнению с точкой сбора в открытой части водохранилища, значительно ниже оказался и уровень заражённости партенитами других видов третматод: *N. skrjabini* и *P. markewitschi* – в 7 раз, *Apophallus* spp. – в 8 раз, *Xiphidiocercaria* sp. – в 13 раз. Соотношение самцов и самок среди половозрелых особей *L. naticoides* было близким к обычной для многих пресноводных моллюсков пропорции 1:1. В целом, высокие значения встречаемости (the infection prevalence – доля заражённых особей в выборке хозяина Р±SE, %) у *L. naticoides* из открытой части водохранилища свидетельствуют о наличии предпосылок для развития крупных очагов гельминтозов: *Xiphidiocercaria* sp. (9.16±2.52%), *Apophallus* spp. (11.45±2.78%), *P. markewitschi* (7.63±2.32%), *N. skrjabini* (7.63±2.32%), *S. volgensis* (63.36±4.21%). В то же время, судя по полученным данным, дальнейшее расселение *L. naticoides* по некоторым притокам водохранилищ бассейна Верхней Волги может не иметь столь серьёзных паразитологических последствий.

Ключевые слова: чужеродные виды, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, паразиты, Trematoda, Угличское водохранилище, бассейн Верхней Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-213-224

Введение

В настоящее время понто-азовский пресноводный переднежаберный моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) входит в число наиболее успешных гастropод-вселенцев для бассейнов многих крупных рек Европы [Bij de Vaate et al., 2002;

Mouthon, 2007; Panov et al., 2009; Бисерова, 2010; Tyutin, Slyntko, 2010; Yakovlev et al., 2010; Butkus et al., 2014; Perova et al., 2018; Petkevičiūtė et al., 2020; Tyutin et al., 2022]. Однако инвазивные популяции *L. naticoides* на начальных этапах его натурализации за пределами исходного ареала в Европе (в XIX в. и

первой половине XX в.) детально изучались редко. В водоёмах Западной и Центральной Европы, исследователи, как правило, имели дело с уже полностью сформировавшимися постоянными поселениями этого моллюска. Относительно подробно исследованы некоторые популяции *L. naticoides* в Германии [Odening, 1970], Польше [Falniowski, 1987], Нидерландах [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990; Bij de Vaate et al., 2002], Франции [Mouthon, 2007], Литве [Stanevičiūtė et al., 2008; Butkus et al., 2014; Petkevičiūtė et al., 2020]. Можно отметить, что процесс расширения ареала *L. naticoides* явно ещё не закончен. Наряду с бассейнами рек Дунай и Днепр, во второй половине XX в. и начале XXI в. в число главных инвазионных коридоров для распространения *L. naticoides*, как и для некоторых других южных видов моллюсков, вошли водоёмы Азовско-Балтийского судоходного пути [Пирогов, 1972; Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008; Tyutin, Slyntko, 2010; Yakovlev et al., 2010; Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018]. Известен также, по крайней мере, один случай успешной натурализации при случайной интродукции этого вида в азиатской части России – Бухтарминское водохранилище (вдхр.), расположенное в верхнем течении р. Иртыш [Yanygina, 2016].

В связи с расширением ареалов ряда ассоциированных с *L. naticoides* трематод, некоторые из которых патогенны для рыб, рыбоядных птиц и млекопитающих, этот моллюск может быть отнесён к числу инвазионных видов, расселение которых приводит к негативным экономическим и экологическим последствиям [Panov et al., 2009; Самые опасные..., 2018; Zhokhov et al., 2019]. На фоне повышения среднегодовых значений температуры непреднамеренно интродуцированный в низовья Волги (через Волго-Донской канал) *L. naticoides* в 1970–2000-х гг. продвинулся вверх по системе волжских водохранилищ и к 2005 г. достиг самого северного в волжском каскаде Рыбинского вдхр. [Tyutin, Slyntko, 2010]. Уже в 2005–2011 гг. в условиях прибрежного мелководья Волжского плёса этого наиболее крупного в регионе водохранилища у *L. naticoides* произошло формирование относительно устойчивого сообщества

трематод, включающего не менее пяти видов: *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus (=Rossicotrema) donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947 [Tyutin, Slyntko, 2010; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2022]. Вероятно, столь успешной адаптации моллюска и его основных паразитов к новым условиям обитания способствовало то, что в 2000–2012 гг. в Рыбинском вдхр. с конца апреля по начало ноября (в течение всего вегетационного периода) температура воды была значительно выше климатической нормы [Структура и функционирование..., 2018]. В 2013–2019 гг. формирование близкого по видовому составу сообщества трематод было зарегистрировано при натурализации *L. naticoides* в расположеннном выше по течению Угличском вдхр. [Perova et al., 2018; Tyutin, Medyantseva, 2021]. Плотность особей в поселениях *L. naticoides* в этот период не превышала 30–50 экз./м² для Рыбинского вдхр. и варьировалась от 50 до 520 экз./м² (при средней биомассе от 0.42 г/м² до 41.10 г/м²) в разных участках Угличского вдхр. [Tyutin, Izvekova, 2013; Структура и функционирование..., 2018; Perova et al., 2018; Tyutin, Medyantseva, 2021]. Угличское вдхр., созданное в 1940 г., относится к водоёмам долинного типа и имеет протяжённость приблизительно 136 км [The river Volga..., 1979]. Из-за слабо изрезанной береговой линии площадь его водного зеркала невелика и составляет около 249 км². При отсутствии больших мелководных зон для короткоциклового *L. naticoides* оказалась важна степень приспособленности к обитанию в русловых участках данного водоёма. Максимальная для бассейна Верхней Волги численность популяции *L. naticoides* (до 520 экз./м²) была зарегистрирована в 2015 г. в верхней части Угличского вдхр. (немного ниже г. Дубна), где моллюск адаптировался к обитанию на глубине до 9 м [Perova et al., 2018]. По нашему мнению, мониторинг этого поселения *L. naticoides* заслуживает особого внимания, так как помимо потенциально возможного дальнейшего роста численности популяции моллюска, даже при такой плотности велика вероятность его распространения

из этой точки в другие водоёмы региона. При этом *L. naticoides* может заселить не только биотопы с самыми оптимальными для него условиями обитания. В частности, в паразитологическом отношении представляет интерес изучение отдалённых последствий продвижения этого вселенца вверх по течению притоков верхневолжских водохранилищ.

Цель данного исследования – на примере верхнего участка Угличского вдхр. изучить основные особенности и оценить степень вариабельности процесса формирования сообществ трематод у *L. naticoides* в биотопах с разными экологическими условиями.

Материалы и методы

Сбор проб был выполнен в первой декаде августа 2019 г. и второй декаде августа 2021 г. в верхней части Угличского вдхр. Примерные координаты географического центра исследуемого поселения *L. naticoides* – 56°53' с. ш., 37°25' в. д. Обработка проб, определение плотности (экз./м²) и биомассы (г/м²) моллюсков выполнены по стандартным методикам, использованным авторами ранее при изучении различных видов моллюсков-вселенцев [Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018]. В августе 2019 г. сбор проб выполнен в русловой части водохранилища (вблизи судового хода) с борта НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев» с помощью модифицированного дночертателя ДАК-250 (с площадью захвата 0.025 м²). Сбор проб проведён на глубине 4 м, куда, безусловно, способны мигрировать моллюски и из более глубоководных биотопов (см. рис. «Карта-схема расположения точек сбора проб»). Тип грунта – заиленный песок, доминирующий тип растительности в данном биотопе – представители рода *Potamogeton*. Поскольку из-за существенных колебаний уровня воды в условиях Угличского вдхр. основная часть популяции *L. naticoides* сосредоточена именно в удалённой от берега открытой части водохранилища, в данной работе эта точка сбора проб рассматривается нами в качестве контрольной (точка № 1, 56°47'12" с. ш., 37°14'49" в. д.). В августе 2021 г. в пределах того же поселения выполнен сбор проб моллюсков в другом биотопе (точка сбора № 2, 56°46'56" с. ш., 37°14'35" в. д.), суще-

ственno отличающемся по экологическим условиям от первого (главным образом – большей проточностью и меньшей заиленностью субстрата). Сбор проб проведён недалеко от точки № 1 на русловом свale устьевого участка р. Дубна (зона подпора водохранилища на глубине до 3–4 м) с использованием ручной драги и модифицированного дночертателя ДАК-100 (с площадью захвата 0.010 м²). Для последующего паразитологического исследования были отобраны все половозрелые особи *L. naticoides* (419 экз.) с высотой раковины не менее 4.0 мм: 131 экз. из точки сбора № 1 и 288 экз. из точки сбора № 2. При таком размере хозяина объём его гепатопанкреаса уже обеспечивает полноценное развитие микрогемипопуляций партенит большинства известных для *L. naticoides* видов трематод. Для уточнения развития на стадии метацеркарии трематоды *P. markewitschi* дополнительно были вскрыты несколько найденных в точке сбора № 2 взрослых особей моллюсков других видов: аборигенных представителей брюхоногих *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (3 экз. с высотой раковины 7–9 мм) и *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (7 экз., 8–17 мм), а также двустворчатых *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758) (2 экз., 6–11 мм) и *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (10 экз., 11–17 мм).

Присутствие партенит трематод определяли по эмиссии церкарий или по факту обнаружения спороцист и редий при вскрытии хозяина. У всех особей *L. naticoides* измеряли высоту раковины, у части моллюсков (точка сбора № 2) при вскрытии определяли полую принадлежность. При работе использованы световые микроскопы МБС-9, МБС-10, МБИ-3. Обработка результатов выполнена с применением общепринятых методов [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. В качестве основного показателя использовали встречаемость паразитов в выборках моллюсков (the infection prevalence – доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки P±SE, %). Принимая во внимание сравнительно небольшие объёмы выборок моллюсков, оценку достоверности различий между ними провели по непараметрическому χ²-критерию Пирсона (хи-квадрат) с учётом

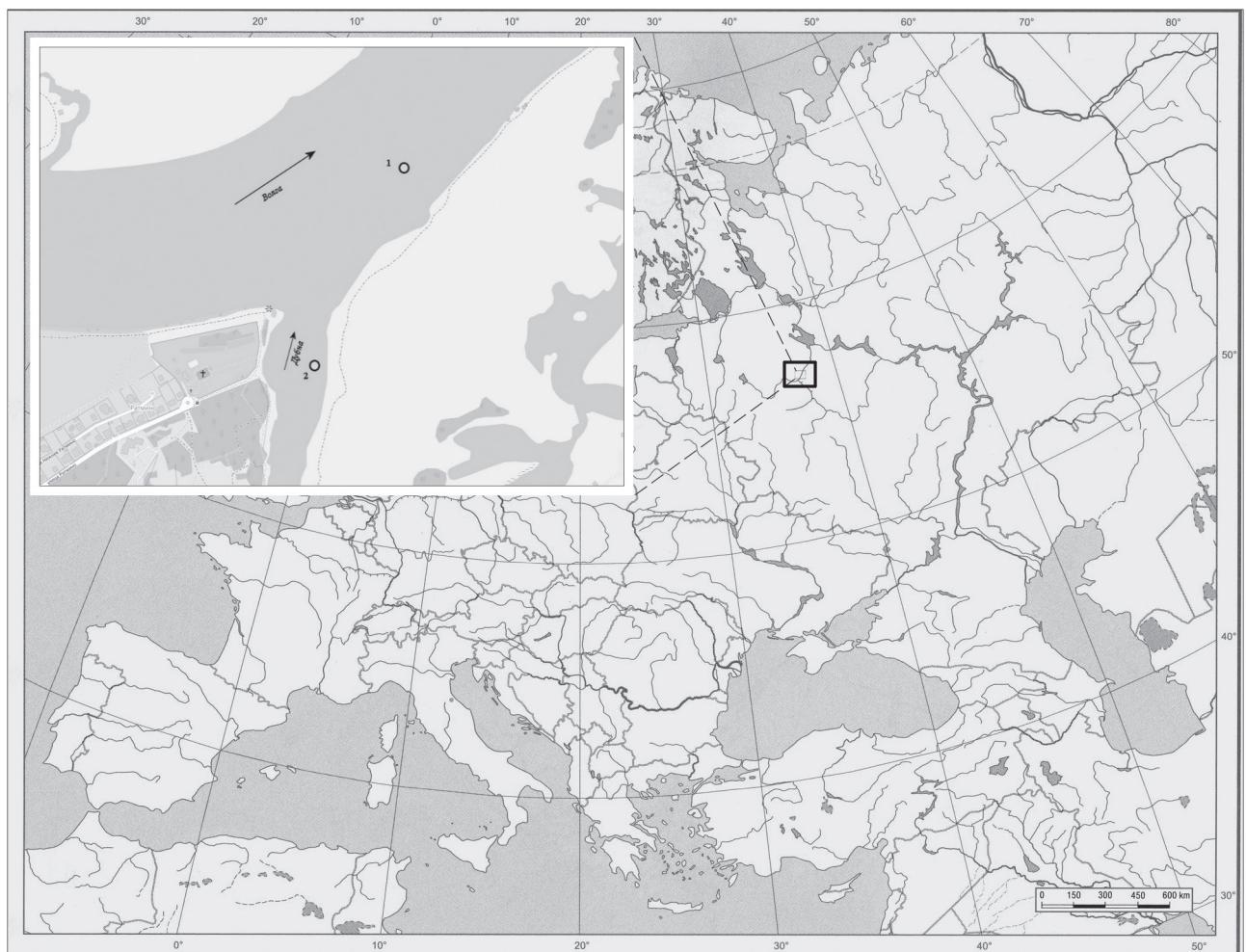


Рис. Карта-схема расположения точек сбора проб. 1 – точка в русловом участке Угличского водохранилища. 2 – точка в устьевом участке р. Дубна.

Yates-коррекции. Все расчёты выполнены в программах STATISTICA-6.0 и Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

С учётом изложенных в разделе «Введение» данных наших более ранних исследований, выполненных в 2013–2015 гг., начальный этап натурализации *L. naticoides* в верхней части Угличского вдхр. в настоящее время уже можно считать завершённым. Следует отметить, что в обеих сравниваемых точках сбора проб развитие сообщества гидробионтов находится под влиянием формирующего особый биоценоз двустворчатого моллюска *D. polymorpha*, популяции которого в верхневолжских водохранилищах широко распространены и часто достигают высокой плотности. Сравнительно глубоководная точка сбора проб № 1, рассматриваемая нами в качестве контрольной, судя по всему, до-

вольно корректно отражает общие тенденции в процессе формирования фауны трешмод при быстром росте плотности поселения *L. naticoides* на заиленных песках с примесью ракушечника. В результате обработки количественных гидробиологических проб, собранных в данном биотопе, установлено, что средняя плотность в исследованном поселении *L. naticoides* слабо колеблется в разные годы и составляет ~450 экз./м² при биомассе ~40.45 г/м². При этом выявлено, что в августе высота раковины особей этого вида в точке сбора № 1 может варьировать в широком диапазоне: от 2.5 до 9.0 мм. Для паразитологического исследования из нескольких взятых в этом биотопе с помощью дночерпателя проб бентоса были отобраны все достаточно крупные сеголетки (с высотой раковины 4.0–6.9 мм) и двухлетки *L. naticoides* (с высотой раковины 7.0–9.0 мм). Соотношение числа особей этих размерно-возрастных групп в данной

выборке составило 2.64/1. На русловом свале в устье р. Дубна (точка сбора № 2) на заиленном песке выявлена столь же высокая численность *L. naticoides*. Однако для собранных здесь экземпляров характерны меньшие размеры раковины (от 0.8 до 7.1 мм), что только отчасти может быть объяснено меньшей глубиной отбора проб. Вероятно, условия обитания на русловом свале данного притока в целом менее благоприятны для этого моллюска из-за колебаний уровневого режима, более частых изменений скорости течения или менее выраженной заиленности субстрата. Следует отметить наличие в точке сбора № 2 большого числа очень мелких сеголетков *L. naticoides* с высотой раковины 0.8–1.5 мм. В отобранной для паразитологического исследования выборке половозрелых сеголетков из устья р. Дубна разброс значений высоты раковины составил 4.0–5.5 мм. Высота раковины у двухлетков варьировала от 5.6 до 7.1 мм (в среднем – 6.1 мм). При этом очень высокое значение показателя соотношения особей данных размерно-возрастных групп (4.24/1) свидетельствует о значительном доминировании молодых особей *L. naticoides*. Возможно, это является следствием повышенной смертности особей старшей возраст-

ной группы (1+) или их активной миграции из не слишком подходящего биотопа. Следует отметить, что существенного нарушения обычной для популяций *L. naticoides* полововой структуры в точке сбора № 2 не зарегистрировано. Средняя доля самцов составила $55.21 \pm 2.93\%$. Она оказалась немного повышенной в возрастной группе моллюсков-сеголетков ($57.51 \pm 3.24\%$) и сниженней в группе двухлетков ($45.45 \pm 6.71\%$), однако это различие в долях самцов оказалось статистически недостоверным ($\chi^2 = 2.1506$, $p > 0.14251$).

Паразитологическое исследование показало, что, из-за преобладания в точке сбора № 1 моллюсков-сеголетков, для интегральной разновозрастной выборки *L. naticoides* из этого биотопа характерно очень высокое среднее значение встречаемости спороцист *S. volgensis* (табл. 1). Вероятно, это также отчасти связано и с высокой плотностью скоплений дефинитивных хозяев данной trematоды (рыб разных семейств). По нашему мнению, столь массовое паразитирование партенит *S. volgensis*, наиболее распространённых у относительно молодых особей хозяина (с высотой раковины < 6.0 мм), существенно уменьшает шансы на рост численности популяций любых других видов trematod. В первую оче-

Таблица 1. Встречаемость ($P \pm SE$, %) партенит trematод в интегральных выборках половозрелых особей *Lithoglyphus naticoides* из разных биотопов

Трематоды	Место, период сбора проб и объём выборки		Достоверность различий
	Точка сбора № 1, открытая часть Угличского вдхр., август 2019 г., $n=131$	Точка сбора № 2, устье р. Дубна, август 2021 г., $n=288$	
<i>Apophallus</i> spp.	11.45 ± 2.78	1.39 ± 0.69	$\chi^2 = 18.7966$, $p < 0.00001^{**}$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	7.63 ± 2.32	1.04 ± 0.59	$\chi^2 = 10.9143$, $p < 0.00096^{*}$
<i>Nicolla skrjabini</i>	7.63 ± 2.32	1.04 ± 0.59	$\chi^2 = 10.9143$, $p < 0.00096^{*}$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	63.36 ± 4.21	0	–
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	9.16 ± 2.52	0.69 ± 0.49	$\chi^2 = 17.4466$, $p < 0.00001^{**}$
Все виды	92.37 ± 2.32	4.17 ± 1.18	$\chi^2 = 319.2339$, $p < 0.00001^{**}$

Примечание. n – число исследованных моллюсков, экз. ** – различия в значениях $P \pm SE$ статистически достоверны по χ^2 -критерию Пирсона на очень высоком уровне значимости ($p < 0.00001$). * – различия статистически достоверны по χ^2 -критерию Пирсона на менее высоком уровне значимости ($0.00001 \leq p < 0.05$). «–» – недостаточный объём данных для статистической обработки.

редь это должно затрагивать *P. markewitschi* и *Xiphidiocercaria* sp., также обычно развивающихся у молоди *L. naticoides*. Вероятно, в меньшей степени эта межвидовая конкуренция должна касаться *Aporhallas* spp. и *N. skrjabini*, чаще паразитирующих у более крупных особей *L. naticoides*. Следует также отметить, что доля свободных от заражения партенитами особей *L. naticoides* в точке сбора № 1 составила всего $7.63 \pm 2.32\%$.

Судя по всему, среди рассматриваемых видов трематод наиболее патогенной для первого промежуточного хозяина является *S. volgensis*, которая, вероятно, способна в некоторых случаях вызывать преждевременную гибель молодых моллюсков даже при монозаражении. Небольшие размеры гепатопанкреаса и гонад *L. naticoides* даже у самых крупных особей явно ограничивают возможность заражения двумя или более видами трематод одновременно. В пользу этого свидетельствует регистрация в точке сбора проб № 1 только единичных случаев смешанных заражений: у трёх моллюсков в гепатопанкреасе были зарегистрированы партениты *Sanguinicola* + *Nicolla*, у трёх – *Sanguinicola* + *Parasymphylodora*, у двух – *Sanguinicola* + *Xiphidiocercaria*, у одного – *Parasymphylodora* + *Xiphidiocercaria*. Малое расстояние между точками сбора проб № 1 и № 2 обусловило заметное сходство в структуре сообществ трематод в двух рассматриваемых биотопах (табл. 1). Однако важно подчеркнуть крайне низкую (<5%) суммарную заражённость моллюсков из точки сбора № 2 (зона подпора водохранилища в устье р. Дубна) и отсутствие, даже при сильном доминировании сеголетков *L. naticoides* в этом биотопе, партенит *S. volgensis*. Несмотря на столь существенное снижение конкуренции со стороны *S. volgensis* на русловом свale устьевого участка р. Дубна, заполнения свободной ниши трематодами других видов не наблюдается. По сравнению с точкой № 1, в точке сбора № 2 встречаемость партенит *N. skrjabini* и *P. markewitschi* оказалась ниже в 7 раз, *Aporhallas* spp. – в 8 раз, *Xiphidiocercaria* sp. – в 13 раз. При этом даже при относительно небольших объёмах сравниваемых выборок половозрелых особей *L. naticoides* все

различия в значениях встречаемости оказались статистически достоверны на высоких уровнях значимости.

Вероятно, препятствием для развития любых видов трематод в точке сбора № 2 является целый комплекс неблагоприятных факторов: повышенная проточность, колебания уровня воды, весьма возможное периодическое антропогенное загрязнение протекающей по довольно плотно населённой территории р. Дубна, небольшая численность вторых промежуточных или дефинитивных хозяев. Выявление наиболее значимого из негативных факторов требует проведения дополнительных комплексных исследований в режиме непрерывного мониторинга. Помимо этого, моллюсков из точки сбора № 2 можно рассматривать в качестве обитающих в периферической части рассматриваемого поселения, что тоже должно ограничивать возможности реализации жизненных циклов трематод. Учитывая сниженный темп роста особей *L. naticoides* первого года жизни в этой точке сбора, нельзя исключить, что нарушение сезонной синхронности развития моллюсков и паразитов также служит дополнительным препятствием для успешного развития некоторых видов трематод (табл. 2). Вероятно, отчасти благодаря этому суммарный показатель встречаемости партенит трематод у сеголетков *L. naticoides* оказался на порядок ниже, чем у двухлетков. При низких значениях встречаемости партенит в точке сбора № 2 статистически достоверный уровень различий по этому показателю между возрастными группами *L. naticoides* зарегистрирован только для редий *Aporhallas* spp. Увеличение с возрастом хозяина встречаемости партенит *P. markewitschi* и *N. skrjabini* выражено в меньшей степени. Возрастное снижение заражённости спороцистами *S. volgensis* и *Xiphidiocercaria* sp. для точки сбора проб № 2 не отмечено из-за относительно небольшого объёма выборки. В точке сбора проб № 1 для моллюсков второго года жизни примерно двукратное уменьшение встречаемости по сравнению с возрастной группой сеголетков хорошо прослеживается у *S. volgensis* (с $73.68 \pm 4.52\%$ до $36.11 \pm 8.01\%$, $\chi^2=14.2985$, $p<0.000156$) и несколько слабее выраже-

Таблица 2. Встречаемость ($P \pm SE$, %) партенит трематод у особей *Lithoglyphus naticoides* двух размерно-возрастных групп из устья р. Дубна (август 2021 г.)

Трематоды	Возрастная группа моллюсков и объём выборки		Достоверность различий
	0+, n=233	1+, n=55	
<i>Apophallus</i> spp.	0.43±0.43	5.45±3.06	$\chi^2=4.9458$, p<0.026155*
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	0.43±0.43	3.64±2.52	$\chi^2=1.8738$, p>0.171036
<i>Nicolla skrjabini</i>	0.86±0.61	1.82±1.81	$\chi^2=0.0116$, p>0.914261
<i>Sanguinicola volgensis</i>	0	0	—
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	0	3.64±2.52	—
Все виды	1.72±0.85	14.55±4.75	$\chi^2=15.2674$, p<0.000094*

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

но у *Xiphidiocercaria* sp. (с 10.53±3.15% до 5.56±3.82%, $\chi^2=0.2929$, p>0.58835).

Следует отметить, что в условиях рассматриваемого поселения *L. naticoides* наименьшая вариабельность значений встречаемости характерна для *N. skrjabini* и *P. markewitschi*, способных паразитировать на стадии мариты в кишечном тракте многих видов рыб (табл. 1 и табл. 2). Вероятно, это можно считать показателем относительно хороших условий для реализации их жизненных циклов, складывающихся в различных вариантах биоценоза, формирующегося под влиянием двустворчатого моллюска *D. polymorpha*. Тем не менее, различия между точками сбора проб № 1 и № 2 можно считать значительными и для этих видов. Вторыми промежуточными хозяевами *N. skrjabini* обычно служат различные виды ракообразных отряда Amphipoda, численность которых, очевидно, может варьировать в разных биотопах, занимаемых одним достаточно большим по площади поселением *L. naticoides*. Основная часть гемипопуляции метацеркарий *P. markewitschi*, по всей видимости, сосредоточена в половозрелых особях *L. naticoides*. В точке сбора № 2, даже при невысокой заражённости партенитами *P. markewitschi*, встречаемость метацеркарий данного вида у сеголетков *L. naticoides* составила около 40.0% (при интенсивности заражения 1–5 экз.), у двухлетков – около 80.0% (при интенсивности заражения 1–12 экз.). Видовое разнообразие и численность других моллюсков, которые могли бы быть использованы *P. markewitschi* в качестве вторых про-

межуточных хозяев, в этом биотопе невелико. В частности, метацеркарии данной трематоды были выявлены только у двух из трёх исследованных в 2021 г. особей *B. tentaculata* (при интенсивности заражения 7–8 экз.) и не обнаружены у *V. viviparus*, *S. corneum* и *D. polymorpha*.

Особую актуальность мониторингу над распространением *L. naticoides* придаёт именно часто отмечаемое быстрое увеличение численности ассоциированных с этим моллюском трематод, многие из которых патогенны для вторых промежуточных и дефинитивных хозяев [Odening, 1970; Falniowski, 1987; Бисерова, 2005; Zhokhov et al., 2006, 2019; Ivanov, 2008; Stanevičiūtė et al., 2008; Molnár et al., 2016; Yakovleva et al., 2016; Perova et al., 2018]. К важным особенностям *L. naticoides* можно также отнести короткий жизненный цикл и приуроченность основных постоянных поселений к местам со слабозаиленными песчаными или каменистыми грунтами, вследствие чего распределение моллюска в крупных водоёмах-реципиентах нередко носит мозаичный характер [Mouthon, 2007; Yakovlev et al., 2010; Perova et al., 2018]. Кроме того, из-за небольшой продолжительности жизни большинства особей *L. naticoides*, составляющей обычно 13–15 месяцев [Mouthon, 2007] или 16–17 месяцев [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990], численность его поселений может испытывать большие межгодовые колебания. Вероятно, это отчасти способствует тому, что встречаемость ассоциированных с этим моллюском трематод также может очень

существенно варьировать. Например, в низовьях р. Волги, в зависимости от климатических условий года заражённость моллюсков редиями *Apophallus* spp. может колебаться в диапазоне от 8.1 до 55.6%, а в отдельных случаях превышает 90.0% [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008]. Заметно влиять на динамику заражённости некоторыми видами трематод должны и особенности сезонных изменений в размерно-возрастной структуре конкретной популяции *L. naticoides*. Так, судя по результатам исследований, выполненных в дельте р. Волги в 2006–2008 гг. [Бисерова, 2010], в течение трёх летних месяцев встречаемость *Apophallus* spp. у сеголетков *L. naticoides* может увеличиваться с ~15 до ~65%. При этом встречаемость *Sanguinicola* spp. и *N. skrjabini* в данной возрастной группе моллюсков может практически не меняться, оставаясь на уровне ~10% и ~7%, соответственно. У двухлетков *L. naticoides* в условиях дельты р. Волги с июня по август встречаемость *Apophallus* spp. может вырасти с ~30 до ~90% при одновременном уменьшении показателей встречаемости *Sanguinicola* spp. (с ~10 до ~5%) и *N. skrjabini* (с ~5 до ~2%).

По нашим данным, в последние годы в поселении *L. naticoides* из верхнего участка Угличского вдхр. численность моллюска-вселенца имеет сравнительно стабильные, близкие к максимальным для водохранилищ бассейна Верхней Волги, значения [Регова et al., 2018; Tyutin, Medyantseva, 2021]. В целом, в условиях Угличского вдхр. моллюск продемонстрировал высокий уровень эврибионтности и способность занимать разные по экологическим условиям биотопы. Такой характер распределения *L. naticoides* приводит к высокой вариабельности встречаемости трематод даже в пределах одного поселения. Следует отметить, что ранее в верхневолжских водохранилищах размерно-возрастную структуру с выраженным преобладанием мелких экземпляров, сходную с выявленной в выборке моллюсков, собранной на русловом свale устьевого участка р. Дубна в августе 2021 г., отмечали только в первой половине лета, после гибели значительной части наиболее старых особей *L. naticoides* в ходе зимовки [Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova,

2013]. В Рыбинском вдхр. подобного снижения темпа роста у сеголетков и двухлетков *L. naticoides* мы не наблюдали даже при крайне неблагоприятной по температурному и кислородному режимам ситуации, сложившейся для моллюска и ассоциированных с ним трематод аномально жарким летом 2010 г. [Tyutin et al., 2022]. Известно, например, что в условиях расположенного южнее Куйбышевского вдхр. мелкие особи *L. naticoides*, заселяют преимущественно удалённые от берега глубоководные участки [Yakovlev et al., 2010]. Максимальная численность *L. naticoides* в этом средневолжском водохранилище может варьировать от 347 на прибрежном мелководье до 1739 экз./м² в глубоководной зоне, а биомасса от 33.6 до 109.0 г/м², соответственно. В дельте р. Волги в годы с благоприятными погодными условиями численность *L. naticoides* может достигать 1180 экз./м² [Ivanov, 2008].

В бассейне Верхней Волги численность ассоциированных с *L. naticoides* трематод после формирования постоянного поселения хозяина обычно сохраняется на относительно постоянном уровне и бывает сравнительно низкой только в биоценозах, условия в которых исходно препятствуют успешной реализации их жизненных циклов [Tyutin et al., 2022]. Результаты нашего исследования показывают, что в Угличском вдхр., на фоне тенденции к массовому распространению в основной части популяции *L. naticoides*, обитающей в открытой части водоёма, партенит *S. volgensis* и *Xiphidiocercaria* sp., освоение *L. naticoides* устьевой части притоков имеет большое значение для сохранения общего видового разнообразия трематод. В рассматриваемом случае с участием приустьевой группировки *L. naticoides* оказались способны относительно успешно реализовывать жизненные циклы как минимум четыре вида трематод: *A. muehlingi*, *A. (=Rossicotrema) donicus*, *P. markewitschi*, *N. skrjabini*. При этом даже при выявленном низком уровне суммарной заражённости сохраняется вполне типичная для волжских популяций *L. naticoides* тенденция доминирования трематод рода *Apophallus*, способных паразитировать на стадии мариты у широкого круга

рыбоядных птиц и млекопитающих [Tyutin, Slyntko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013, 2022]. Следует отметить, что, при достаточно высокой численности поселений моллюска *L. naticoides*, популяции некоторых трематод, завершающих свое развитие у рыб, также могут успешно существовать при очень низкой встречаемости партенит. Например, *N. skrjabini* может оставаться постоянным элементом паразитофауны при уровне заражённости моллюсков 3.0–5.0% [Бисерова, 2005, 2010] и даже 0.05% [Stanevičiūtė et al., 2008]. Обеднённый видовой состав и не-высокая встречаемость трематод, выявленные нами у *L. naticoides* в устьевом участке р. Дубна в августе 2021 г., позволяют предположить, что такой характер формирования их сообщества, отчасти облегчает адаптацию хозяина к обитанию в довольно сложных условиях рек-притоков. В ходе изучения паразито-хозяинных отношений у сходного с *L. naticoides* по размерам переднежаберного моллюска *Bithynia troschelii* (Paasch, 1842) было показано, что даже при отсутствии заметной смертности моллюсков под влиянием трематод, может иметь место негативное влияние редий и спороцист на развитие самок хозяина и количество производимых ими нормально развитых эмбрионов [Serbina, 2015]. В целом, сравнительный анализ видового разнообразия трематод в пределах поселения *L. naticoides* из верхнего участка Угличского вдхр. показал, что даже в акватории одного водоёма для разных биотопов, занимаемых *L. naticoides*, может быть характерен свой набор доминирующих видов трематод с существенными различиями в значениях встречаемости. Безусловно, в других реках-притоках верхневолжских водохранилищ, имеющих иную структуру биоценоза или поселения *L. naticoides* с отличной от выявленной нами размерно-возрастной структурой, процесс формирования сообществ трематод может отличаться от описанного в данной работе.

Заключение

Благодаря формированию крупного постоянного поселения *L. naticoides* в открытой части верхнего участка Угличского вдхр. сложились хорошие условия для развития

локальных очагов сразу нескольких гельминтов. Сравнительно стабильная численность этого поселения существенно повышает и вероятность дальнейшего расселения в регионе как *L. naticoides*, так и ассоциированных с ним видов трематод. В частности, в случае появления новых крупных поселений *L. naticoides* в открытой части расположенного выше в каскаде Иваньковского вдхр. может существенно увеличиться зона распространения сангвиниколёза, вызываемого *S. volgensis*. Судя по полученным для устья р. Дубна данным, расселение *L. naticoides* по некоторым притокам верхневолжских водохранилищ может не сопровождаться столь серьёзным ухудшением паразитологической ситуации. Однако, учитывая реофильность этого моллюска, нельзя исключить и возможность появления новых локальных поселений *L. naticoides* с более высоким, по сравнению с выявленным нами, уровнем заражённости в приустьевых участках или среднем течении любых других достаточно крупных рек-притоков. Роль подобных локальных поселений *L. naticoides* в увеличении общей численности популяций отдельных видов трематод может зависеть от совокупности целого ряда биотических и абиотических факторов. Например, степень успешности каждого рассмотренного нами вида трематод явно определяется плотностью популяций всех возможных промежуточных и дефинитивных хозяев. Кроме того, рост численности популяций некоторых трематод может быть ограничен способностью их церкарий находить хозяев в условиях биотопов с повышенной проточностью.

Благодарности

Авторы благодарны за помощь в сборе значительной части проб экипажу НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автoref. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. DOI: 10.31857/S9785907036185000001
- Bij de Vaate A., Van Eerden A. Short term colonization and subsequent extinction of a population of *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae) in the IJsselmeer, The Netherlands // Basteria. 1990. Vol. 54. P. 217–226.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. DOI: 10.1139/F02-098
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // The Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. No. 4. P. 575–583. DOI: 10.2307/3284227
- Butkus R., Šidagyte E., Rakauskas V., Arbačiauskas K. Distribution and current status of nonindigenous mollusc species in Lithuanian inland waters // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. No. 1. P. 95–103. DOI: 10.3391/ai.2014.9.1.08
- Falniowski A. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda) // Folia Malacologica. 1987. Vol. 1. No. 1. P. 11–122. DOI: 10.12657/folmal.001.001
- Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. No. 2. P. 136–139. DOI: 10.1007/s11184-008-2010-8
- Molnár K., Gibson D.I., Majors G., Székely C., Sándor D., Cech G. Malformations of the gill filaments of the ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) (Pisces) caused by echinostomatid metacercariae // Journal of Fish Diseases. 2016. Vol. 39. P. 1357–1367. DOI: 10.1111/jfd.12469
- Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France) // Annales de Limnologie – International Journal of Limnology. 2007. Vol. 43. No. 1. P. 53–59. DOI: 10.1051/limn:2007027
- Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V.P., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 110–126. DOI: 10.1897/IEAM_2008-034.1
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165
- Petkevičiūtė R., Stanevičiūtė G., Stunžėnas V. Exploring species diversity of lissorchiid trematodes (Digenea: Lissorchiidae) associated with the gravel snail, *Lithoglyphus naticoides*, in European freshwaters // Journal of Helminthology. 2020. Vol. 94. P. 152. DOI: 10.1017/S0022149X2000036X
- Serbina E.A. The effect of trematode parthenites on the individual fecundity of *Bithynia troscheli* (Prosobranchia: Bithyniidae) // Acta Parasitologica. 2015. Vol. 60. No. 1. P. 40–49. DOI: 10.1515/ap-2015-0006
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kiseliénė V. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinocasmus* sp. cercaria // Ekologija. 2008. Vol. 54. No. 4. P. 251–255. DOI: 10.2478/v10055-008-0037-6
- The river Volga and its life / Edited by F.D. Mordukhai-Boltovskoi. Hague; Boston; London: Springer, 1979. 473 p. DOI: 10.1002/iroh.19800650315
- Tyutin A.V., Izvekova G.I. Infections of mollusks and fish by the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and its interrelations with intermediate hosts // Inland Water Biology. 2013. Vol. 6. No 1. P. 52–56. DOI: 10.1134/S1995082912030157
- Tyutin A.V., Medyatseva E.N. Parasites of nonindigenous aquatic species in the Upper Volga reservoirs // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-6: Sixth International Symposium. Book of abstracts / Edited by Yu. Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V.G. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 232.
- Tyutin A.V., Medyatseva E.N., Morozova D.A., Tyutin V.A. The dynamics of trematode occurrence in two permanent settlements of the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) at the northeastern border of its range // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 537–543. DOI: 10.1134/S2075111722040130

- Tyutin A.V., Slyko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.S., Yakovleva A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 4. P. 313–322. DOI: 10.1134/S2075111710040090
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/s2075111716020144
- Yanygina L.V. Regional features of alien macroinvertebrate invasion into the water ecosystems of the Ob River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. No. 3. P. 384–390. DOI: 10.1134/S1995425516030161
- Zhokhov A.E., Molodozhnikova N.M., Pugacheva M.N. Dispersal of invading trematodes *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) and *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opecoelidae) in the Volga // Russian Journal of Ecology. 2006. Vol. 37. No. 5. P. 363–365. DOI: 10.1134/S1067413606050110
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

DISTRIBUTION PATTERN OF TREMATODES IN A LARGE SETTLEMENT OF THE PONTO-AZOV MOLLUSK *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) FROM THE UPPER SECTION OF THE UGLICH RESERVOIR (UPPER VOLGA BASIN)

© 2023 Tyutin A.V.^{a,*}, Morozova D.A.^{a, b, **}, Pryanichnikova E.G.^{a, ***}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, 152742, Russia

^b Darwin State Biosphere Nature Reserve, Borok, 162723, Russia

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **darya.a.morozova@gmail.com; ***pryanichnikova_e@ibiw.ru

The Ponto-Azov gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) naturalized in the Uglich Reservoir relatively recently (in 2013–2015). The main objective of this study is a comparative analysis of the species diversity and structure of trematode communities in different biotopes, occupied by *L. naticoides* after the initial phase of its spread in the upper section of this water body (downstream the city of Dubna), characterized by a complex hydrological regime. Approximate coordinates of the geographical center of the large settlement of *L. naticoides* are 56°53'N, 37°25'E. It is found that by 2019–2021 the average density of *L. naticoides* in this settlement reached a consistently high value of about 450 ind./m². Judging by the variability of shell height in adult mature *L. naticoides* individuals, even within the same settlement, optimum habitat conditions for this mollusk differ significantly in different biotopes. In a comparative aspect, data from two main hydrobiological sampling locations are considered: in the open part of the reservoir and at the mouth of a large tributary – the Dubna River. It is shown that at both locations the species composition of trematodes in *L. naticoides* is similar and includes, in particular, parthenitae of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (=*Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928). However, *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929) parthenitae, dominant in *L. naticoides* in the open part of the reservoir, is not found in the sample of mollusks from the mouth of the Dubna River. As compared to the sampling site in the open part of the reservoir, at the mouth of the Dubna River the level of infection with parthenitae of other species is significantly lower: *N. skrjabini* and *P. markewitschi* – 7 times, *Apophallus* spp. – 8 times, *Xiphidiocercaria* sp. – 13 times. The ratio of males to females among mature individuals of *L. naticoides* turns out to be close to 1:1, which is usual for many freshwater mollusks. In general, the high occurrence (the infection prevalence – the proportion of infected individuals in the host sample $P \pm SE$, %) in the open part of the reservoir indicates the presence of prerequisites for serious outbreaks of helminthoses: *Xiphidiocercaria* sp. (9.16±2.52%), *Apophallus* spp. (11.45±2.78%), *P. markewitschi* (7.63±2.32%), *N. skrjabini* (7.63±2.32%), *S. volgensis* (63.36±4.21%). At the same time, according to the data obtained, further spread of *L. naticoides* in some tributaries of reservoirs in the Upper Volga basin may not have such serious parasitological consequences.

Keywords: alien species, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, parasites, Trematoda, Uglich Reservoir, Upper Volga basin.

ОБНОВЛЁННЫЙ СПИСОК ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ РЕСПУБЛИКИ МОРДОВИЯ: ПУТЬ ОТ 2010 ДО 2023 ГОДА

©2023 Хапугин А.А.^{a, b, *}, Есина И.Г.^a, Силаева Т.Б.^c

^a Объединённая дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка «Смолинский», Саранск, 430005, Россия

^b Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003, Россия

^c Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, Саранск, 430005, Россия
e-mail: *hapugin88@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.02.2023. После доработки 02.05.2023. Принята к публикации 15.05.2023

Мониторинг и инвентаризация состава чужеродных видов растений – важный шаг к получению полной информации о биологическом разнообразии региона исследования. Опорной публикацией о составе чужеродной флоры Республики Мордовия ранее была монография «Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры)», опубликованная в 2010 г. Целью настоящего исследования стало обновление списка чужеродных видов флоры Республики Мордовия и каждого муниципального района на настоящий момент (февраль 2023 г.). Основное внимание было удалено видам (69 таксонов), которые пополнили чужеродную флору Республики Мордовия в 2010–2023 гг. и составлению полного перечня чужеродных видов растений. Наибольшее число новых видов было обнаружено в г. о. Саранск (29 видов), Темниковском (25 видов), Ромодановском (11 видов) и Ичалковском (10 видов) районах. Наибольшее число видов (74.6% от всех флористических новинок) является эргазио-фигофитами и ксено-эргазиофигофитами, уходящими из культуры в дикую природу. Основная часть ксенофитов не натурализуется (колонофиты и эфемерофиты). Четыре вида (*Amaranthus paniculatus*, *Dianthus chinensis*, *Rosa dumalis*, *R. pratorum*), ранее считавшиеся чужеродными, исключены из состава чужеродной флоры Республики Мордовия. Как результат инвентаризации, в настоящее время чужеродная флора Республики Мордовия включает 456 видов, относящихся к 271 роду и 70 семействам. Наибольшее число чужеродных видов отмечено в г. о. Саранск (342 вида), Рузаевском (272 вида) и Темниковском (244 вида) районах. Ельниковский (133 вида), Дубенский (132 вида), Атюрьевский (124 вида) и Большегнатовский (117 видов) районы включают наименьшее число видов, что, вероятно, связано с недооценкой чужеродной флоры районов и подчёркивает необходимость дополнительных специальных исследований. Списки чужеродной флоры Республики Мордовия и каждого муниципального района доступны в виде набора данных в Zenodo. Этот материал призван служить опорным справочным материалом для дальнейшего изучения чужеродной флоры Республики Мордовия.

Ключевые слова: биологические инвазии, Европейская Россия, инвазионный вид, муниципальный район, набор данных, флористические находки, центр изучения биоразнообразия, Черная книга, Zenodo.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-225-237

Введение

В настоящее время чужеродные виды стали значимым компонентом изменений окружающей среды [Pyšek et al., 2017; Essl et al., 2020], и рассматриваются как одна из причин утраты биоразнообразия в различных регионах мира [Le Roux et al., 2019]. Широкий спектр исследований посвящён оценке взаимосвязи видового богатства и инвазионной активности чужеродных видов с природными условиями или параметрами (видовым богатством, состоянием популяций и т. д.)abo-

ригенной флоры [Celesti-Grapow et al., 2006; Marini et al., 2009; Zhang et al., 2022]. Поскольку чужеродные виды обычно рассматриваются как спутники антропогенных изменений окружающей среды, их наибольшее видовое богатство коррелирует с интенсификацией землепользования, урбанизации и других процессов, изменяющих среду обитания. Так, к настоящему времени известно около 14 000 видов растений (3.9% всего разнообразия сосудистых растений в мире), натурализовавшихся вне первичного ареала [van Kleunen

et al., 2019] и около 2500 видов рассматриваются в качестве инвазионных [Pagad et al., 2015]. При этом затраты на противодействие инвазиям растений являются значительными, но в полной мере недооценёнными [Novoa et al., 2021]. Обязательным условием для проведения экономической оценки затрат и разработки мер противодействия инвазиям растений является накопление данных о видовом составе и особенностях пространственного распространения чужеродных растений [Latombe et al., 2016; Pyšek et al., 2018].

Во многих регионах России проводятся исследования состава чужеродной флоры, степени инвазионной активности растений на управляемых и особо охраняемых природных территориях (ООПТ) [Vinogradova et al., 2021]. В последние годы были выявлены состав чужеродных растений России и закономерности их распространения в 45 регионах (83% территории страны) в зависимости от антропогенной нагрузки на окружающую среду [Vinogradova et al., 2018]. В последние годы был уточнён состав инвазионных растений некоторых административных [Starodubtseva et al., 2014] и биogeографических [Vinogradova et al., 2020] регионов России; для некоторых регионов такие списки опубликованы в виде Черных книг региональных флор [Баранова и др., 2016; Чёрная книга..., 2016; Решетникова и др., 2019; Абрамова и др., 2021; Виноградова и др., 2021]. Был составлен топ-100 список инвазионных растений России [Петросян и др., 2018].

Среди регионов средней полосы Европейской России Республика Мордовия отличается высокой интенсивностью ботанических исследований и значительной изученностью флоры [Силаева и др., 2019]. Наиболее поздний актуальный список чужеродных растений Мордовии (387 видов) представлен в сводке о региональной флоре [Силаева и др., 2010]. Позднее был опубликован ряд работ, посвящённых чужеродным видам растений отдельных частей Мордовии [Silaeva, Ageeva, 2016], муниципальных районов [Борискина и др., 2021], ООПТ [Khapugin et al., 2013; Есина и др., 2022; Есина, Хапугин, 2022]. Были выявлены изменения доли чужеродных видов во флорах муниципальных районов Мордо-

вии за 2010–2022 гг. [Esina, Khapugin, 2022]. В 2022 г. была опубликована работа, цель которой – осветить изменения в чужеродной флоре Мордовии в 2000–2020 гг. [Письмаркина, Силаева, 2022]. Однако данная работа не содержит в себе списка видов ни для всей Мордовии, ни для отдельных муниципальных районов. Поэтому на основании данной работы сложно судить о составе чужеродной флоры региона. Что более важно, до сих пор не опубликован полный обновлённый список, учитывающий флористические находки чужеродных видов растений 2010–2023 гг. и распространение видов по муниципальным районам Мордовии.

В связи с этим целью настоящего исследования явилась оценка современного состояния чужеродной флоры Республики Мордовия, учитывающая все доступные источники данных. Задачами настоящего исследования стали характеристика чужеродной флоры Мордовии с оценкой распространения и встречаемости видов в регионе, а также подведение итогов изучения чужеродной флоры региона до 2023 г. включительно.

Материалы и методы

Республика Мордовия располагается в центре Европейской России на границе лесостепной и лесной природных зон. Северную и западную части Мордовии занимают преимущественно хвойные и смешанные леса. Широколиственные леса распространены в центральной и восточной части региона. Лесостепные ландшафты преобладают в восточной и юго-восточной частях Республики. Регион включает 23 муниципальных района, в том числе городской округ (г. о.) Саранск (рис. 1) [Ямашкин, 2012].

Работа Силаевой и др. [2010] была использована в качестве основной публикации, включающей данные о чужеродной флоре Республики Мордовия. Чтобы выявить дополнения к видовому составу флоры каждого муниципального района, мы изучили и проанализировали все опубликованные на настоящий момент (февраль 2023 г.) работы о флоре и флористических находках Республики Мордовия. Были использованы публикации, перечисленные в приложении к статье Esina,



Рис. 1. Карта административно-территориального деления Республики Мордовия (Россия) и положение региона в Европе. Обозначения: — граница Республики Мордовия, — границы муниципальных районов, — автомобильные дороги, — железные дороги, — территория Республики Мордовия на карте Европы.

Khapugin [2022], а также несколько позднее опубликованных работ [Силаева и др., 2022; Хапугин и др., 2022, 2023; Ершкова и др., 2023; Есина и др., 2023]. Примечательно наличие в некоторых муниципальных районах растений, рассматриваемых как «локально чужеродные». Это виды, чьи местонахождения в Мордовии находятся в пределах естественного ареала, но локально признанные интродуцированными видами. Наиболее яркими примерами являются Мордовский заповедник и национальный парк «Смольный», для территории которых чужеродными признаны такие культивируемые и найденные вне места культуры виды, как *Acer campestre* L., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Prunus spinosa* L., *Rosa canina* L., *Rosa subcanina* (Christ) Dalla Torre & Sarnth., *Scilla siberica* Andrews [Есина и др., 2022] и *Acer tatarica* L., *Rosa subcanina* [Есина и др., 2023], соответственно. Поскольку эти виды являются аборигенными для Республики Мордовия, они не рассматривались при характеристике флоры в настоящем исследовании. В список чужеродной флоры включены некоторые виды, распространённые в регионе ранее, но в настоящее время не регистрируемые. Среди них *Agrostemma githago* L. – сегетальный сорняк, который до 1970-х гг. был широко распространён и зарегистрирован во всех муниципальных районах. В

настоящее время в Республике Мордовия, как и на большей части территории России, исчез. Похожая ситуация во флоре Мордовии у *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert. Но мы не исключаем возможности новых находок этих чужеродных видов в Республике в дальнейшем, в том числе потому, что в последние годы появились яркие декоративные формы этих сорных растений.

Итоговые списки видов чужеродной флоры Республики Мордовия и каждого региона доступны на Zenodo [Khapugin et al., 2023]. Объём и систематическое положение таксонов приняты в соответствии с таковыми в работе Силаевой и др. [2010]. Для удобства приведены названия чужеродных видов Республики Мордовия согласно международной базе данных POWO [2023], несмотря на то, что для ряда таксонов нами не были обнаружены опубликованные основания таксономических изменений (например, *Oenothera rubricaulis* Klebahn. или *Parthenocissus inserta* (A.Kern.) Fritsch). Дано характеристика чужеродных видов по времени и вектору инвазии и степени натурализации, в которой мы придерживались терминологии согласно Барановой и др. [2018]. По времени инвазии выделены кенофиты (чужеродные виды, появившиеся на территории Европейской России с XVII в. по настоящее время) и архео-

фиты (чужеродные растения, появившиеся на территории Европейской России до конца XVI в.). По вектору инвазии выделены группы ксенофитов (виды, непреднамеренно или случайно интродуцированные в результате хозяйственной деятельности, на новую территорию из естественного ареала), эргазиофигофитов (преднамеренно интродуцированные ранее виды, «ушедшие» из культуры и расселяющиеся самостоятельно) и ксено-эргазиофигофитов (виды, которые проникают на территорию как в результате случайной (непреднамеренной) интродукции человеком в ходе его хозяйственной деятельности, так и «уходящие» из культуры и расселяющиеся самостоятельно без участия человека). По степени натурализации выделены группы агриофитов (видов, расселяющихся самостоятельно по естественным местообитаниям и способных внедряться в природные растительные сообщества, оставаясь там после прекращения воздействия человека), эпекофитов (видов, натурализовавшихся на антропогенно нарушенных местообитаниях и активно расселяющихся по ним), колонофитов (видов, длительное время удерживающихся в местах проникновения, и расселяющихся, преимущественно, вегетативно), эфемерофитов (видов, временно присутствующих на антропогенных и полуестественных местообитаниях в течение одного, двух или более лет; растения обычно не дают диаспор).

Полученные данные о чужеродной флоре Республики Мордовия были использованы для расчёта индекса Жаккара [Jaccard, 1901] для списков чужеродных видов муниципальных районов. С помощью коэффициента Пирсона была проведена оценка корреляции между средними значениями индекса Жаккара и показателями (число аборигенных видов, число чужеродных видов, доля чужеродных видов во флоре) для муниципальных районов Мордовии. Расчёты проведены с помощью программы PAST 4.09 [Hammer et al., 2001].

Результаты и обсуждение

Виды, исключаемые из чужеродной флоры Республики Мордовия

Amaranthus paniculatus L. был включён в список природной флоры Республики Мордо-

вия в 2010 г. [Силаева и др., 2010]. В 2020 г. *Amaranthus cruentus* L. был отмечен как вид, новый для флоры региона [Khapugin et al., 2020]. По мнению российских [Plantarium, 2023] и международных [POWO, 2023] таксономических источников данных, *A. paniculatus* является синонимом для *A. cruentus*. Поэтому мы считаем, что из двух видов в списке флоры Мордовии должен остаться *A. cruentus*; *A. paniculatus* рассматриваем в качестве его синонима.

Dianthus chinensis L. был ошибочно включён в чужеродную флору Республики Мордовия в 2020 г. [Khapugin et al., 2020] на основании наблюдения в iNaturalist.org её декоративного культивара, используемого в озеленении. Данный ресурс стандартизует таксономическое положение растений, согласно базе данных POWO [2023], где в синонимы к *D. chinensis* отнесён аборигенный вид флоры Республики Мордовия *D. fischerii* Spreng. [см. Силаева и др., 2010]. Проведённая ревизия наблюдений *D. chinensis* на iNaturalist.org показала, что все эти указания относятся к *D. fischerii* согласно Силаевой и др. [2010], сделаны в природных местообитаниях и не являются следствием дичания интродуцированного вида. Поэтому этот вид должен рассматриваться в составе аборигенной флоры Республики Мордовия.

Rosa dumalis Bechst. s.str. был приведён в качестве чужеродного вида во флоре Мордовии [Силаева и др., 2010], так как к 2010 г. в регионе вид был известен из единственного местонахождения в антропогенно нарушенном биотопе. Однако отмечено [Khapugin et al., 2021], что и в Мордовии, и в сопредельных регионах вид находится в пределах естественного ареала. Это подтверждается как данными о биотопической приуроченности [см. Хапугин, 2015], так и публикациями о флоре Пензенской и других регионов, где вид признан аборигенным, а также находками вида в естественных ненарушенных местообитаниях. Следовательно, *R. dumalis* исключается из чужеродной флоры и рассматривается в качестве аборигенного вида.

Rosa pratorum Sukacz. рассматривался в качестве самостоятельного чужеродного вида в работе Силаевой и др. [2010]. Одна-

ко ещё за шесть лет до этого было показано, что *R. pratorum* является разновидностью более широко распространённого [см. Khapugin et al., 2021] вида, а именно *Rosa glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr. var. *pubescens* Buzunova & Kamelin [Бузунова, Камелин, 2004]. Поэтому все местонахождения *R. pratorum* в Мордовии относятся к *R. glabrifolia*.

Чужеродные виды, впервые обнаруженные во флоре Республики Мордовия в 2010–2023 гг.

С учётом выше указанных изменений чужеродная флора Республики Мордовия представлена 456 видами из 271 рода и 70 семейств [Khapugin et al., 2023]. К ведущим семействам относятся Asteraceae (69 видов), Poaceae (52 вида), Rosaceae (42 вида), Brassicaceae (35 видов), Chenopodiaceae (23 вида), Fabaceae (20 видов), Polygonaceae (15 видов), Lamiaceae (14 видов), Apiaceae (13 видов), Caryophyllaceae (12 видов).

За период 2010–2023 гг. чужеродная флора пополнилась 67 видами сосудистых растений. Из них 50 являются эргазиофитами или ксено-эргазиофитами. Другими словами, пополнению чужеродной флоры Ре-

спублики Мордовия в 2010–2023 гг. на 74.6% способствовали находки интродуцированных видов, «ушедших» из культуры. В их число входят как эфемерофиты (например, *Adonis aestivalis* L., *Symphytum × uplandicum* Nyman.) и колонофиты (например, *Rubus occidentalis* L., *Rosa × majorugosa* Palmén & Hämet-Ahti.), так и натурализовавшиеся чужеродные виды, эпекофиты (например, *Padus serotina* (Ehrh.) Borkh., *Medicago × varia* Martyn.). Высокое значение дичающих интродуцированных видов в формировании природной чужеродной флоры было отмечено в разных регионах мира [Pyšek et al., 2002; Beans, Roach, 2015; Bagrikova, Skurlatova, 2021]. Многие растения, культивируемые в Республике Мордовия, не отмечены в списке флоры региона [Силаева и др., 2010]. Поэтому в дальнейшем возможны новые находки чужеродных видов, ушедших из культуры в Мордовии.

Наибольшее число дополнений к чужеродной флоре Республики Мордовия было сделано из г. о. Саранск (29 видов) и Темниковского (25 видов) района (рис. 2). Это относится с высоким видовым богатством чужеродных растений этих районов (рис. 2). Краудсорсинговые данные (полученные,

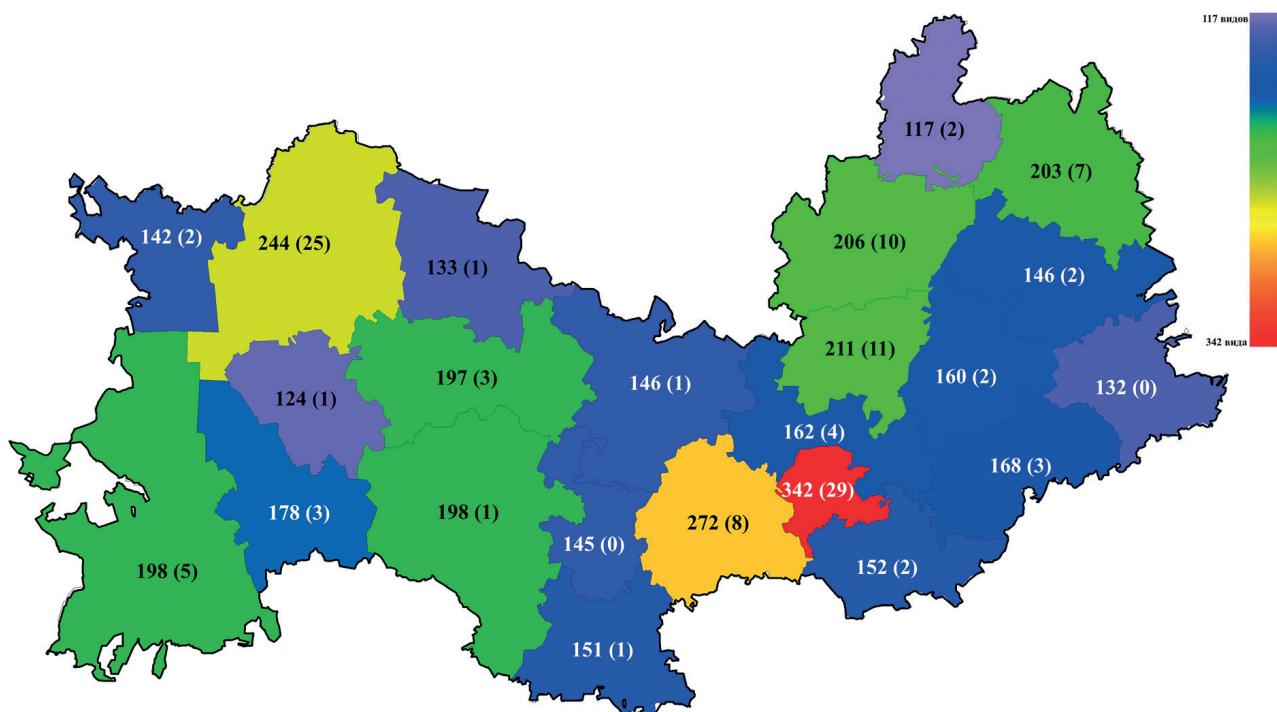


Рис. 2. Число чужеродных видов в каждом муниципальном районе Республики Мордовия. (Цвет контура соответствует числу видов в муниципальном районе, согласно цветовой шкале). В скобках указано число видов, впервые обнаруженных во флоре Республики Мордовия в 2010–2023 гг.

благодаря добровольному вкладу непрофессиональных любителей природы с использованием информационных технологий) о наблюдениях растений стали основой для дополнений к флоре Республики Мордовия [Khapugin et al., 2020] и отдельных муниципальных районов [Хапугин и др., 2021, 2022; Силаева и др., 2022].

Флористические находки непреднамеренно интродуцированных видов, ксенофитов, были сделаны преимущественно в городах (Саранск, Рузаевка, Ардатов, Красносльбодск) и/или вдоль транспортных путей [например, Письмаркина и др., 2020; Khapugin et al., 2020]. Большинство этих видов представляют собой ненатурализовавшиеся растения, относящиеся к группам эфемерофитов (например, *Lolium persicum* Boiss. & Hohen., *Solanum physalifolium* Rusby) и колонофитов (например, *Sorghum halepense* (L.) Pers., *Atriplex patens* (Litv.) Iljin.). Исключение составляют виды-эпекофиты (*Lemma minuta* Humb. Bonpl. & Kunth., *Amaranthus powellii* S.Watson, *Oenothera villosa* Thunb.), которые формируют устойчивые популяции в известных местонахождениях; растения активно цветут и плодоносят.

Наибольшее число местонахождений чужеродных видов выявлено в г. о. Саранск, Темниковском и Ичалковском районах, являющихся центрами изучения биоразнообразия (ЦИБР) в Мордовии. Эта особенность была отмечена и при анализе числа местонахождений видов Красной книги [Khapugin, Silaeva, 2020]. «Эпицентрами» изучения биоразнообразия были признаны Мордовский заповедник в Темниковском районе; национальный парк «Смольный» в Ичалковском районе; Мордовский государственный университет и Мордовский государственный педагогический институт в г. о. Саранск. Действительно, находки в Темниковском и Ичалковском районах были сделаны преимущественно сотрудниками ФГБУ «Заповедная Мордовия» [например, Есина и др., 2021; Esina et al., 2021; Verkhozina et al., 2022]; в г.о. Саранск новые виды были выявлены преимущественно сотрудниками Мордовского университета [например, Письмаркина и др., 2020; Силаева и др., 2020]. Следовательно, высокая роль

ЦИБР в изучении разнообразия растений может быть отнесена как к угрожаемым, так и к чужеродным видам растений.

Характеристика чужеродной флоры Республики Мордовия

Результатом активных ботанических исследований в Республике Мордовия стали находки видов сосудистых растений, новых для флоры региона [например, Письмаркина и др., 2020; Силаева и др., 2020; Есина и др., 2021; Esina et al., 2021; Verkhozina et al., 2022] и отдельных муниципальных районов [см. Есина, Хапугин, 2022; Силаева и др., 2022]. Большинство этих видов известны из 1–5 муниципальных районов Мордовии, за редким исключением (*Medicago × varia* Martyn). Говоря о чужеродной флоре в целом, можно отметить высокую долю видов, известных в 2–5 муниципальных районах (таблица). В 10–22 районах отмечены немногие виды, в то время как 108 видов известны во всех муниципальных районах Республики Мордовия. Большое число видов (123; 27.0% от всей чужеродной флоры) отмечено из единственного муниципального района (таблица). На рис. 2 видно, что видовое богатство чужеродных видов неравномерно распределено по районам. Но насколько сходен видовой состав этих флористических комплексов? Для ответа на этот вопрос нами были рассчитаны значения индекса Жаккара для районов Республики Мордовия, использованные для построения дендрограммы (рис. 3).

Дендрограмма рис. 3 показывает, что наибольшее сходство флористического состава наблюдается для районов с наибольшим числом чужеродных видов (см. рис. 2). Умозрительно нами была предположена связь между средними значениями индекса Жаккара для каждого района и числом видов в его флоре. В этой связи нами были рассчитаны средние значения индекса Жаккара, полученные для каждого района для оценки связи этого показателя с некоторыми флористическими показателями (рис. 4).

Действительно, мы обнаружили сильную достоверную отрицательную корреляцию ($r = -0.90$, $p < 0.05$) между средним значением индекса Жаккара для района и долей чуже-

Таблица. Число чужеродных видов, известных из 1–23 муниципальных районов Республики Мордовия

Число районов	Число видов	Виды Чёрной книги флоры Средней России [Виноградова и др., 2010]
B 1 районе	123	—
B 2 районах	50	<i>Amelanchier alnifolia</i> (Nutt.) Nutt., <i>Euphorbia peplus</i> L., <i>Reynoutria × bohemica</i> Chrtk & Chrtková
B 3 районах	26	<i>Impatiens parviflora</i> DC., <i>Reynoutria japonica</i> Houtt.
B 4 районах	24	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq., <i>Solidago gigantea</i> Ait., <i>Sympyrum caucasicum</i> Bieb.
B 5 районах	15	—
B 6 районах	15	<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv., <i>Elaeagnus angustifolia</i> L., <i>Festuca trachyphylla</i> (Hack.) Krajina, <i>Juncus tenuis</i> Willd., <i>Oxalis stricta</i> L.
B 7 районах	13	<i>Aster salignus</i> Willd., <i>Epilobium pseudorubescens</i> A. Skvorts.
B 8 районах	11	<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br.
B 9 районах	11	<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl., <i>Hippophae rhamnoides</i> L., <i>Populus alba</i> L.
B 10 районах	7	<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski, <i>Sisymbrium volgense</i> Bieb. ex Fourn., <i>Solidago canadensis</i> L.
B 11 районах	10	—
B 12 районах	8	<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch, <i>Galinsoga ciliata</i> (Rafin.) Blake, <i>Herculum sosnowskyi</i> Manden.
B 13 районах	10	<i>Oenothera biennis</i> L.
B 14 районах	6	<i>Cyclachaena xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen., <i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh., <i>Senecio viscosus</i> L.
B 15 районах	6	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L., <i>Galinsoga parviflora</i> Cav., <i>Hordeum jubatum</i> L.
B 16 районах	4	—
B 17 районах	3	<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.
B 18 районах	2	<i>Bidens frondosa</i> L.
B 19 районах	2	<i>Puccinellia distans</i> (L.) Parl., <i>Xanthium albinum</i> (Widd.) H. Scholz
B 20 районах	1	—
B 21 районе	0	—
B 22 районах	1	<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & Gray
B 23 районах	108	<i>Acer negundo</i> L., <i>Amaranthus albus</i> L., <i>Amaranthus retroflexus</i> L., <i>Atriplex tatarica</i> L., <i>Chamomilla suaveolens</i> (Pursh) Rydb., <i>Elodea canadensis</i> Michx., <i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn., <i>Erigeron canadensis</i> L., <i>Helianthus tuberosus</i> L., <i>Impatiens glandulifera</i> Royle, <i>Lepidium densiflorum</i> Schrad.

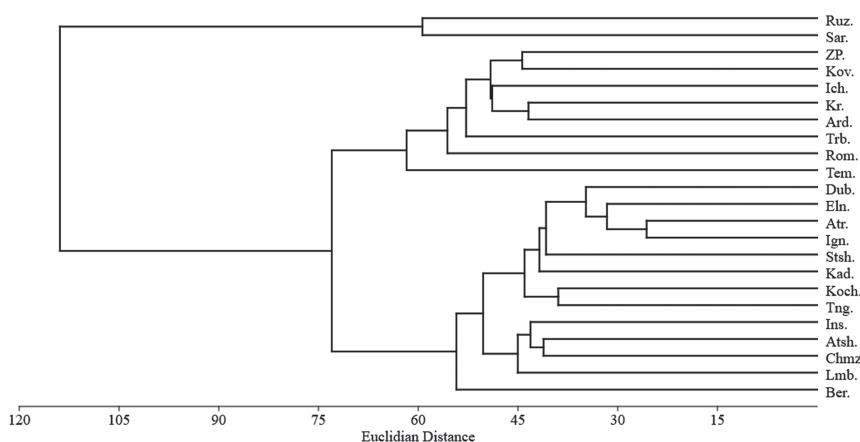


Рис. 3. Дендрограмма (метод Уорда, евклидово расстояние; коэффициент кофенетической корреляции: 0.875) видового сходства чужеродных флор муниципальных районов Республики Мордовия на основании индекса Жаккара. Обозначения названий районов: Ard. – Ардатовский, Atr. – Атюрьевский, Atsh. – Атяшевский, Ber. – Большеберезниковский, Dub. – Дубенский, Eln. – Ельниковский, ZP. – Зубово-Полянский, Ign. – Большеигнатовский, Ins. – Инсарский, Ich. – Ичалковский, Kad. – Кадошкинский, Kov. – Ковылкинский, Koch. – Кочкуровский, Kr. – Краснослободский, Lmb. – Лямбирский, Rom. – Ромодановский, Ruz. – Рузаевский, Stsh. – Старошайговский, Tem. – Темниковский, Tng. – Теньгушевский, Trb. – Торбеевский, Chmz. – Чамзинский, Sar. – г. о. Саранск.

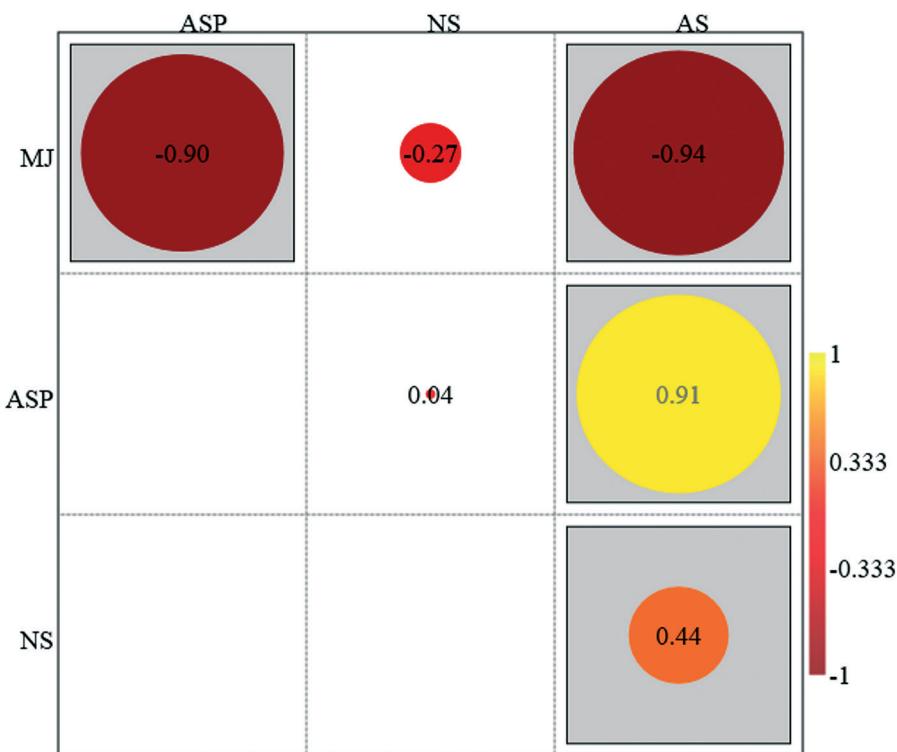


Рис. 4. График величины корреляции (коэффициент Пирсона) между средним значением индекса Жаккара каждого района (MJ), долей чужеродных видов во флоре района (ASP), числом аборигенных (NS) и чужеродных (AS) видов во флорах районов Республики Мордовия. Статистически достоверные ($p < 0.05$) значения отмечены серыми квадратами.

родных видов во флоре районов Республики Мордовия (взятой из работы Esina, Khapugin [2022]). Закономерно аналогичный результат ($r = -0.94$, $p < 0.05$) был получен для взаимосвязи между средним значением индекса Жаккара и числом чужеродных видов во флоре района. Была обнаружена положительная умеренная ($r = 0.44$), но статистически значимая ($p < 0.05$) корреляция между числом аборигенных и чужеродных видов. Примечательно, что для регионов российской Арктики [Morozova, Tishkov, 2021] или флоры Рима [Celesti-Grapow et al., 2006] значимая взаимосвязь не была выявлена. В то же время для заповедников Китая умеренной зоны [Zhang et al., 2017] или для флоры провинции Тренто в Италии [Marini et al., 2009] была также выявлена статистически значимая взаимосвязь между видовым богатством чужеродных и аборигенных видов.

Полученные результаты о сходстве чужеродных флор муниципальных районов отчасти согласуются с числом чужеродных видов, известных только из 1–2 районов [Khapugin et al., 2023]. Эти виды формируют уникальность

чужеродной флоры района. Наибольшее число их отмечено в г. о. Саранск (78 видов) и Рузаевском (38 видов) районе, формирующих обособленный кластер дендрограммы на рис. 3. С другой стороны, не отмечено ни одного уникального вида, известного только в Атюрьевском, Большеингнатовском, Дубенском, Ельниковском, Кадошкинском, Старошайговском, Теньгушевском или Чамзинском районах [Khapugin et al., 2023], которые на рис. 3 формируют единый субклuster с рядом других районов, характеризующихся низкой долей чужеродных видов во флоре (см. Fig. 1 в работе Esina, Khapugin [2022]). Таким образом, наличие таких, «уникальных», чужеродных видов отчасти объясняет уникальность видового состава всей чужеродной флоры района.

Признаётся, что виды, включённые в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010], являются наиболее агрессивными и широко распространёнными в регионах средней полосы Европейской России. Однако во флоре Мордовии не все эти виды имеют широкое распространение. Толь-

ко 11 видов Чёрной книги флоры Средней России [Виноградова и др., 2010] известны во всех муниципальных районах Республики Мордовия (таблица). Почти все остальные инвазионные виды Чёрной книги [Виноградова и др., 2010] встречаются в относительно равной степени (1–6 видов) как в двух (*Reynoutria × bohemica* Chrtek & Chrtková, *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt.), так и в 6 (*Cardaria draba* (L.) Desv., *Juncus tenuis* Willd., *Oxalis stricta* L.) или 22 (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray) районах. Примечательно, что *Impatiens parviflora* DC., *Juncus tenuis* Willd., *Bidens frondosa* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden. и другие наиболее распространённые инвазионные виды России [см. Vinogradova et al., 2018] известны не изо всех муниципальных районов Республики Мордовия. В одних случаях (например, *Elaeagnus angustifolia* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Impatiens parviflora*), мы предполагаем объективно более низкую инвазионную активность и более узкое распространение инвазионных видов Чёрной книги [Виноградова и др., 2010] в Республике Мордовия. В других случаях (например, *B. frondosa*), можно предположить недостаточную изученность территории отдельных районов. Это подтверждается данными о видовом богатстве флор муниципальных районов. Так, во флоре Республики Мордовия 108 видов отмечены во всех районах [Khapugin et al., 2023]. В этой связи, чужеродная флора Инсарского (151 вид), Старошайговского (146), Кадошкинского (145), Кочкуровского (152), Теньгушевского (142), Ельниковского (133), Дубенского (132), Атюрьевского (124) и Большеигнатовского (117 видов) районов включает небольшое (от 9 до 43) число видов, известных не во всех районах, несмотря на сеть железных и шоссейных дорог на их территориях. Мы предполагаем, что в перечисленных районах чужеродная флора остаётся всё ещё недостаточно изученной. Отсутствие мер по предотвращению и борьбе с биологическими инвазиями нередко приводит к формированию устойчивых популяций инвазионных растений и дальнейшему расселению видов на сопредельные территории [McGeoch et al., 2010; Frehse et al., 2016]. Это подчёркивает актуальность продолжения

изучения чужеродной флоры региона, включая биологические и экологические особенности отдельных инвазионных растений.

Заключение

Подведение итогов инвентаризации чужеродной флоры Республики Мордовия за 2010–2023 гг. показало наличие 456 видов, относящихся к 271 роду и 70 семействам [Khapugin et al., 2023]. Десять ведущих семейств (Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Brassicaceae, Chenopodiaceae и др.) включают 295 видов, что составляет 64.7% от всей чужеродной флоры Республики Мордовия. Четыре вида (*Amaranthus paniculatus*, *Dianthus chinensis*, *Rosa dumalis*, *R. pratorum*), ранее рассматриваемых в качестве чужеродных [Силаева и др., 2010; Khapugin et al., 2013, 2020], были исключены из состава чужеродной флоры Республики Мордовия. За период 2010–2023 гг. чужеродная флора региона пополнилась 69 видами сосудистых растений. Наибольшее число новых видов представлено «беглецами» из культуры и находками вдоль транспортных путей (преимущественно, железных дорог), что подчёркивает ведущую роль человека в преднамеренной интродукции и во вселении чужеродных видов растений в сильно нарушенные растительные сообщества Республики Мордовия. Можно предположить дальнейшее увеличение числа чужеродных видов, в первую очередь, за счёт культивируемых растений, уходящих из культуры. Наиболее богатая чужеродная флора отмечена для г. о. Саранск (342 вида), Рузаевского (272 вида) и Темниковского (244 вида) районов. С другой стороны, мы предполагаем, что в ряде муниципальных районов (например, Ельниковский, Дубенский, Атюрьевский, Большеигнатовский) чужеродная флора недостаточно выявлена. Отмечена недостаточная степень изученности распространения ряда инвазионных видов Чёрной книги флоры Средней России [Виноградова и др., 2010] в Республике Мордовия.

Важным итогом настоящей работы стал набор данных о видовом составе чужеродной флоры всей Республики Мордовия и каждого муниципального района. Настоящая работа призвана послужить опорным справочным

материалом для дальнейшего изучения чужеродных видов Мордовии. Подготовленный набор данных на русском и английском доступен в Zenodo [Khapugin et al., 2023].

Финансирование работы

Исследования проведены при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ, проект FEWZ-2020-0009 и в рамках госзадания Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации по теме НИР №5-22-31-3.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.А., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Чёрная книга Республики Башкортостан. М.: КМК, 2021. 174 с.
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н., Колдомова Е.А., Маркова Е.М., Пузырёв А.Н. Чёрная книга флоры Удмуртской Республики. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2016. 68 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. 4–22. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10031
- Борискина Н.С., Учеваткина Ю.П., Силаева Т.Б. Чужеземные виды растений Атяшевского района Республики Мордовия // Материалы XXIV научно-практической конференции молодых учёных, аспирантов и студентов Национального исследовательского Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарёва: В 3-х частях (Саранск, 19–21 мая 2021 г.). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2021. С. 163–169.
- Бузунова И.О., Камелин Р.В. Виды рода *Rosa* L. (Rosaceae) секции *Cinnamomeae* DC. во флоре Кавказа // Новости систематики высших растений. 2004. Т. 36. С. 112–122.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: Инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного Федерального Округа. М.: КМК, 2021. 510 с.
- 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.
- Ершкова Е.В., Есина И.Г., Хапугин А.А. Флористические находки в Мордовском государственном заповеднике (Европейская Россия) в 2022 году // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2023. Вып. 32. С. 141–158.
- Есина И.Г., Хапугин А.А. Список чужеземной флоры национального парка «Смольный» (Россия) // Труды национального парка «Смольный». 2022. № 6. С. 3–18.
- Есина И.Г., Хапугин А.А., Ершкова Е.В. Чужеземная флора Мордовского государственного природного заповедника (Россия) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2022. Т. 16 (1). С. 5–60. DOI: 10.24411/2072-8816-2022-16-1-5-60
- Есина И.Г., Хапугин А.А., Ершкова Е.В. Новые данные о флоре национального парка «Смольный» (Россия) // Труды национального парка «Смольный». 2023. Вып. 7. С. 3–18.
- Есина И.Г., Хапугин А.А., Есин М.Н., Попов С.Ю. Новые данные о сосудистых растениях Мордовского государственного заповедника (Россия) // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2021. Т. 27. С. 15–38.
- Петросян В.Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Хляп Л.А., Рожнов В.В., Осипов Ф.А., Кривошеина М.Г., Фенёва И.Ю., Решетников А.Н., Башинский И.В., Омельченко А.В., Неймарк Л.А., Озерова Н.А., Морозова О.В., Бобров В.В., Березина Н.А., Варшавский Ал. А., Виноградова Ю.К., Везов Д.А., Воронин В.И., Гололобова М.А., Губанова А.Д., Гусев А.А., Гусева Д.О., Дгебуадзе П.Ю., Дергунова Н.Н., Загородняя Ю.А., Залота А.К., Звягинцев А.Ю., Зиброва М.Г., Зиновьева С.В., Карабанов Д.П., Корнева Л.Г., Косьян А.Р., Кузнецов Д.Н., Куранова В.Н., Мищенко А.Л., Морозова Т.И., Орлова М.И., Осколков В.А., Ревков Н.К., Скарлато С.О., Солдатов А.А., Сотская М.Н., Телеш И.В., Финенко Г.А., Черпаков В.В., Шиганова Т.А. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Письмаркина Е.В., Силаева Т.Б. Чужеродные сосудистые растения Республики Мордовия: современный состав и его изменения за последние два десятилетия (2000–2020) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15 (4). С. 20–35.
- Письмаркина Е.В., Чкалов А.В., Силаева Т.Б., Пакина Д.В. Флористические находки в Республике Мордовия и Пензенской области // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2020. Т. 125 (3). С. 49–51.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. Чёрная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга: Ваш Домъ, 2019. 342 с.
- Силаева Т.Б., Агеева А.М., Шкулёв А.А., Федашева Е.С. Флористические находки в Республике Мордовия и Нижегородской области в 2019 г. // Бюллетень

- МОИП. Отдел биологический. 2020. Т. 125 (3). С. 47–48.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г., Левин В.К., Майоров С.Р., Письмаркина Е.В., Агеева А.М., Варгот Е.В. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Силаева Т.Б., Лукиянов С.В., Моисеева П.А., Уразова Н.В., Синичкина А.Д., Есина И.Г., Федашева Е.С., Аникина Е.П., Бойнова Я.Ю., Ведякова Д.П., Письмаркина Е.В., Учеваткина Ю.П., Агеева А.М., Хапугин А.А. Дополнения к чужеземной флоре Республики Мордовия (Европейская Россия) // Полевой журнал биолога. 2022. Т. 4 (2). С. 95–118.
- Силаева Т.Б., Письмаркина Е.В., Агеева А.М., Ершкова Е.В., Кирюхин И.В., Хапугин А.А., Чугунов Г.Г. Материалы к флоре Республики Мордовия // Структура, динамика и функционирование природно-социально-производственных систем: наука и практика. Саранск, 2019. С. 46–55.
- Хапугин А.А. Род *Rosa* L. в бассейне реки Мокша: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2015. 160 с.
- Хапугин А.А., Есина И.Г., Ершкова Е.В., Лукиянов С.В., Чугунов Г.Г., Паршина Д.А., Хапугина С.В., Лапшина О.В., Калинкина А.В. Флористические дополнения к материалам Красной книги Республики Мордовия // Полевой журнал биолога. 2022. №4 (4). С. 282–292. DOI: 10.52575/2712-9047-2022-4-4-282-292
- Хапугин А.А., Силаева Т.Б., Заварыкина А.В., Тяпухина М.А., Гурьянова А.С., Калинкина А.В., Кочеткова А.Н., Качанова К.В., Письмаркина Е.В., Конусова Д.А., Шляпкина В.И., Федашева Е.С., Бурдина Е.С., Муклецова Н.С., Панкова Е.С., Лукиянов С.В., Есина И.Г., Артюшкина А.А., Ермошкина Е.В., Крыгина М.А., Тимофеева А.А., Синичкина А.Д., Баранова А.Ю., Демушкина А.А., Борискина Н.С. Дополнения к флоре некоторых муниципальных районов Республики Мордовия: вклад «гражданской науки» // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2021. Вып. 26. С. 26–72.
- Хапугин А.А., Силаева Т.Б., Хапугина С.В., Агеева А.М., Лапшина О.В., Лукиянов С.В., Есина И.Г., Ершкова Е.В., Кирюхин И.В., Моисеева П.А., Паршина Д.А., Киреева М.А., Уразова Н.В., Синичкина А.Д. Дополнения к флорам муниципальных районов Республики Мордовия (Россия) // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2023. Вып. 32. С. 181–217.
- Чёрная книга флоры Сибири / Ред. Ю.К. Виноградова, А.Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 440 с.
- Ямашкин А.А. Географический атлас Республики Мордовия. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2012. 204 с.
- Bagrikova N.A., Skurlatova M.V. The Materials to the “Black Book” of the Flora of the Crimean Peninsula // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. P. 244–257. DOI: 10.1134/S207511721030036
- Beans C.M., Roach D.A. An invasive plant alters phenotypic selection on the vegetative growth of a native congener // American Journal of Botany. 2015. Vol. 102 (2). P. 217–224. DOI: 10.3732/ajb.1400355
- Celesti-Grapow L., Pyšek P., Jarošík V., Blasi C. Determinants of native and alien species richness in the urban flora of Rome // Diversity and Distributions. 2006. Vol. 12 (5). P. 490–501. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2006.00282.x
- Esina I.G., Khapugin A.A. To what extent are Protected Areas freer of alien plants than managed areas within biodiversity coldspots? A case study of the Mordovia State Nature Reserve, European Russia // Proceedings of the 2nd International Electronic Conference on Diversity (IECD 2022) “New Insights into the Biodiversity of Plants, Animals and Microbes” (15–31 March 2022). Basel, Switzerland: MDPI, 2022. DOI: 10.3390/IECD2022-12416
- Esina I.G., Khapugin A.A., Esin M.N., Sinichkina A.D., Silaeva T.B. Additions to the flora of the Republic of Mordovia, Russia // Contribuții Botanice. 2021. Vol. 56. P. 59–64. DOI: 10.24193/Contrib.Bot.56.6
- Essl F., Lenzner B., Bacher S., Bailey S., Capinha C., Daehler C., Dullinger S., Genovesi P., Hui C., Hulme P.E., Jeschke J.M., Katsanevakis S., Kühn I., Leung B., Liebold A., Liu C., MacIsaac H.J., Meyerson L.A., Nuñez M.A., Pauchard A., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Roy H.E., Ruiz G.M., Russell J.C., Sanders N.J., Sax D.F., Scalera R., Seebens H., Springborn M., Turbelin A., van Kleunen M., von Holle B., Winter M., Zenni R.D., Mattsson B.J., Roura-Pascual N. Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment // Global Change Biology. 2020. Vol. 26 (9). P. 4880–4893. DOI: 10.1111/gcb.15199
- Frehse F.A., Braga R.R., Nocera G.A., Vitule J.R.S. Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: Scientometric analysis and ecological interactions in Brazil // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. P. 3713–3725. DOI: 10.1007/s10530-016-1260-9
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4 (1). P. 9.
- Jaccard P. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura // Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. 1901. Vol. 37. P. 547–549.
- Khapugin A.A., Esina I.G., Silaeva T.B. The updated checklist of alien plant species in the Republic of Mordovia, European Russia [Data set] // Zenodo. 2023. DOI: 10.5281/zenodo.7664032
- Khapugin A.A., Silaeva T.B. The arrangement of threatened plants in Mordovia: the role of biodiversity research centers // Écoscience. 2020. Vol. 27 (3). P. 157–164. DOI: 10.1080/11956860.2020.1753293
- Khapugin A.A., Silaeva T.B., Fedasheva E.S., Tyapukhina M.A., Guryanova A.S., Shlyapkina V.I., Esina I.G., Kochetkova A.N., Konusova D.A., Mukletsova N.S., Pankova E.S., Timofeeva A.A. Additions to the vascular plant flora of the Republic of Mordovia (Russia): contribution of the iNaturalist platform // Contribuții Botanice. 2020. Vol. 55. P. 153–163. DOI: 10.24193/Contrib.Bot.55.11
- Khapugin A.A., Sołtys-Lelek A., Fedorochuk N.M., Mudashev A.A., Agafonov V.A., Kazmina E.S., Vasjukov

- V.M., Baranova O.G., Buzunova I.O., Teteryuk L.V., Dubovik D.V., Gudžinskas Z., Kukk T., Kravchenko A.V., Yena A.V., Kozhin M.N., Sennikov A.N. Taxon-level assessment of the data collection quality in *Atlas Florae Europaea*: insights from the case of *Rosa* (Rosaceae) in Eastern Europe // Nordic Journal of Botany. 2021. Vol. 39 (9). Article NJB12566. DOI: 10.1111/njb.03289
- Khapugin A.A., Vargot E.V., Chugunov G.G., Dement'eva A.E. Additions and Notes to the Alien Flora of the Mordovian State Nature Reserve // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4 (3). P. 200–207. DOI: 10.1134/S2075111713030041
- Latombe G., Pyšek P., Jeschke J.M., Blackburn T.M., Bacher S., Capinha C., Costello M.J., Fernández M., Gregory R.D., Hobern D., Hui C., Jetz W., Kumschick S., McGrannachan C., Pergl J., Roy H.E., Scalera R., Squires Z.E., Wilson J.R.U., Winter M., Genovesi P., McGeoch M.A. A vision for global monitoring of biological invasions // Biological Conservation. 2016. Vol. 213 (B). P. 295–308. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.06.013
- Le Roux J.J., Hui C., Castillo M.L., Iriondo J.M., Keet J.H., Khapugin A.A., Médail F., Rejmánek M., Theron G., Yannelli F.A., Hirsch H. Recent Anthropogenic Plant Extinctions Differ in Biodiversity Hotspots and Coldspots // Current Biology. 2019. Vol. 29 (17). P. 2912–2918. DOI: 10.1016/j.cub.2019.07.063
- Marini L., Gaston K.J., Prosser F., Hulme P.E. Contrasting response of native and alien plant species richness to environmental energy and human impact along alpine elevation gradients // Global Ecology and Biogeography. 2009. Vol. 18 (6). P. 652–661. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00484.x
- McGeoch M.A., Butchart S.H.M., Spear D., Marais E., Kleynhans E.J., Symes A., Chanson J., Hoffmann M. Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses // Diversity and Distributions. 2010. Vol. 16 (1). P. 95–108. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x
- Morozova O.V., Tishkov A.A. Alien Plant Species in the Russian Arctic: Spatial Patterns, Corridors, and Local Invasions // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12 (4). P. 377–386. DOI: 10.1134/S2075111721040093
- Novoa A., Moodley D., Catford J.A., Golivets M., Bufford J., Essl F., Lenzner B., Pattison Z., Pyšek P. Global costs of plant invasions must not be underestimated // NeoBiota. 2021. Vol. 69. P. 75–78. DOI: 10.3897/neobiota.69.74121
- Pagad S., Genovesi P., Carnevali L., Scalera R., Clout M. IUCN SSC invasive species specialist group: invasive alien species information management supporting practitioners, policy makers and decision takers // Management of Biological Invasions. 2015. Vol. 6 (2). P. 127–135. DOI: 10.3391/mbi.2015.6.2.03
- Plantarium. *Amaranthus cruentus* L. // Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide. 2023 // (<https://www.plantarium.ru/lang/en/page/view/item/2560.html>). Accessed on 01.02.2023.
- POWO. Plants of the World Online, 2023 // (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Accessed on 01.02.2023.
- Pyšek P., Meyerson L.A., Simberloff D. Introducing “Alien Floras and Faunas”, a new series in Biological Invasions // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. P. 1375–1376. DOI: 10.1007/s10530-017-1648-1
- 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., Pelser P.B., Seebens H., Shu W., 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. P. 203–274. DOI: 10.23855/preslia.2017.203
- Pyšek P., Sádlo J., Mandák B. Catalogue of alien plants of the Czech Republic // Preslia. 2002. Vol. 74. P. 97–186.
- Silava T.B., Ageeva A.M. Alien species in flora of the Moksha River basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7 (2). P. 182–188. DOI: 10.1134/S2075111716020120
- Starodubtseva E.A., Morozova O.V., Grigorjevskaja A.J. Materials for the Black Book of Voronezh Region // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. P. 206–216. DOI: 10.1134/S2075111714030114
- van Kleunen M., Pyšek P., Dawson W., Essl F., Kreft H., Pergl J., Weigelt P., Stein A., Dullinger S., König C., Lenzner B., Maurel N., Moser D., Seebens H., Kartesz J., Nishino M., Aleksanyan A., Ansong M., Antonova L.A., Barcelona L.A., Breckle S.W., Brundu G., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Conn B., de Sá Dechoum M., Dufour-Dror J.M., Ebel A.L., Figueiredo E., Fragman-Sapir O., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Jogan N., Krestov P., Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Nickrent D., Nowak A., Patzelt A., Pelser P.B., Shu W.S., Thomas J., Uludag A., Velayos M., Verkhosina A., Villaseñor J.L., Weber E., Wieringa J.J., Yazlik A., Zeddam A., Zyкова E., Winter M. The Global Naturalized Alien Flora (GloNAF) database // Ecology. 2019. Vol. 100 (1). Article e02542. DOI: 10.1002/ecy.2542
- Verkhosina A.V., Anisimov A.V., Beshko N.Yu., Biryukov R.Yu., Bondareva V.V., Chernykh D.V., Dorofeev N.V., Dorofeyev V.I., Ebel A.L., Efremov A.N., Erst A.S., Esanov H.K., Esina I.G., Fateryga A.V., Fateryga V.V., Fomenko V.A., Gamova N.S., Gaziev A.D., Glazunov V.A., Grabovskaya-Borodina A.E., Grigorenko V.N., Jabbarov A.M., Kalmykova O.G., Kapitonova O.A., Kechaykin A.A., Khapugin A.A., Kin N.O., Korolyuk A.Yu., Korolyuk E.A., Korotkov Yu.N., Kosachev P.A., Kozyr I.V., Kulagina M.A., Kulakova N.V., Kuzmin I.V., Lashchinskiy N.N., Lazkov G.A., Luferov A.N., Marchuk E.A.,

- Murtazaliev R.A., Olonova M.V., Ovchinnikova S.V., Ovchinnikov Yu.V., Pershin D.K., Peskova I.M., Plikina N.V., Pyak A.I., Pyak E.A., Salokhin A.V., Senator S.A., Shaulo D.N., Shmakov A.I., Shumilov S.V., Smirnov S.V., Sorokin V.A., Stepantsova N.V., Svirin S.A., Tajetdinova D.M., Tsarenko N.A., Vasjukov V.M., Yena A.V., Yepikhin D.V., Yevseyenkov P.E., Wang W., Zolotov D.V., Zyкова E.Yu., Krivenko D.A. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: new national and regional vascular plant records, 4 // Botanica Pacifica. 2022. Vol. 11 (1). P.: 85–108. DOI: 10.17581/bp.2021.10110
- Vinogradova Yu.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O.A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // Botanica Pacifica. 2020. Vol. 9 (1). P. 103–129. DOI: 10.17581/bp.2020.09107
- Vinogradova Y., Pergl J., Hejda M., Pyšek P., Essl F., van Kleunen M. Invasive alien plants of Russia: Insights from regional inventories // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. P. 1931–1943. DOI: 10.1007/s10530-018-1686-3
- Vinogradova Y.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S. Plant Invasion Research in Russia: Basic Projects and Scientific Fields // Plants. 2021. Vol. 10 (7). Article 1477. DOI: 10.3390/plants10071477
- Zhang Y., Leng Z., Wu Y., Jia H., Yan C., Wang X., Ren G., Wu G., Li J. Interaction between Nitrogen, Phosphorus, and Invasive Alien Plants // Sustainability. 2022. Vol. 14. Article 746. DOI: 10.3390/su14020746
- Zhang X., Wang H., Wang S., Wang R., Wang Y., Liu J. Factors Affecting Alien and Native Plant Species Richness in Temperate Nature Reserves of Northern China // Polish Journal of Ecology. 2017. Vol. 65 (4). P. 320–333. DOI: 10.3161/15052249PJE2017.65.4.002

THE UPDATED CHECK-LIST OF ALIEN PLANT SPECIES IN THE REPUBLIC OF MORDOVIA: A PATH FROM 2010 TO 2023

©2023 Khapugin A.A.^{a, b, *}, Esina I.G.^a, Silaeva T.B.^c

^a Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park “Smolny”, Saransk, 430005, Russia

^b Tyumen State University, Tyumen, 625003, Russia

^c National Research Ogarev Mordovia State University, Saransk, 430005, Russia

e-mail:[*hapugin88@yandex.ru](mailto:hapugin88@yandex.ru) (corresponding author)

The monitoring and inventory of the composition of alien plant species is an important step towards obtaining complete information about the biological diversity in a study area. By February 2023, the backbone reference on the alien flora composition in the Republic of Mordovia was the book “Vascular plants of the Republic of Mordovia (synopsis of flora)” published in 2010. This study was aimed to update the list of alien plant species for both the Republic of Mordovia and each municipal district by the nowadays (February 2023). The study was mainly focused on species (69 taxa) replenished the alien flora of the Republic of Mordovia in 2010–2023, and formation of the updated list of the alien flora of the region. The largest number of new species was found in the Saransk urban district (29 species), Temnikov district (25 species), Romodanovo district (11 species), and Ichalki district (10 species). The largest number of these species (74.6% of all floristic novelties) is ergasiophygophytes and xeno-ergasiophygophytes escaping to the wild. The main part of xenophytes is not naturalised plants (i. e. colonophytes and ephemeralophytes). Four species (*Amaranthus paniculatus*, *Dianthus chinensis*, *Malva neglecta*, *Rosa dumalis*, *R. pratorum*) previously considered as aliens in the Republic of Mordovia were excluded from the list of the alien flora. As a result of the study, the alien flora of the Republic of Mordovia currently includes 456 species from 271 genera and 70 families. The highest number of alien species was found in the Saransk urban district (342 species), Ruzaevka district (272 species), and Temnikov district (244 species). At the same time, floras of Elniki district (133 species), Dubenki district (132 species), Atyuryevo district (124 species), and Bolshoe Ignatovo district (117 species) include the lowest number of alien species. This is probably caused by an underestimation of their alien flora, and this fact underlines the need for additional special investigations of aliens. Lists of the alien flora of both the Republic of Mordovia and each municipal district are available as a dataset in Zenodo. This material is intended to serve as a backbone reference for further studies of the alien flora in the Republic of Mordovia.

Keywords: biodiversity research center, biological invasions, Black Data Book, dataset, European Russia, floristic records, invasive species, municipal district, Zenodo.

САМЫЕ ОПАСНЫЕ ИНВАЗИОННЫЕ ОКОЛОВОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ РОССИИ: АНСАМБЛЕВЫЕ МОДЕЛИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

© 2023 Хляп Л.А.*¹, Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А.,
Петросян В.Г.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия
e-mail: *khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023. После доработки 21.05.2023. Принята к публикации 27.05.2023

Представлены потенциальные ареалы трёх околоводных млекопитающих, входящих в перечень 100 самых опасных инвазионных видов России (канадский бобр, ондатра, американская норка). Созданы карты пригодных местообитаний видов путём ансамблевого моделирования пространственного распространения видов (eSDM) на основе глобальных данных точек находок в нативной и инвазионной частях ареалов, биоклиматических переменных, характеризующих текущий климат. Даны оценки эффективности построения ансамблевых моделей по сравнению с индивидуальными моделями (iSDM). Проанализированы последствия инвазий околоводных млекопитающих, рассмотрены особенности контроля численности и ограничения их распространения в будущем на территории России. Подытожены закономерности формирования инвазионной части ареала чужеродных околоводных млекопитающих и предсказаны регионы, подходящие для их дальнейшего расселения.

Ключевые слова: ондатра, канадский бобр, американская норка, SDM, ансамблевое моделирование, инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-238-271

Введение

Среди стратегических задач в области ограничения инвазий, которые были поставлены до 2020 г. на ушедшой в историю Айтинской конференции [CBD, 2010; OANO, 2011; QGABT, 2021] и модифицированы на период после 2020 г. в Куньминско-Монреальской рамочной программе в области биоразнообразия [Decision..., 2022; Kunming-Montreal..., 2022], особое место уделяется выделению приоритетных видов. Среди 10 приоритетных для территории России инвазионных видов млекопитающих [Самые опасные..., 2018] важное место занимают околоводные звери, нативный ареал которых лежит в Северной Америке. Это два вида из отряда грызунов: канадский бобр, *Castor canadensis* Kuhl, 1820, и ондатра, *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766), и один вид из отряда хищных: американская норка, *Neogale vision* (Schreber, 1777). В статье использовано современное родовое название американской норки – *Neogale vision* (Schreber, 1777), согласно новейшим исследованиям [Patterson et al., 2021]. Такое название

уже использует глобальный международный ресурс GBIF [2022].

Существенным драйвером для интродукции околоводных зверей была господствующая в советские годы парадигма обогащения фауны. Мех околоводных зверей характеризуется высоким качеством, и поэтому каждый из трёх видов представлял ценный пушной ресурс, тем более что высокая цена и спрос на пушнину сохранялись почти до конца XX в. К искусенному расселению пушных зверей по территории Северной Евразии приступили в первой трети XX в. Расселение околоводных животных было успешней, чем обитателей других биотопов [Насимович, 1972], что отчасти связано с почти свободными от млекопитающих водно-прибрежными местообитаниями в этот период. Евразийский бобр (*Castor fiber* L., 1758) к концу XIX в. почти повсеместно исчез: в Евразии оставалось лишь 11 удалённых друг от друга небольших локальных популяций, общей численностью около 1200 особей, из них на территории европейской части России – только одна (Вор-

ронежская) [Nolet, Rosell, 1998; Petrosyan et al., 2019a]. В то время численность выхухоли (*Desmana moschata* (L., 1759)) и европейской норки (*Mustela lutreola* (L., 1761)) была невысока, а к нашим дням этих зверей стало существенно меньше вплоть до полного исчезновения на большей части их первоначального ареала [Skumatov, Saveljev, 2006; Rutowskaya et al., 2017]. Выдра (*Lutra lutra* (L., 1758)) была и остаётся редким видом. Последние 3 вида в конце 2010-х гг. были включены в 35, 46 и 50 региональных Красных книг России, соответственно [Лисовский и др., 2019].

Занимая сходные биотопы, каждый из трёх инвазионных околоводных млекопитающих имеет свою историю расселения в Евразии и особенности инвазий. Динамика инвазий этих видов в некоторых регионах хорошо описана, например, для Карелии [Данилов, 2005; 2009]. Общая характеристика динамики инвазий отражена на обобщающих картах [Бобров и др., 2008; Самые опасные..., 2018; Neronov et al., 2008], которые учитывали региональные данные, карты растительности и ландшафтов России. Однако давность вселения в новые регионы большинства инвазионных видов невелика [Petrosyan et al., 2023], и важно знать не только регионы, уже заселённые видом (фактический или реализованный ареал), но и места пригодные для вида, но ещё не заселённые.

Центральное место в этой области занимают бурно развивающиеся в последние десятилетия теория и практика создания моделей пространственного распространения видов (species distribution models – SDMs) [Phillips et al., 2006, Thuiller et al., 2009, Bellard et al., 2013; Guisan et al., 2017]. Для создания адекватных моделей было важно появление систем спутниковой навигации (GPS), накопление качественных первичных данных о местах находок (TH) вида, не только в многочисленных разрозненных публикациях, но и в общедоступных глобальных базах данных, таких как GBIF. Широкое применение SDM в теоретических и практических работах стало возможным благодаря появлению открытых глобальных баз данных TH, биоклиматических переменных разного разрешения, а также совершенствованию математического

аппарата и соответствующего программного обеспечения.

Для инвазионных видов построение моделей распространения позволяет оценить пригодность местообитаний в разных частях видового ареала, в том числе и в инвазионной. Это даёт возможность выявить не только территории, уже освоенные инвайдерами, но и те, которые пока не заселены. Имеются различные подходы к созданию различных индивидуальных SDM-моделей и их объединения в ансамблевые модели. Наша работа касается применения ансамблевого подхода для изучения инвазионных видов [Петросян и др., 2021; Pridannikov et al., 2022]. Однако до сих пор в литературе не существует единого методического подхода и конкретных рекомендаций для применения ансамблевого моделирования и полноценного сравнительного анализа результатов его использования. Настоящая публикация заполняет этот пробел, обобщая новейшие опубликованные и собственные разработки этого направления.

Цель исследования – оценить эффективность применения ансамблевого подхода для изучения инвазионных видов, предсказать регионы, подходящие для дальнейшего расселения трёх околоводных видов млекопитающих *C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison*, и обобщить данные по динамике и последствиям инвазий этих видов.

Материалы и методы

Настоящая публикация содержит серию карт, построенных на основе создания ансамблевых моделей пространственного распространения видов (ensemble species distribution models – eSDMs). Карты показывают местообитания, с различной вероятностью пригодные для обитания вида. Они сконструированы для каждого из трёх околоводных видов в условиях текущего климата, охватывая российскую территорию. Фактическим материалом послужили подготовленные нами базы данных записей о местах регистрации видов (точках находок – ТН) в нативной и инвазионной частях ареала и данных о биоклиматических переменных окружающей среды. В последние годы для создания SDM-моделей чаще используют семь отличающихся

методов (далее индивидуальных моделей: iSDM). Они включают два регрессионных метода (GLM: general linear model – обобщённая линейная модель, GAM: general additive model – обобщённая аддитивная модель), 3 машинно-обучаемых метода (ANN: artificial neural network – искусственные нейронные сети, GBM: generalized boosting model – генерализованные бустинг модели, RF: random forest – «случайный лес»), один классификационный метод (FDA: flexible discriminant analysis – гибкий дискриминантный анализ) и один метод максимальной энтропии (MaxEnt) [Phillips et al., 2006; Thuiller et al., 2009]. Разработан также ансамблевый подход (eSDM), который объединяет прогнозы нескольких iSDM. Ансамблевые модели демонстрируют более высокую производительность и надёжность [Alabia et al., 2016; Tabor, Koch, 2021]. Важно, что при использовании ансамблевого моделирования дисперсия прогнозов становится меньше пропорционально количеству элементов ансамбля. Совокупность этих обстоятельств обусловила наш выбор: использовать ансамблевый подход для создания окончательных (результатирующих) моделей пространственного распространения видов.

Разработанный подход состоит из нескольких шагов: (1) создание наборов данных о точках находок (ТН) вида и предикторных переменных; (2) уменьшение автокоррелированности ТН и разреживание предикторных переменных; (3) определение оптимальных параметров индивидуальных моделей; (4) построение индивидуальных моделей (iSDM) с оценкой их качества; (5) построение финальных ансамблевых (eSDM) моделей распространения вида в условиях текущего климата. Эти этапы в краткой форме представлены на рисунке 1.

Шаг 1. Создание наборов данных о точках находок (ТН) вида и предикторных переменных. Для создания векторной базы данных (ВБД) точек находок (ТН) в среде ArcGIS Desktop 10.8.1 для трёх видов использовали записи из глобальной базы данных по биоразнообразию GBIF [2023]: *C. canadensis* – <https://doi.org/10.15468/dl.i9kocj>; *O. zibethicus* – <https://doi.org/10.15468/5qnbjg>; *N. vison* – <https://doi.org/10.15468/dl.ufxzxx>, *N. vison* – <https://doi.org/10.15468/dl.ougwjh>.

Кроме этого, проанализированы литературные [Самые опасные..., 2018; Petrosyan et al., 2023] и собственные данные. Созданная нами ВБД включает записи как из нативной, так и инвазионной частей видовых ареалов. После объединения всех записей для каждого из трёх видов: *C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison*, было получено 17 562, 23 880 и 14 908 ТН, соответственно. Однако после удаления записей дубликатов, записей с отсутствующими датами регистрации или географическими координатами, а также записей, имеющих точность определения координат более 5 км, их количество существенно уменьшилось. После применения вышеуказанных фильтров, количество ТН в нативной (НЧ) и инвазионной (ИЧ) частях ареала соответствовало: *C. canadensis* – НЧ = 4381, ИЧ = 27; *O. zibethicus* – НЧ = 3757, ИЧ = 565; *N. vison* – НЧ = 2996, ИЧ = 497.

Пространственные климатические переменные были взяты из набора данных WorldClim 2.1 [Fick, Hijmans, 2017] с разрешением 2.5 arc minute (\approx 5 км). Данные WorldClim 2.1 включали 19 биоклиматических переменных (Bio_01, Bio2_02, ..., Bio_19), характеризующих ежегодные тенденции, сезонность и диапазон изменения температуры и осадков, которые были интерполированы по глобальным метеорологическим станциям, усреднённых за период 1970–2000 гг.

Шаг 2. Уменьшение автокорреляции ТН и разреживание предикторных переменных. Мы использовали двухэтапную процедуру для уменьшения пространственной автокорреляции ТН. Сначала подготовленные наборы ТН мы разделили на десять подвыборок, используя пакет spThin в R [Aiello-Lammens et al., 2015]. Расстояние между ближайшими точками в каждой подвыборке было одинаково, но в разных варьировало от 20 до 200 км с интервалом 20 км. Затем десять подвыборок данных были подвергнуты дополнительному анализу с использованием среднего индекса ближайшего соседа (ANNI) в ArcGis 10.8.1 [ESRI, 2017]. После этого анализа мы выбрали для каждого вида ту подвыборку записей с географической привязкой, для которой ANNI = 1. В результате количе-

Шаг 1

Создание векторной базы данных точек находок

Создание растровой базы данных слоев предикторных переменных



Шаг 2

Удаление дубликатов, записей без координат, записей с точностью определения более 5 км.

Уменьшение пространственной автокорреляции
Этап 1

Разделение наборов точек находок на 10 подвыборок, используя R-пакет spThin.

Этап 2

Выделение подвыборок с использованием среднего индекса ближайшего соседа (ANNI).

Сокращение подвыборок до одной (ANNI=1)
для каждого из трёх видов (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}).

Приведение к одному разрешению.
Генерация фоновых точек.

Выбор переменных из набора WorldClim 2.1

Этап 1

Определение области обучения индивидуальных моделей с использованием подвыборок в нативной и инвазионной частях ареала

Этап 2

Выбор климатических переменных с использованием метода главных компонент PCA и R-пакета ade4.

Оценка ранговых коэффициентов корреляции (Спирмана) и мультиколлинеарности (VIF) с помощью R-пакета usdm.

Шаг 3

Определение оптимальных параметров индивидуальных моделей

Использование функции Biomod2.tuning для определения оптимальных параметров моделей GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN, MaxEnt по двум различающимся метрикам: AUC, AIC.

Шаг 4

Создание индивидуальных моделей iSDM

Семь индивидуальных SDM моделей, построенных с помощью процедуры BIOMOD_Modeling с использованием оптимальных параметров для каждого вида.

Шаг 5

Создание ансамблевых моделей eSDM

Результирующие модели пригодности местообитаний видов в условиях текущего климата построены с помощью функции BIOMOD_ElenseModeling.

Рис. 1. Обобщённая схема построения ансамблевых моделей eSDM.

ство анализируемых подвыборок сократили до одной для каждого из трёх околоводных видов (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}). Эти сокращённые наборы в дальнейшем использовали для построения моделей распространения вида: eSDM_{Cc}, eSDM_{Oz}, eSDM_{Nv}, соответственно.

Для выбора переменных из набора WorldClim 2.1 также использована двухэтапная процедура. На первом этапе определяли область обучения индивидуальных моделей

с использованием сокращённых наборов записей: DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv} , подготовленных согласно описанной выше процедуре. Мы использовали традиционный способ выбора области обучения, которая определяется как набор выпуклых полигонов, включающих ТН [Rodda et al., 2011]. Поскольку для создания моделей использованы точки находок, расположенные как в нативной части ареала – в Северной Америке, так и в инвазионной – в Рос-

ции, то выпуклые полигоны были построены для нативной и инвазионной частей ареалов в отдельности. При построении набора выпуклых полигонов учитывали рекомендации, представленные в работе [Lobo et al., 2008; 2010]. Далее мы объединили выпуклые полигоны, расположенные в Северной Америке и России, которые включают все точки DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv} .

На втором этапе все ТН из наборов DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv} и фоновых точек (т. е. точки окружающей среды) из области обучения представили в многомерном пространстве биоклиматических переменных Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19. Далее мы использовали метод главных компонент (PCA) с помощью R-пакета ade4 для визуализации в плоскости, образованной двумя осями PCA: а) распределения фоновых точек, ТН каждого вида и построения эллипса радиуса рассеяния ТН; б) корреляции между климатическими переменными с построением корреляционного круга. Эта процедура позволяет выбрать первые две климатические переменные, которые важны для построения моделей. В качестве первой переменной выбирается та переменная из корреляционного круга, которая параллельна к большой оси эллипса радиуса рассеяния. В качестве второй переменной выбирается та, которая параллельна малой оси. Остальные переменные из набора Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19 выбирали для включения их в модели с помощью пакета ENMTools [Warren et al., 2010]. Были исключены те переменные, между которыми парный ранговый коэффициент корреляции Спирмана был больше 0.72 по абсолютному значению. Мультиколлинеарность оценивали по показателю VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета usdm [Naimi et al., 2014]. Предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели, если $VIF > 5$ [Guisan et al., 2017].

Шаг 3. Определение оптимальных параметров индивидуальных моделей. Хотя параметры при построении семи индивидуальных моделей GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN, MaxEnt по умолчанию в пакете Biomod2 [Thuiller et al., 2021] основаны на большом наборе эмпирических данных,

тем не менее, недавние исследования показали, что эти модели не всегда эффективны [Radosavljevic, Anderson, 2014; Halvorsen et al., 2016; Pridannikov et al., 2022].

По этой причине мы определили оптимальные параметры каждой из индивидуальных моделей, используя функцию Biomod2.tuning. Определение этих параметров требует обычно (при однопоточном – последовательном – режиме вычислений) большое количество компьютерного времени. Чтобы избежать этого, мы воспользовались многопоточным режимом вычислений (т. е. параллельные вычисления) с помощью пакета doParallel. Функция Biomod2.tuning предусматривает для определения оптимальных параметров две различающиеся метрики: AUC и AIC. Площадь под кривой (AUC) позволяет оценить качество бинарной классификации и эффективность прогнозирования. Значение AUC характеризует предсказательную силу модели [Allouche et al., 2006]. По данным AUC модель оценивалась как «плохая» (при $AUC = 0.6–0.7$), «удовлетворительная» ($AUC = 0.7–0.8$), «хорошая» ($AUC = 0.8–0.9$) или «отличная» ($AUC = 0.9–1.0$) [Allouche et al., 2006]. Метрика Акаике (AIC) – широко используемый показатель оценки сложности (количества используемых независимых переменных) и логарифмического правдоподобия модели. Среди построенных моделей лучше всего подходит для конкретных данных та, для которой значение AIC минимально [Petrosyan et al., 2023]. Для одних моделей; GLM, GAM и MaxEnt, – оптимальные параметры определяются минимизацией AIC, для других – оптимальные параметры определяются максимизацией AUC. Ниже представлено описание основных методов и алгоритмов, которые использовались для определения оптимальных параметров индивидуальных моделей с помощью Biomod2.tuning.

Оптимальные параметры GLM. Для этой модели параметры определяются на основе анализа различных альтернативных моделей с использованием линейных, квадратичных или полиномиальных функций и шаговой процедуры включения переменных в модель. Наилучшая модель определяется минимальным значением AIC с исполь-

зованием процедуры `glmStepAIC`. Наиболее важными параметрами, определяемыми `Biomod2.tuning`, являются: `type`, `interaction.level`, `myFormula`, где `type` (тип модели) принимает значение из множества (`simple(=liner)`, `quadratic`, `polynomial`); `interaction.level` (степень взаимодействия переменных) – принимает значение 0 при отсутствии взаимодействия и 1 в противном случае; `myFormula` (конкретная функция зависимости) предлагается процедурой для построения результирующей модели. Остальные параметры устанавливаются по умолчанию.

Оптимальные параметры GAM. Параметры определяются с помощью дополнительного пакета `mgcv`, поскольку этот пакет автоматически подгоняет кривые отклика «как можно ближе» к исходным данным с учётом разрешённого уровня сглаживания и определяет степень сглаживания посредством внутренней перекрёстной проверки. Все параметры пакетом `mgcv` определяются автоматически, однако нужно определить один параметр – `selection`. Этот параметр может принимать два значения «Истина» (1) или «Ложь» (0). Если параметр принимает значение «Истина» (1), то пакет может добавить дополнительный «штраф» к каждому члену, чтобы его можно было оштрафовать до нуля. Это означает, что при оценке параметра сглаживания, который является частью подбора сглаживания, некоторые сочлены модели могут быть удалены. Если параметр принимает значение «Ложь» (0), то дополнительный «штраф» не действует. Таким образом, контролируется степень сглаживания членов для избегания переобучения модели.

Оптимальные параметры GBM. Процедура с помощью R-пакета `gbm` определяет следующие важные параметры: `n.trees`, `interaction.depth`, `shrinkage`, `bag.fraction` и `cv.folds`. Параметр `n.trees` задаёт максимальное количество деревьев, которые должны быть подобранны. Этот параметр эквивалентен количеству итераций, необходимых для построения последовательных деревьев. Параметр `interaction.depth` указывает число внутренних узлов в каждом дереве, которое контролирует сложность ансамбля деревьев. Этот параметр отражает глубину взаимодей-

ствия между предикторами в деревьях (рекомендуется диапазон от 2 до 10). Параметр `shrinkage` известен как скорость обучения, с которой происходит обучение модели при реализации бустинга. Этот параметр регулирует вес, придаваемый последовательным деревьям. Обычно он принимает значения от 0.001 до 0.1, но при меньшей скорости обучения обычно требуется больше деревьев. Параметр `bag.fraction` определяет случайную долю данных наблюдений, используемых для подгонки каждого последовательного дерева. Наконец, параметр `cv.folds` задаёт количество дополнительной перекрёстной проверки и вычисления оценки обобщённой возвращаемой ошибки `cv.error`. Остальные параметры определяются по умолчанию.

Оптимальные параметры FDA. Для определения параметров FDA используется R-пакет `mda`, который не требует большого количества аргументов, за исключением указания `MARS` в качестве метода подгонки и двух дополнительных параметров `degree`, `prune`. Параметр `degree` – максимальная степень взаимодействия переменных; если он по умолчанию равен 1, то взаимодействия между предикторами отсутствуют. Параметр `prune` – максимальное количество термов (членов) в сокращённой модели. Термин «терм» заимствован из `MARS` (Multivariate adaptive regression spline), который указывает количество кусочно-линейных (шарнирных) функций, необходимое для построения модели. Его значение по умолчанию равное `NULL` означает, что все термы, созданные при прямом проходе, остаются в модели. Этот параметр используется для того, чтобы установить верхнюю границу размера модели и сократить время поиска.

Определение параметров RF. Процедура с помощью пакета `randomforest` определяет следующие параметры: `ntree`, `mtry`, `nodesize`, `maxnodes`. Параметр `ntree` определяет количество деревьев модели. Это число не должно быть слишком маленьким, чтобы гарантировать, что каждый входной набор будет предсказан, по крайней мере, несколько раз. Параметр `mtry` – количество переменных, случайно выбранных в качестве кандидатов предикторов при каждом разбиении. Эта переменная

по умолчанию для классификации принимает значение \sqrt{p} , где p – количество предикторных переменных. Параметр nodesize указывает минимальное количество терминальных узлов. Параметр maxnodes – максимальное количество узлов, которое могут иметь деревья в лесу. Если этот параметр не задан, то деревья создаются до максимально возможного размера (с учётом ограничений по nodesize).

Определение параметров ANN. Процедура определяет параметры нейронной сети с использованием пакета nnet. Этот пакет наиболее широко используемый и лёгкий для использования, поскольку содержит один уровень (слой) скрытых узлов. Важными параметрами в nnet являются «количество единиц в скрытом слое» (размер – size) и коэффициент «ослабления веса» (weight decay), который управляет процессом оптимизации и позволяет избежать переобучения. Хотя nnet не содержит никаких специальных методов для определения этих параметров, однако функция Biomod2.tuning позволяет найти искомые параметры.

Определение параметров MaxEnt.

Для определения оптимальных параметров MaxEnt мы использовали три независимых от порогов метрики: AUC_{Test} , AUC_{Diff} и «информационный критерий» с поправкой на размер Акаике (Akaike (AICc)) для выбора оптимальных параметров MaxEnt с использованием R-пакета Biomod2.tuning. К основным параметрам MaxEnt, оцениваемым с помощью Biomod2.tuning, относятся: параметр регуляризации (RM – regularization multiplier) и типы функций предикторов: линейные (L), квадратичные (Q), их произведения/взаимодействия (P), пороговые (T) и нелинейные (H). Параметр RM управляет тем, насколько жёстко модельное распределение «притягивается» к исходным данным ТН. Значение по умолчанию ($RM = 1$) может привести к сильному локализованному модельному распределению, которое более точно соответствует ТН, но при этом может привести к переобучению модели. Известно, что MaxEnt использует не предикторы, а числовые их признаки (features) для каждого предиктора, т. е. трансформированную форму с помощью различных функций преобразования. Такие

функции могут быть пяти типов – L, Q, P, T, H. Выбор этих типов функций осуществляется функцией Biomod2.tuning с помощью R-пакета ENMeval [Muscarella et al., 2014]. Однако скорость оценки параметров модели с помощью Biomod2.tuning выше, поскольку используется многопоточный режим вычислений. AUC_{Test} – это метрика, которая измеряет дискриминационную способность iSDM с использованием ТН тестовой выборки. AUC_{Diff} – это разница между AUC , рассчитанных на основе AUC_{Train} (обучающей) и AUC_{Test} (тестовой) выборок. Эта метрика (AUC_{Diff}) является мерой переобучения модели. Высокие значения AUC_{Diff} характеризуют высокую степень переобучения модели [Warren, Seifert, 2011]. AICc – информационный критерий Акаике, скорректированный с учётом небольшого размера выборки, отражает степень соответствия и сложности [Guisan et al., 2017]. Утверждается, что модель с наименьшим значением AICc является наиболее подходящей моделью среди множества возможных моделей. Пакет Biomod2.tuning создаёт ряд моделей MaxEnt для каждого набора данных с использованием различных значений регуляризации и классов типов функций, сравнивает их с использованием критерия AICc и предлагает наиболее подходящую модель. Этот пакет обычно выбирает модель, которая менее сложна, чем модель по умолчанию, принятая MaxEnt, с приемлемым значением метрики AUC_{Diff} [Halvorsen et al., 2016; Petrosyan et al., 2019b; 2020; 2023].

Шаг 4. Построение индивидуальных моделей (iSDM) и оценка их качества. Индивидуальные модели пространственного распространения видов были построены с использованием семи типов моделей (GLM, GAM, GBM, RF, FDA, ANN, MaxEnt), реализованных в R-пакете Biomod v.4.2 [Thuiller et al., 2021]. Для всех моделей мы генерировали 1000 точек псевдо-отсутствия (PA) видов в области обучения моделей трёхкратным повтором с помощью процедуры BIOMOD_FormattingData. Точки PA были получены с использованием стратегии генерации sre, поскольку эта стратегия уменьшает случайную генерацию ложных псевдо-отсутствий. Затем были построены индивидуальные модели iSDM с помощью про-

цедуры BIOMOD_Modeling с использованием оптимальных параметров, определённых на предыдущем шаге для всех типов моделей. Оптимальные параметры в пакете Biomod2 задаются с помощью специальной функции BIOMOD_ModelingOptions, т. е. все параметры по умолчанию для всех моделей заменяются оптимальными их значениями. Прогностическая эффективность каждого типа моделей оценивалась путём трёхкратной разбивки выборок ТН на две части, т. е. модели обучались с использованием 80% ТН, а оценка точности проводилась с использованием оставшихся 20% ТН. Для каждого из семи методов были получены 9 моделей для трёх разных наборов РА и трёх различных способов деления ТН на две части выборок для обучения и тестирования, т. е. $3 \text{ PA} \times 3 \text{ запуска}$. Качество индивидуальных моделей оценивали с помощью трёх метрик KAPPA, TSS, AUC. Метрика KAPPA оценивает качество модели по следующей шкале: отличная KAPPA > 0.8 ; хорошая $0.6 < \text{KAPPA} \leq 0.8$; плохая KAPPA ≤ 0.40 [Allouche et al., 2006]. Метрика TSS принимает значение в диапазоне от -1 до $+1$, где $+1$ указывает на идеальное согласие, отличное $0.8 < \text{TSS} < 1$, хорошее $0.6 < \text{TSS} \leq 0.8$, удовлетворительное $0.4 < \text{TSS} \leq 0.6$, плохое $\text{TSS} \leq 0.4$ [Thuiller et al., 2009].

На этом этапе функция BIOMOD_Modeling также определяет кривые отклика моделей для каждой биоклиматической переменной в отдельности и относительную важность каждой переменной в модели. В целом, трудно оценивать важность предикторных переменных при построении различных моделей, поскольку они не основаны на одних и тех же алгоритмах, методах и подходах. Тем не менее, в пакете Biomod2 с помощью единого подхода предлагается оценить меру относительной важности каждой переменной, которая не зависит от модели. После того как индивидуальные модели с оптимальными параметрами построены (т. е. имеется стандартный или эталонный прогноз), одна конкретная переменная рандомизируется и создаётся новая модель (прогноз). Далее вычисляется показатель корреляции Пирсона (R) между этим новым прогнозом и стандартным прогнозом, и считается, что это показатель R даёт оцен-

ку важности переменной в модели. Важность переменной определяется по формуле: $\text{VarI} = 1 - R$. Это означает, что если имеется высокая корреляция между двумя прогнозами, т. е. они различаются слабо и R близко к 1, то рандомизированная переменная мало влияет на построение прогноза и считается не важной для модели. Напротив, низкая корреляция (R близко к 0) означает значительную разницу в прогнозировании, что свидетельствует о важности этой переменной для модели. Необходимо отметить, что этот метод учитывает только прямые эффекты переменных и не позволяет идентифицировать комбинированный эффект важности переменных.

Шаг 5. Построение результирующих ансамблевых (eSDM) моделей распространения вида в условиях текущего климата. Перечисленные семь индивидуальных iSDM легли в основу создания ансамблевой модели (eSDM) с помощью функции BIOMOD_ElenseModeling. При создании ансамблевой модели мы исключали те прогнозные индивидуальные модели (iSDM), у которых оценка качества модели была низкой, т. е. $\text{TSS} \leq 0.8$ [Guisan et al., 2017]. Существует несколько способов объединить несколько моделей iSDM, разработанных параллельно. В нашей работе используется два релевантных варианта объединения в ансамбль – усреднение по комитету (committee averaging – CA) и взвешенное среднее (weighted mean – WM). Если при создании ансамблевой модели в пакете Biomod2 выбрана опция CA, то вероятности модели пригодности сначала преобразуются в бинарные карты качественные/некачественные, используя порог, определяемый $\max \text{TSS}$ [Guisan et al., 2017]. Далее оценка ансамбля определяется средним значением бинарных прогнозов. Если прогноз близок к 0 или 1, то все модели согласовано прогнозируют 0 или 1, соответственно. Если прогноз составляет около 0.5, то половина моделей предсказывает 1, а другая половина 0. Интересной особенностью меры CA является то, что она даёт как прогноз, так и меру неопределённости. Если в Biomod2 выбрана опция WM, тогда пакет возвращает средневзвешенные (точнее, взвешенную сумму) значения оценок вероятности пригодности каждого сайта ансамблевой модели, т. е.

чем лучше модель, тем большее значение она имеет в ансамбле. Кроме этого, мы определяли коэффициент вариации моделей (CV), входящих в ансамбль, который информирует о том, в какой степени прогнозы различных моделей согласуются (или расходятся) между собой. Эти оценки важны, поскольку они позволяют определить области, в которых предсказания индивидуальных моделей наиболее расходятся. Поскольку заранее не известно, какой способ объединения iSDM при построении eSDM лучше, мы сначала строили модели трёх типов (CA-eSDM, WM-eSDM и CV-eSDM). Затем для получения финальной eSDM мы оценивали качество модели каждого из типов объединения iSDM, используя метрики KAPPA, TSS, AUC, и выбирали лучший вариант.

В рамках концепции построения eSDM в Biomod2 выполнен ряд последовательных действий для проектирования индивидуальных моделей и eSDM с области обучения на область предсказывания. В начале для каждого из трёх околоводных видов были созданы индивидуальные модели ареалов в пределах России с помощью функции BIOMOD_Projection, далее на основе этих индивидуальных моделей с помощью BIOMOD_EnsembleForecasting были построены ансамблевые модели. Для итоговой оценки пригодности созданных eSDM мы построили десять дополнительных реализаций. Итого для каждого вида были созданы 630 iSDM (по десять реализаций, семи моделей и 9 запусков каждой – см. шаг 4) и 30 ансамблевых моделей (по десять моделей CA-eSDM, WM-eSDM, CV-eSDM, соответственно).

Для окончательной проверки качества eSDM-моделей использовали индекс Бойса (Bind) [Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006]. У индекса Бойса отсутствуют некоторые недостатки, имеющиеся у индекса AUC [Lobo et al., 2008]. Метрики KAPPA и TSS не имеют таких ограничений, как AUC, однако для их оценки необходима случайная генерация точек PA, что уменьшает точность этих метрик. Преимущество Bind по сравнению с AUC, KAPPA и TSS заключается в том, что для его расчёта необходимы данные только о ТН, поэтому он оценивает качество моделей более корректно. Преимущества использования

этого индекса были показаны в предыдущих исследованиях [Hirzel et al., 2006; Petitpierre et al., 2012; Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2019b, 2020, 2023]. Мы рассчитали Bind для каждого из 10 запусков eSDM, а затем усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки качества моделей.

Результаты

Разреживание ТН, области обучения моделей и выбранные предикторные переменные.

После выполнения процедуры разреживания и случайног отбора ТН для моделирования было изучено 10 подвыборок ТН (см. методику, шаг 2). Для каждого вида были отобраны подвыборки, у которых средний индекс ближайшего соседа (ANNI) равен 1, т. е. имелось случайное распределение. Эти подвыборки различались по количеству ТН (n) и минимальными расстояниями между ними. Отобранные таким образом три сокращённых набора ТН (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}) включали данные о местах находок *C. canadensis*, *O. zibethicus* и *N. vison* в нативной и инвазионных частях их ареала и содержали 196, 150 и 115 ТН, соответственно. Сокращённые наборы ТН, включённые в DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv} составляли 4.4, 2.6 и 4.2 % от полного набора точек, соответственно. Размещение отобранных ТН для околоводных инвазионных видов представлено на карте (рис. 2).

Диаграммы PCA анализа точек находок (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}) и фоновых точек из области обучения с использованием предикторных переменных Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19 представлены в экологическом пространстве, которое задано первыми двумя осями PCA (рис. 3).

Из рисунка видно, что большая ось эллипсоида (рис. 3 А) приблизительно параллельна к Bio_15 (коэффициент вариации осадков, %) (рис. 3 Г) и меньшая – к Bio_01 (средняя годовая температура, °C). По этой причине первые две предикторные переменные для *C. canadensis* выбраны Bio_01, Bio_15. На рисунке 3Г эти переменные выделены жёлтым цветом. В набор предикторных переменных для этого вида также были включены Bio_2 (средняя суточная амплитуда температуры,

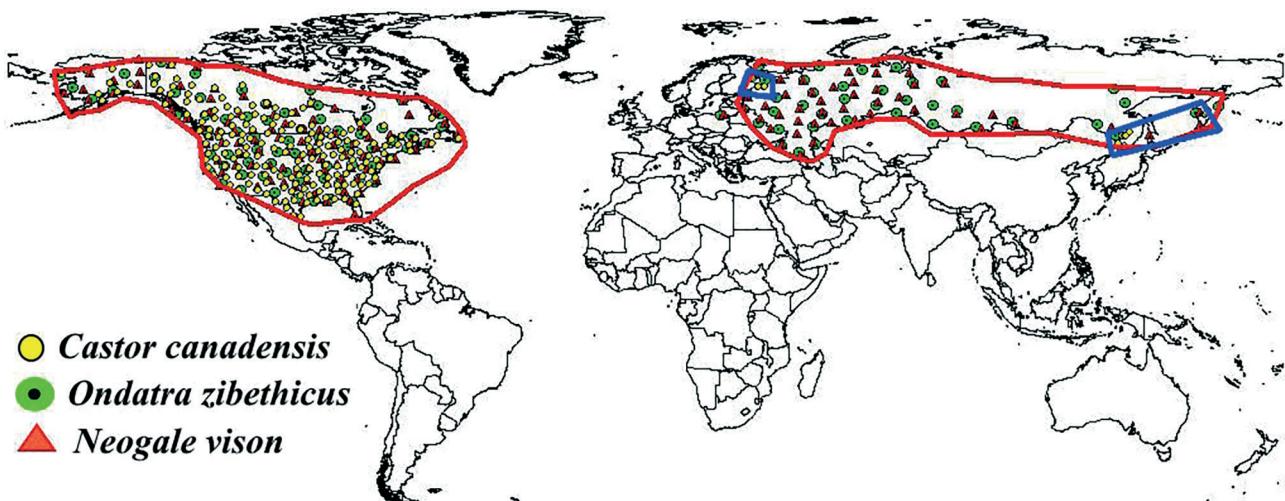


Рис. 2. Места находок (TH) околоводных инвазионных млекопитающих (*C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison*), по сокращённым наборам (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}), отобранным для создания SDM с указанием областей обучения. Красная линия – область обучения для TH трёх видов в Северной Америке и TH *O. zibethicus* и *N. vison* в России; синяя линия – для TH *C. canadensis* в России.

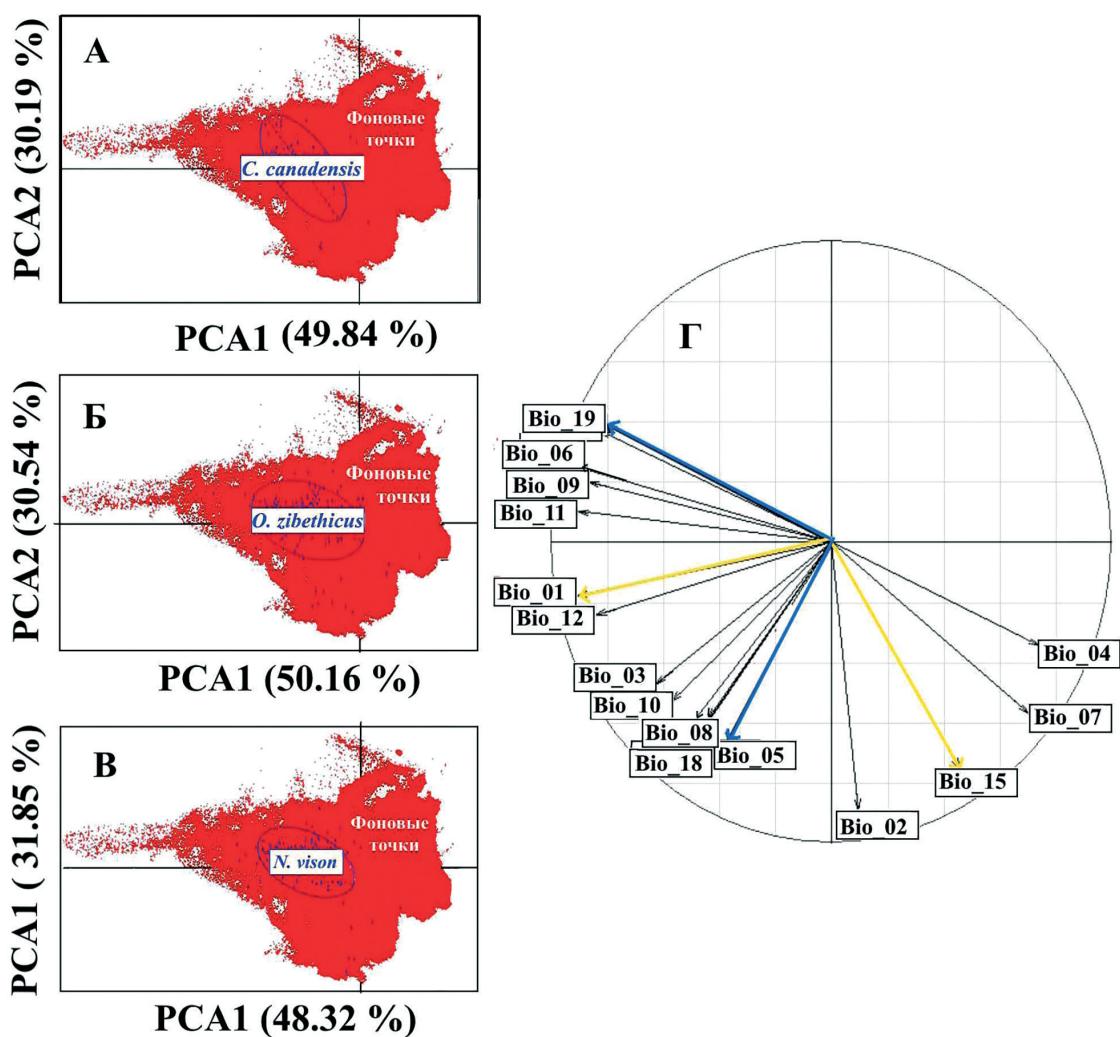


Рис. 3. Распределение точек находок (TH) *C. canadensis*, *O. zibethicus* и *N. vison* в экологическом пространстве, определяемом первыми двумя осями PCA (А, Б, В) и корреляционным кругом (Г) выбранных биоклиматических переменных. На А, Б, В: красным – фоновые точки, синим – ТН и эллипсоиды по сокращённым наборам. На Г: жёлтым – переменные, соответствующие двум осям эллипсоида ТН *C. canadensis*, синим – для эллипсоидов ТН *O. zibethicus* и *N. vison*.

Таблица 1. Оптимальные параметры индивидуальных моделей, определённых с помощью функции тонкой настройки параметров Biomod2.tuning *

Название iSDM	Оптимальные параметры
<i>C. canadensis</i>	
GLM	type = ‘polynomial’; interaction.level = 1; myFormula = <i>C. canadensis</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + I(Bio_01^3) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + Bio_05 + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + Bio_12 + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + Bio_15 + I(Bio_15^2) + Bio_01:Bio_02 + Bio_01:Bio_05 + Bio_01:Bio_12 + Bio_01:Bio_15 + Bio_02:Bio_05 + Bio_02:Bio_12 + Bio_05:Bio_15 + Bio_12:Bio_15
GAM	select = FALSE
GBM	n.trees = 5000; interaction.depth = 9; shrinkage = 0.005; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 2; nprune = 16
RF	ntree = 500; mtry = 2; nodesize = 5, maxnodes = NULL
ANN	size = 6; weight decay = 0.01
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = TRUE, RM = 3
<i>O. zibethicus</i>	
GLM	type = ‘polynomial’; interaction.level = 0; myFormula = <i>O. zibethicus</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + I(Bio_01^3) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + I(Bio_02^3) + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + Bio_19 + I(Bio_19^2) + I(Bio_19^3)
GAM	select = TRUE
GBM	n.trees = 900; interaction.depth = 9; shrinkage = 0.005; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 1; nprune = 14
RF	ntree = 500; mtry = 4; nodesize = 5; maxnodes = NULL
ANN	size = 4; weight decay = 0.05
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = FALSE, RM = 4
<i>N. vison</i>	
GLM	type = ‘polynomial’; interaction.level = 0; myFormula = <i>N. vison</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + I(Bio_02^3) + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + I(Bio_19^2) + I(Bio_19^3)
GAM	select = FALSE
GBM	n.trees = 100; interaction.depth = 6; shrinkage = 0.05; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 2; nprune = 14
RF	ntree = 500; mtry = 3; nodesize = 5; maxnodes = NULL
ANN	size = 6; weight decay = 0.001
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = FALSE, RM = 3

*Оценка качества индивидуальных и ансамблевой моделей с оптимальными параметрами приведена в специальном разделе (см. ниже).

°C), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), поскольку все парные ранговые коэффициенты корреляции Спирмана меньше 0.72 по абсолютному значению и коэффициенты VIF для всех переменных меньше 5.

Проведённый аналогичный анализ направления осей эллипсоидов (рис. 3 Б, 3 В) по сравнению с биоклиматическими переменными показал, что первыми двумя пре-

дикторными переменными для *O. zibethicus* и *N. vison* являются Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм) и Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C). Эти переменные на рисунке 3Г выделены синим цветом. Дополнительный анализ парных коэффициентов ранговой корреляции Спирмана и коэффициентов VIF позволил расширить набор предикторных переменных с включением Bio_01, Bio_02 и Bio_12, поскольку все парные ранговые ко-

эффективности корреляции Спирмана меньше 0.72 и коэффициенты VIF меньше 5.

Оценка оптимальных параметров индивидуальных моделей

Оптимальные параметры для построения индивидуальных моделей (iSDM), полученные с помощью пакета Biomod2 представлены в таблице 1. Из таблицы видно, что для построения GLM моделей для всех видов используются полиномиальные модели. Однако параметры отличаются тем, что при построении GLM для *C. canadensis* допускается взаимодействие переменных, а для *O. zibethicus* и *N. vison* не допускается. Формулы, представленные в таблице 1 для *C. canadensis*, различаются взаимодействием переменных.

При построении модели GAM для *C. canadensis* и *N. vison* процесс сглаживания не контролируется, т. е. `select = False`, а для *O. zibethicus* процесс сглаживания контролируется для избегания переобучения модели.

При построении GBM для *C. canadensis* требуется большее количество «деревьев» 5000 (в том числе и итераций), чем для *O. zibethicus* (900) и *N. vison* (100). Наименьшее количество узлов требуется для «деревьев» *N. vison* (6). Для *C. canadensis* и *O. zibethicus* количество узлов больше и для этих двух видов не различается – 9. Тот факт, что GBM модели *C. canadensis* и *O. zibethicus* обучаются медленнее, чем для *N. vison*, виден из значений параметра `shrinkage`, который для *C. canadensis* и *O. zibethicus* равен 0.005, а для *N. vison* `shrinkage` = 0.05. Другими словами, GBM модель для *N. vison* обучается быстрее и менее сложна, чем для *C. canadensis* и *O. zibethicus*.

Из оптимальных параметров моделей FDA следует, что степень взаимодействия предикторных переменных (`degree = 2`) для видов в этих моделях не различается. Однако FDA для *C. canadensis* допускает больше термов (16), чем модели для *O. zibethicus* и *N. vison*, для которых этот параметр равен 14.

Оптимальные параметры модели «случайного леса» (RF) для видов различаются только по параметру `mtry`. Параметр `mtry` – количество переменных, случайно выбранных в качестве кандидатов предикторов при

каждом разбиении, для *O. zibethicus* составляет 4, а для *C. canadensis* и *N. vison* принимает значения 2 и 3, соответственно. Здесь можно заметить, что если значение `mtry` для *C. canadensis* и *N. vison* не сильно отличаются от значения по умолчанию, то для *O. zibethicus* этот параметр значительно отличается от значения по умолчанию. Имеется ещё одна важная особенность построенных деревьев в «случайном лесу», которая заключается в том, что глубина деревьев принимает наиболее возможное максимальное значение.

Модели построенные, с помощью искусственных нейронных сетей (ANN) различаются либо по количеству нейронов в скрытом слое, либо по величине весов ослабления (`weight_decay`). Количество нейронов в скрытом слое для *C. canadensis* и *N. vison* равно 6, но модели различаются по значению параметра `«weight_decay»`, который равен 0.01 и 0.001, соответственно. Модель для *O. zibethicus* отличается меньшим количеством нейронов (4), но относительно большим параметром `«weight_decay»` (0.05).

Оценки оптимальных параметров моделей MaxEnt наглядно показывают, что параметр регуляризации RM существенно отличается от значения по умолчанию 1. Значения RM MaxEnt моделей для видов *C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison* с оптимальными значениями составляет 3, 4 и 3, соответственно. Причём средние значения AUC (AUC_{Train} и AUC_{Test}) для всех моделей имеют очень высокие значения от 0.97 до 0.98 (рис. 4). При этом параметр AUC_{Diff} принимает низкие значения (меньше 0.01) (рис. 4).

Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей

Скрипчные диаграммы важности переменных, построенные на основе 9 реализаций для трёх видов представлены на рисунках 5–7. Из рисунка 5, посвящённого моделям *C. canadensis*, видно, что для двух регрессионных моделей (GLM, GAM) наиболее важной переменной является `Bio_01` ($VarI = 0.76 \pm 0.01$). Для машинно-обучаемых моделей (ANN, GBM, RF) важность этой переменной незначительно ниже ($VarI = 0.75 \pm 0.01$). Для

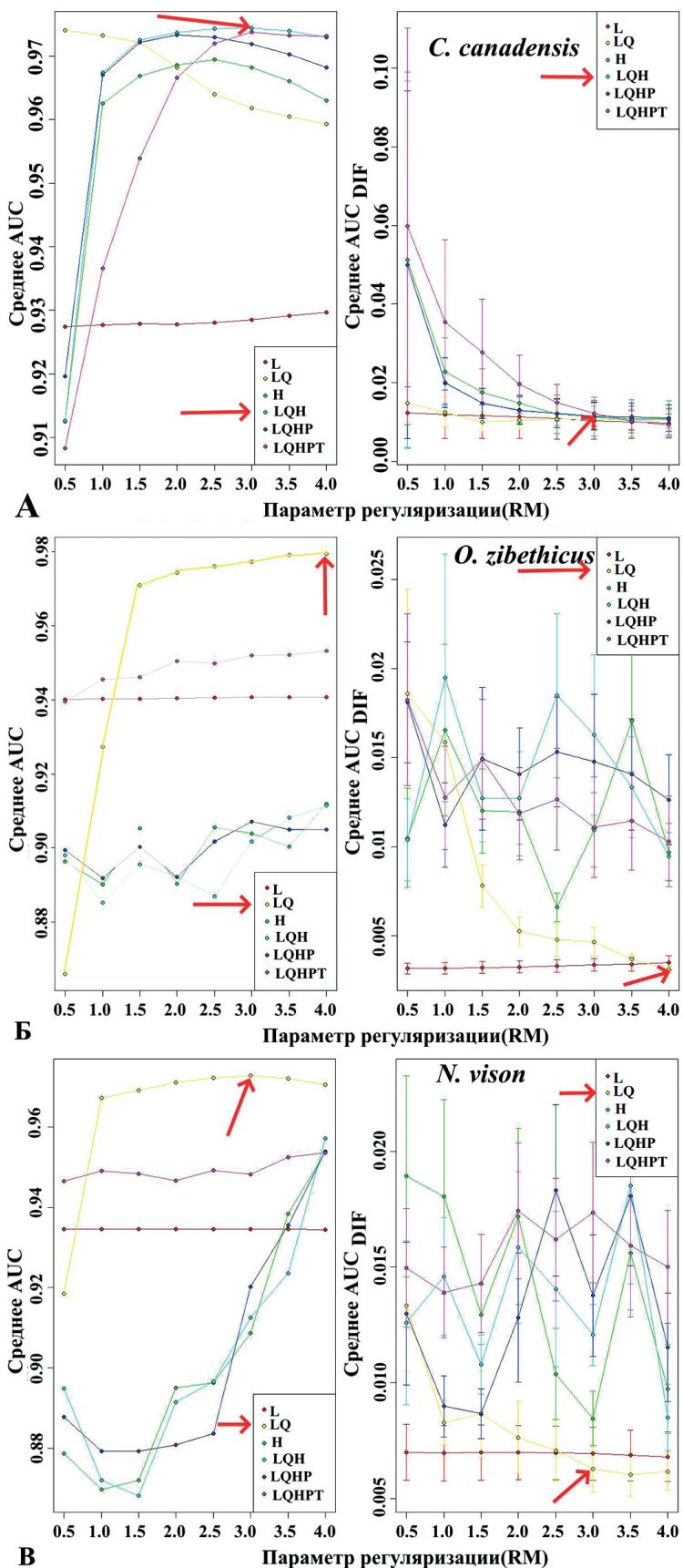


Рис. 4. Оценка параметров моделей MaxEnt для ряда комбинаций классов объектов и параметров регуляризации. А – *C. canadensis*, Б – *O. zibethicus*, В – *N. vison*. Кривые показывают изменения допустимых классов признаков и их сочетаний, где L = линейные, Q = квадратичные, H = нелинейные, Р = произведение и T = пороговые. Для всех изученных видов параметры регуляризации выше значения по умолчанию (RM = 1). Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой.

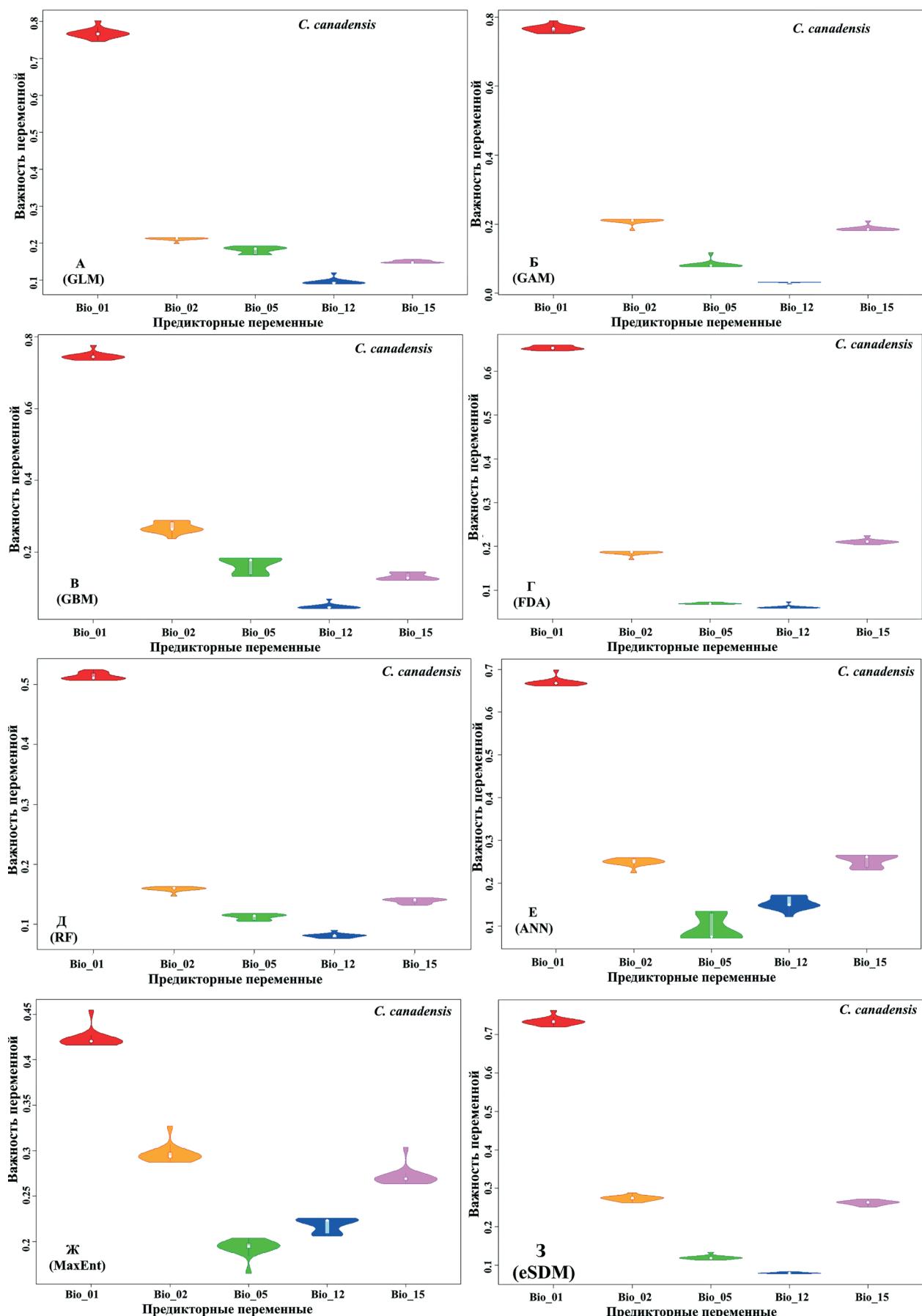


Рис. 5. Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей пространственного распространения *C. canadensis*. Панели А–З соответствуют iSDM: GLM, GAM, ANN, GBM, RF, FDA, MaxEnt и eSDM.

модели FDA и MaxEnt важность этой переменной составляет $\text{VarI} = 0.65 \pm 0.01$ и $\text{VarI} = 0.42 \pm 0.01$, соответственно. Для ансамблевой (финальной) модели eSDM важность переменной Bio_01 составляет $\text{VarI} = 0.73 \pm 0.01$. По второй важной переменной модели разных типов различаются, но для ансамблевой модели на уровне второй важной переменной выделяется Bio_15 ($\text{VarI} = 0.26 \pm 0.01$), поскольку важность переменных Bio_02 и Bio_15 значимо не различаются. Мы в дальнейшем именно переменные Bio_01 и Bio_15 (см. рис. 3 Г) считали важнейшими для ансамблевой модели eSDM для *C. canadensis*.

Из рисунка 6 видно, что важнейшие переменные для индивидуальных моделей *O. zibethicus* разные. Для регрессионных моделей (GLM, GAM) первой важной переменной является Bio_05 ($\text{VarI} = 0.46 \pm 0.02$), но для машинно-обучаемых моделей (ANN, GBM и RF) эта переменная не является наиболее важной. Для моделей этой группы переменная Bio_05 является важнейшей только для ANN ($\text{VarI} = 0.45 \pm 0.02$), для моделей GBM и RF важнейшей является Bio_01 ($\text{VarI} = 0.59 \pm 0.02$; $\text{VarI} = 0.51 \pm 0.01$). Для FDA и MaxEnt первыми важнейшими переменными являются Bio_01 ($\text{VarI} = 0.48 \pm 0.01$) и Bio_05 ($\text{VarI} = 0.47 \pm 0.01$), соответственно. По важнейшей второй переменной все iSDM различаются, но для ансамблевой модели важнейшими переменными являются Bio_01 ($\text{VarI} = 0.4 \pm 0.01$) и Bio_05 ($\text{VarI} = 0.31 \pm 0.02$). Из двух важнейших переменных для ансамблевой модели лишь одна (Bio_05) совпадает с переменными, которые были выделены с помощью PCA.

Из рисунка 7 видно, что для всех индивидуальных моделей и ансамблевой модели пространственного распространения *N. vison* выделяются две важнейшие переменные: Bio_01 и Bio_02. Для ансамблевой модели мера важности двух переменных Bio_01 ($\text{VarI} = 0.55 \pm 0.01$) и Bio_02 ($\text{VarI} = 0.33 \pm 0.01$) существенно больше показателя важности других переменных, у которых этот показатель меньше 0.11 (± 0.01). Хотя скрипичные диаграммы (рис. 7) показывают иные важнейшие переменные, чем выделенные на основе PCA, тем не менее, по корреляционному кругу (рис.

3 Г) видно, что векторы переменных Bio_01 и Bio_02 перпендикулярны друг к другу.

Оценка качества индивидуальных и ансамблевой моделей

Оценка качества индивидуальных моделей, выполненная по трём метрикам: TSS, AUC, KAPPA, представлена на рисунке 8. Из рисунка 8 А, Б, В видно, что модели, созданные для *C. canadensis*, по всем трём метрикам оценки качества моделей хуже, чем модели, созданные для других видов. Средние значения TSS, KAPPA и AUC для всех iSDM составляют 0.84 ± 0.06 , 0.73 ± 0.13 и 0.93 ± 0.06 , соответственно. Изменение оценки качества в зависимости от типа модели рассмотрим на примере метрики TSS, так как для создания ансамблевых моделей рекомендуется использовать именно её [Guisan et al., 2017]. Хотя среднее значение для TSS (рис. 8 А) достаточно высокое 0.84 ± 0.06 , тем не менее, имеются 4 реализации GLM, у которых этот индекс меньше 0.8 (если количество реализаций со значениями метрики TSS ниже пороговой, обозначить как TSSc, то сокращённая запись выглядит так: TSSc = 4). У моделей разных типов средние значения TSS достаточно высокие: GAM (TSS = 0.81 ± 0.04), GBM (TSS = 0.86 ± 0.09), RF (TSS = 0.86 ± 0.08), FDA (TSS = 0.86 ± 0.08), ANN (TSS = 0.81 ± 0.06), MaxEnt (TSS = 0.89 ± 0.09). Однако количество моделей, у которых значение этой метрики меньше 0.8 составляют: GAM (TSSc = 4), GBM (TSSc = 3), RF (TSSc = 3), FDA (TSSc = 2), ANN (TSSc = 2), MaxEnt (TSSc = 1). Из этого следует, что при пороговом значении TSS = 0.8, при создании ансамблевой модели будет учтено 44 модели, т. е. 70% из всех 63 моделей.

Из рисунков 8 Г, 8 Д, 8 Е видно, что значения метрик TSS, KAPPA и AUC индивидуальных моделей для *O. zibethicus* значительно выше метрик *C. canadensis*. Для всех 63 индивидуальных моделей значения метрики TSS существенно больше 0.8, т. е. все реализации GLM (TSS = 0.87 ± 0.02), GAM (TSS = 0.86 ± 0.03), GBM (TSS = 0.88 ± 0.03), FDA (TSS = 0.84 ± 0.03), RF (TSS = 0.88 ± 0.03), ANN (TSS = 0.86 ± 0.02), MaxEnt (TSS = 0.86 ± 0.02) будут учтены при создании ансамблевой моде-

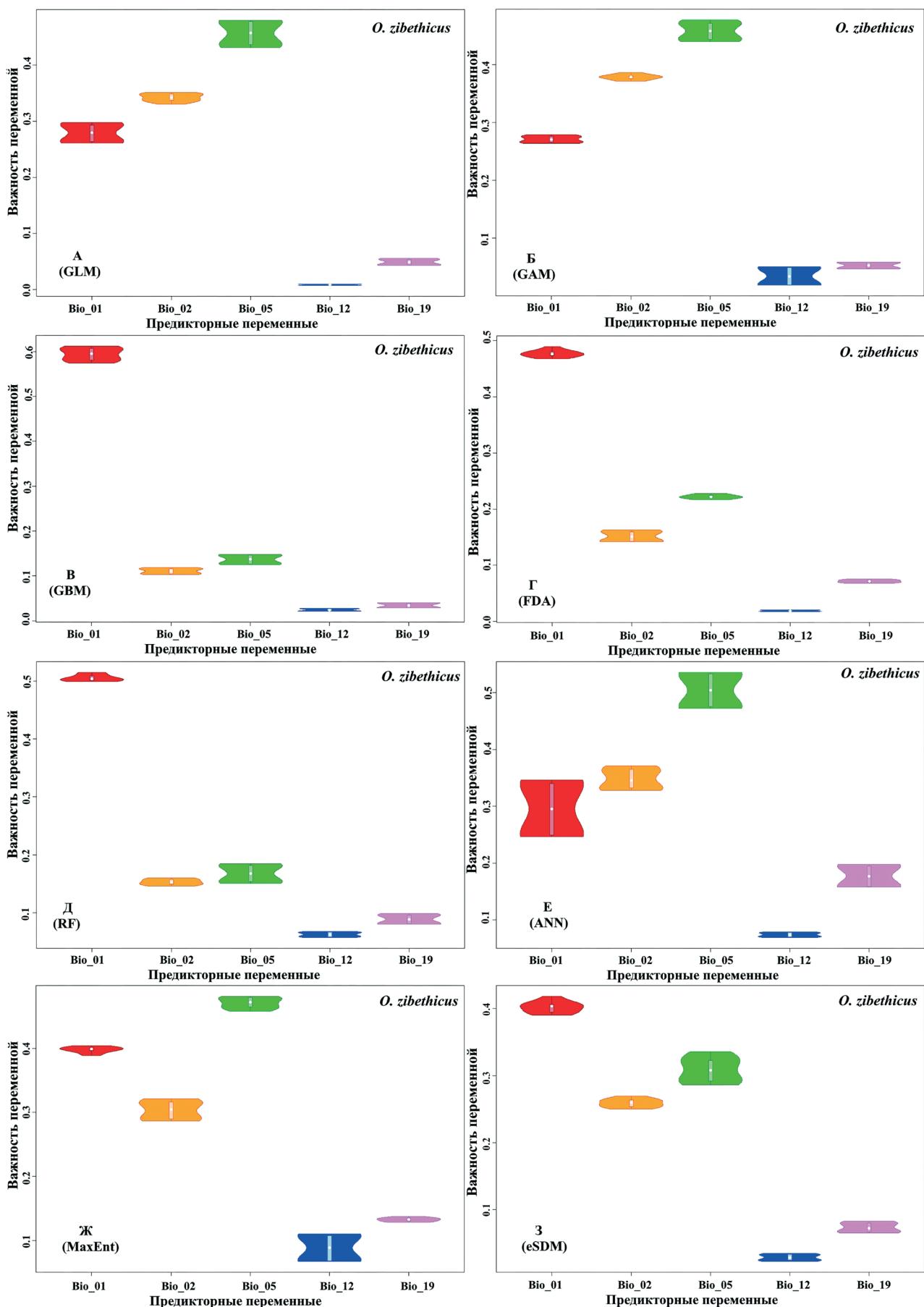
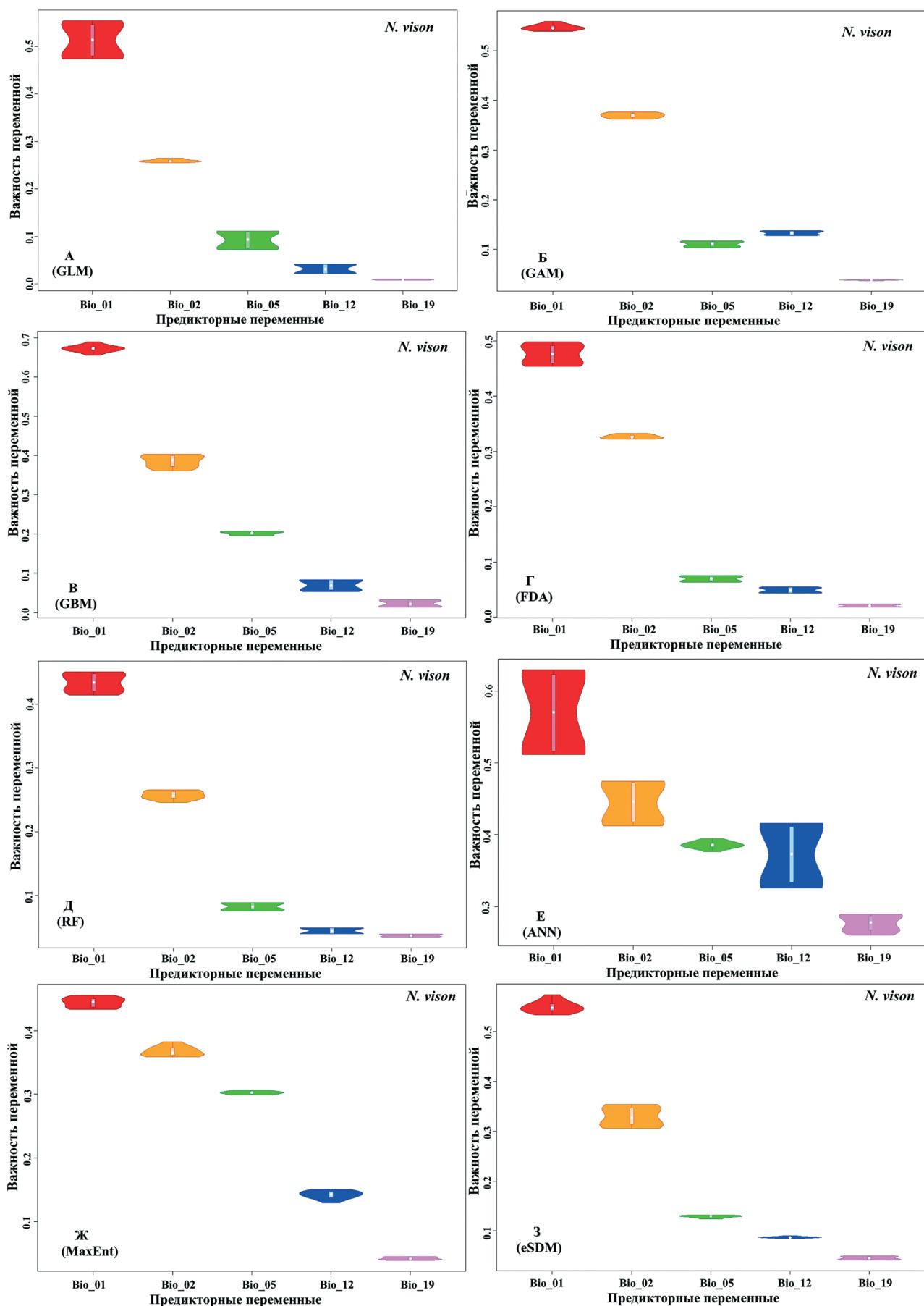


Рис. 6. Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей пространственного распространения *O. zibethicus*. Панели А–З соответствуют iSDM: GLM, GAM, ANN, GBM, RF, FDA, MaxEnt и eSDM.



Российский журнал биологических инвазий № 2, 2023

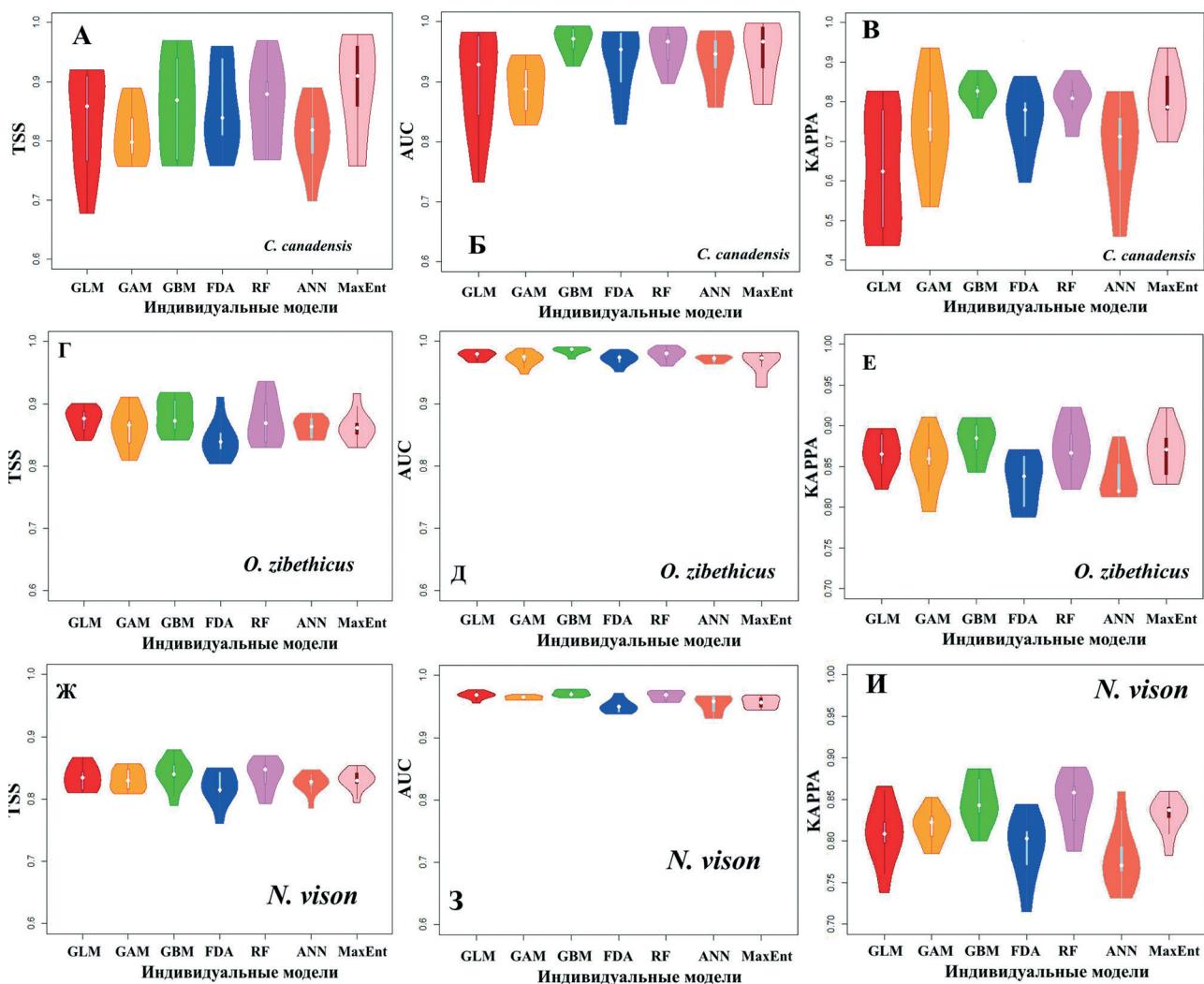


Рис. 8. Скрипичные диаграммы оценок качества индивидуальных моделей по трём метрикам: AUC, TSS, KAPPA. Панели верхней строки (А, Б, В) – модели для *C. canadensis*, средней (Г, Д, Е) – *O. zibethicus*, нижней (Ж, З, И) – *N. vison*.

ли. Средние значения TSS, KAPPA и AUC для всех iSDM и реализаций составляют 0.87 ± 0.03 , 0.86 ± 0.03 и 0.97 ± 0.01 , соответственно. Из оценок видно, если метрики качества индивидуальных моделей TSS и KAPPA для *C. canadensis* различались, то для *O. zibethicus* они не различаются.

Из рисунков 8 Ж, 8 З, 8 И видно, что качество индивидуальных моделей для *N. vison* по всем метрикам лучше, чем для *C. canadensis*, но хуже, чем для *O. zibethicus*. Оценки показывают, что метрики TSS индивидуальных моделей за исключением двух моделей FDA (TSS_c = 1) и ANN (TSS_c = 1) больше 0.8. Это означает, что за исключением двух моделей (по одной реализации из FDA и ANN) все остальные реализации моделей (61 из 63) будут использованы для создания ансамблевой

модели. Средние значения метрики TSS таковы: GLM (TSS = 0.84 ± 0.02), GAM (TSS = 0.83 ± 0.02), GBM (TSS = 0.84 ± 0.03), FDA (TSS = 0.81 ± 0.03), RF (TSS = 0.84 ± 0.03), ANN (TSS = 0.82 ± 0.02), MaxEnt (TSS = 0.82 ± 0.02). Средние значения трёх метрик TSS, KAPPA и AUC для всех iSDM *N. vison* и реализаций принимают достаточно высокие значения 0.83 ± 0.02 , 0.81 ± 0.04 и 0.96 ± 0.01 , соответственно.

Сравнение ансамблевых моделей, построенных с помощью различных стратегий объединения индивидуальных моделей

Проведённые оценки метрик качества ансамблевых моделей для двух стратегий объединения CA и WM приведены на рисунке 9. Из этих оценок следует, что для ансамблевых

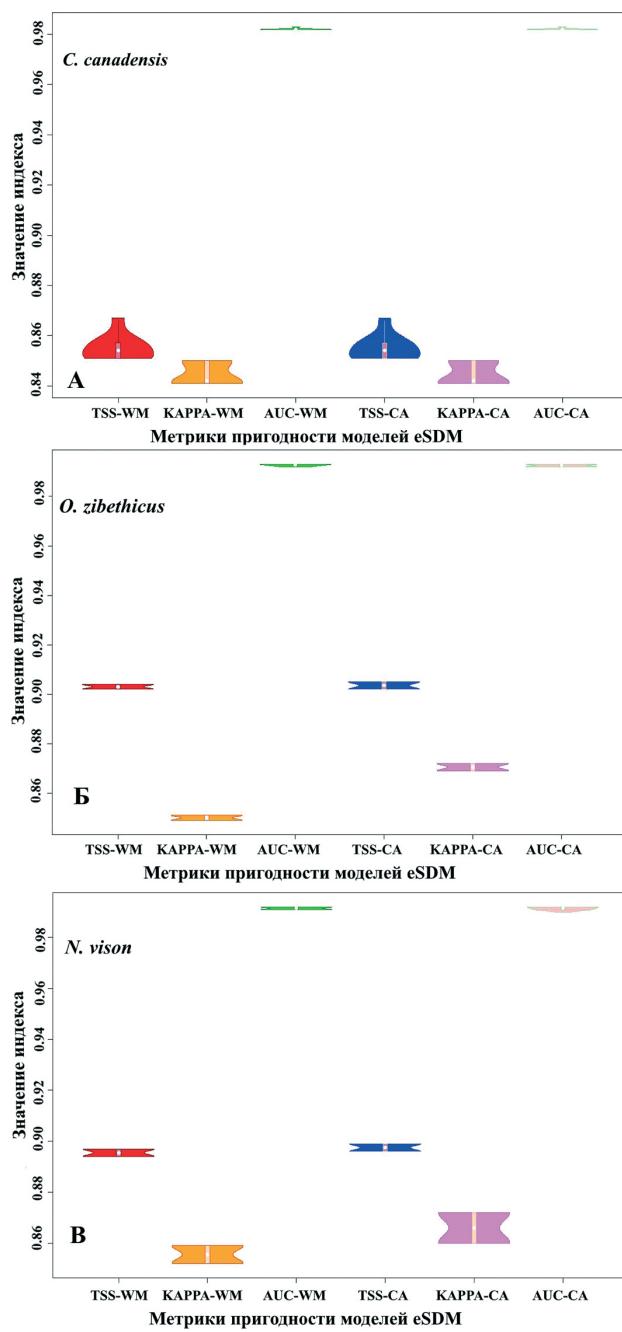


Рис. 9. Скрипичные диаграммы оценок качества ансамблевых моделей, построенных двумя методами CA и WM объединения индивидуальных моделей.

моделей наблюдается улучшение оценок всех метрик TSS, AUC и KAPPA, характеризующих качества моделей как по стратегии объединения моделей CA, так и WM. В частности, если средняя оценка метрики TSS для iSDM *C. canadensis* составляла 0.84 ± 0.06 , то для ансамблевых моделей значения этой метрики выше: по стратегии объединения CA TSS = 0.86 ± 0.003 и по стратегии WM TSS = 0.86 ± 0.003 . При этом дисперсия оценок уменьшилась в 20 раз. Для моделей *C. canadensis* осо-

бенно заметно улучшились оценки качества моделей по метрике KAPPA: для iSDM она составляла 0.73 ± 0.13 , а для eSDM – по стратегии CA 0.85 ± 0.002 и WM 0.85 ± 0.005 . Наряду с увеличением точности на 0.12, также наблюдается уменьшение дисперсий для CA и WM в 65 и 26 раз, соответственно. Такие же существенные улучшения значений также наблюдаются для AUC: для iSDM – AUC = 0.93 ± 0.06 , для eSDM по стратегии CA – AUC = 0.99 ± 0.006 и по стратегии WM 0.98 ± 0.003 .

Общая закономерность улучшения качества ансамблевых моделей по всем трём выбранным метрикам также наблюдается для *O. zibethicus* и *N. vison*. Для *O. zibethicus* значения метрик равны: iSDM: TSS = 0.87 ± 0.03 , KAPPA = 0.86 ± 0.03 , AUC = 0.97 ± 0.01 ; eSDM по стратегии CA: TSS = 0.904 ± 0.002 , KAPPA = 0.87 ± 0.002 , AUC = 0.99 ± 0.001 и по стратегии WM: TSS = 0.903 ± 0.001 , KAPPA = 0.85 ± 0.001 , AUC = 0.99 ± 0.001 ; а значение дисперсии уменьшается более чем в 10 раз.

Наконец, для моделей *N. vison* значения трёх метрик равны: iSDM: TSS = 0.83 ± 0.02 , KAPPA = 0.81 ± 0.04 и AUC = 0.96 ± 0.01 ; eSDM по стратегии CA TSS = 0.9 ± 0.002 , KAPPA = 0.86 ± 0.006 , AUC = 0.99 ± 0.001 и по стратегии WM TSS = 0.9 ± 0.001 , KAPPA = 0.86 ± 0.003 , AUC = 0.99 ± 0.0005 . Здесь также наблюдается увеличение средних значений метрик и уменьшение дисперсий более чем в 6 раз.

Из рисунка 9 видно, что значения всех метрик eSDM по стратегии CA и WM слабо различаются. Однако мы окончательно выбрали модели eSDM, построенные с помощью взвешенного метода усреднения (WM), и провели дополнительную проверку по индексу Бойса (Bind). Проведённые оценки индекса Бойса для 10 реализаций показали достаточно высокие их значения: *C. canadensis* Bind = 0.94 ± 0.004 , *O. zibethicus* Bind = 0.95 ± 0.001 ; *N. vison* Bind = 0.92 ± 0.005 .

Модели потенциального пространственного распространения околоводных видов на территории России (с оптимальными параметрами eSDM), их сравнение с известными ранее данными и динамика инвазий

Castor canadensis. Карта пригодности местообитаний для канадского бобра, построенная с применением ансамблевого моделирования (рис. 10 А), и её сравнение с современными местами обитания бобров этого

вида на территории России [Данилов и др., 2007; Данилов, 2009; Самые опасные..., 2018; Khlyap et al., 2021; рис. 11 А] показывают, что в настоящее время канадские бобры обитают в Евразии далеко не в самых лучших для них

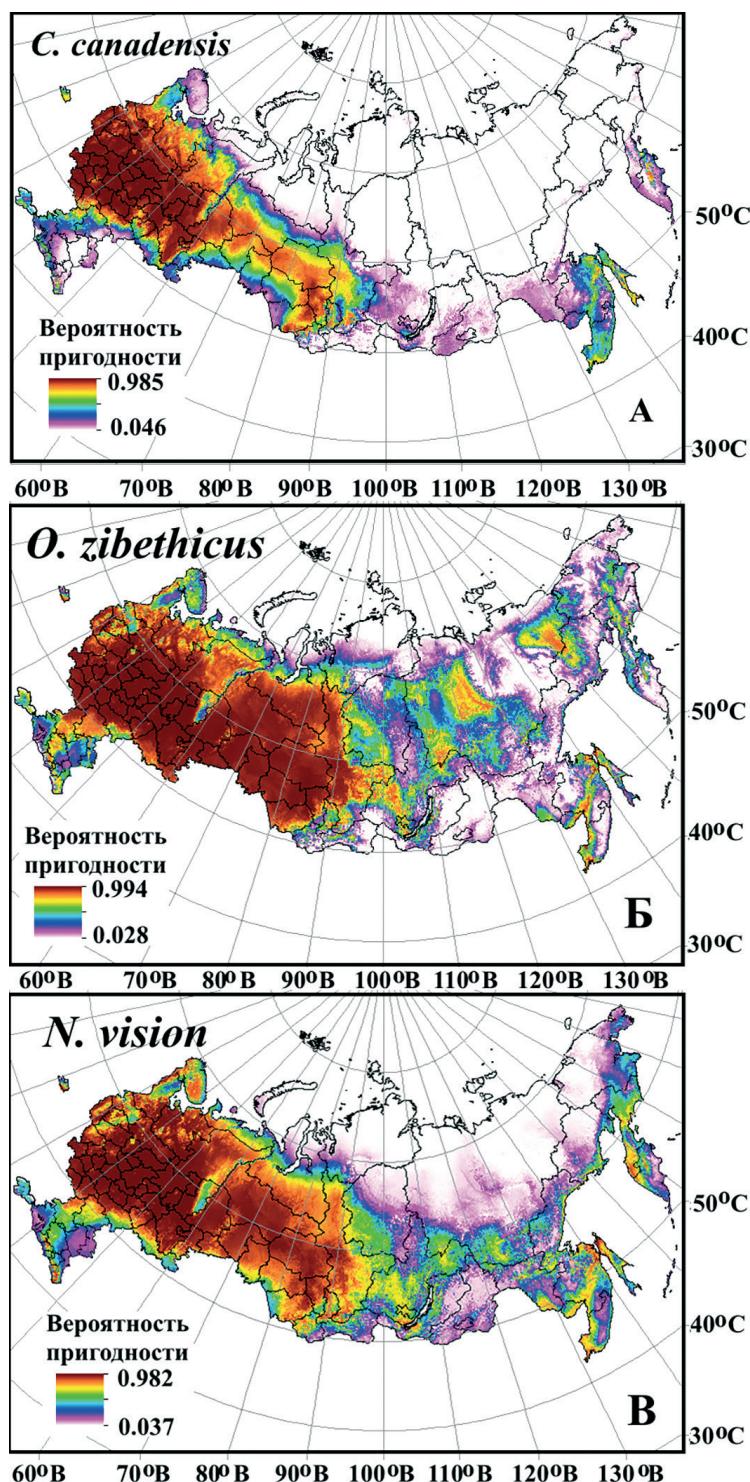


Рис. 10. Прогноз потенциального распространения *C. canadensis* (А), *O. zibethicus* (Б) и *N. vision* (В) с использованием ансамблевого подхода (eSDM), полученного после объединения индивидуальных моделей (iSDM) с помощью метода средневзвешенного усреднения. Все iSDM (GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN, MaxEnt) оптимизированы с помощью тонкой настройки параметров пакета Biomod2. Все модели построены с использованием выбранных биоклиматических переменных окружающей среды из наборов данных BIOCLIM и точек находок в нативной и инвазионной частях ареала вида.

местах. Канадский бобр появился на территории России в 1950-е гг., т. е. более полувека назад. Карта eSDM (рис. 10 А), построенная с проецированием экологической ниши вида из Северной Америки на территорию Евра-

зии, показывает, что климатические условия южных районов России ближе к условиям нативной (североамериканской) части видового ареала. Кроме того, область пригодных для канадского бобра местообитаний в Евра-

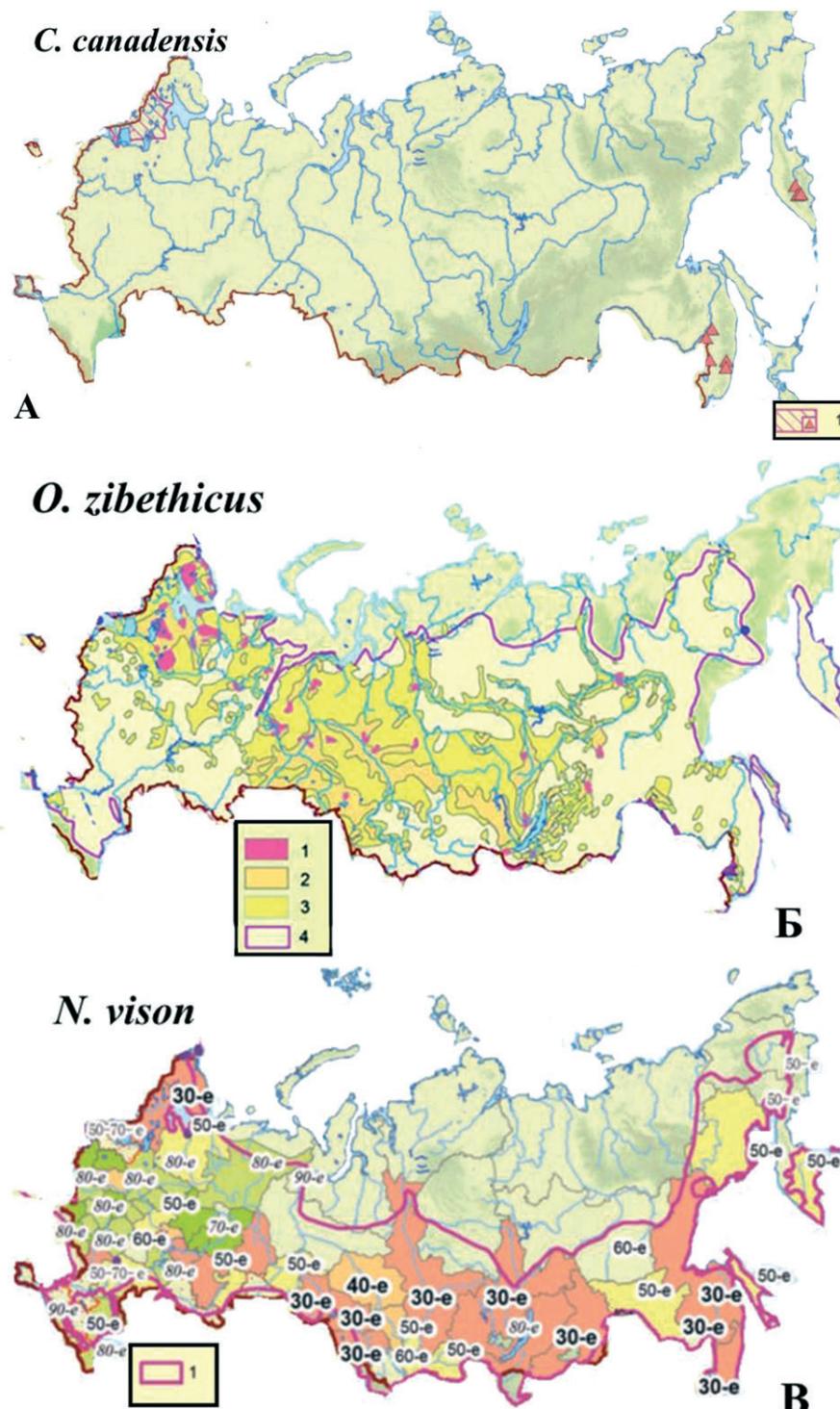


Рис. 11. Инвазионные части ареала в Евразии: *Castor canadensis* (А), *Ondatra zibethicus* (Б) и *Neogale vison* (В) [по: Самые опасные..., 2018 с изменениями]. Рис. 11 А: места современного обитания *C. canadensis* (2022 г.); 11 Б: границы ареала *O. zibethicus* в России [Бобров и др., 2008], где 1 – обитание к началу 1936 г., приращение ареала к началу: 2 – 1941 г.; 3 – 1956 г.; 4 – XXI в.; 11 В: 1 – область распространения на рубеже ХХ и ХХI вв.; 10 В: 1 – динамика ареала *N. vison* с шагом 4–15 лет по литературным источникам [Янушевич и др., 1972; Khlyap и др., 2011; Bonesi, Том, 2012; Окулова и др., 2017].

зии занимает обширную площадь: почти всю европейскую часть России (без Большеземельских тундр и пустынно-степных регионов Предкавказья), южные части Западной и Средней Сибири (не достигая оз. Байкал), а также два изолированных фрагмента: Камчатка и Российский Дальний Восток с островом Сахалин. Однако по историческим причинам бобр-пришелец появился на Северо-Западе России и был расселён в самые восточные регионы России [Самые опасные..., 2018]. Эти регионы далеко не самые благоприятные как для канадского, так и евразийского бобров [Petrosyan et al., 2016; 2019a; рис. 10 А]. Кроме того, проникновение канадского бобра к югу на Северо-Западе России может сдерживаться необходимостью дополнительных энергетических затрат на конкурентные отношения с евразийскими бобрами, которые стремительно распространяются на север и уже заняли те территории, которые канадский бобр мог бы ранее беспрепятственно заселить [Данилов и др., 2008а; Каньшиев, 2016].

Вызывает тревогу наблюдающееся в настоящее время сближение и частичное перекрывание областей распространения бобров двух видов (*C. fiber* и *C. canadensis*) на Северо-Западе России, возможность проникновения канадского бобра на запад за пределы Финляндии [Parker et al., 2012], и потенциальное сохранение канадских бобров на стыке Германии, Бельгии и Люксембурга [Dewas et al., 2012] представляет опасность обострением конкуренции за убежища и пищевые ресурсы, а также возможным вытеснением аборигенного/реинтродуцированного евразийского бобра (*C. fiber*). Известная в наши дни область симпатрии бобров двух видов лежит в регионах, где из-за низких температур скорость возобновления древесных кормов невелика, что неблагоприятно для бобров [Petrosyan et al., 2016]. Отсюда конкуренция за пищевые ресурсы здесь выше, чем она могла бы быть в более южных регионах. В то же время плохие кормовые условия могут сдерживать рост численности канадского бобра в этом регионе и замедлять скорость его проникновения в южные регионы России. Например, в Костомушском заповеднике, где наблюдается дефицит кормов, 50% бобро-

вых поселений относятся к категории слабых (бобры одиночки или пара), а на одно поселение в среднем приходится 2.2 особи [Фёдоров, Данилов, 2018]. Такая популяция имеет слабый потенциал воспроизводства. Следовательно, нет оснований ожидать взрывного роста численности бобрового населения, значительного количества мигрирующих особей, а значит и широкого расселения.

На сегодняшний день не имеется удовлетворительного сценария реализации конкурентных отношений бобров двух видов, которые бы существовали без интродукции канадского бобра в Евразию. С одной стороны, в 2000-х гг. на юге Карелии наблюдали замещение канадского бобра евразийским [Данилов, 2009]. Однако математические модели показали, что вселившиеся канадские бобры (даже одна пара) могут вытеснить евразийского бобра в любых условиях его существования. При этом продолжительность исключения одного вида другим зависит от экологических условий, исходного количества вселившихся особей и плодовитости: при интродукции 12 особей канадского бобра численность евразийского начинает снижаться через 31–146 лет [Petrosyan et al., 2019a].

***Ondatra zibethicus*.** Сравнение карты пригодности местообитаний для ондатры, построенной путём ансамблевого моделирования (рис. 10 Б), с имеющимися картами ареала ондатры [Ондатра..., 1993, Shenbrot, Krasnov, 2005; Бобров и др., 2008; Neronov et al., 2008; Самые опасные..., 2018; рис. 11 Б] говорит о сходстве общих черт расположения области обитания. Важный показатель качества водоёмов для обитания ондатры, который можно использовать как индикатор пригодности водоёмов для жизни ондатры и несложно определить в поле – насыщенность вод растворёнными минеральными соединениями. Показано, что высокое качество достигается при минерализации воды выше 0.1 г/л, однако высокая минерализация (выше 6 г/л) не благоприятна. Отсюда степные водоёмы оптимальней для ондатр, чем тундровые, но засолённые водоёмы пустынь и марши морских побережий не благоприятны [Чашухин, 2007]. Модельные карты более детально показывают регионы (рис. 10 Б), благоприятные

для этого вида. Согласно модели для ондатры мало пригодны Приенисейские горные регионы Средней Сибири, а Колымская, Камчатско-Корякская и Амуро-Уссурийско-Сахалинская части ареала представлены изолятами. Наличие таких изолированных фрагментов в Якутии согласуются с данными Е.С. Захарова и его коллег [Захаров и др., 2023], а размещение пригодных местообитаний на Сихотэ-Алине с картой распространения ондатры в этом регионе [Oleynikov, 2013]. В отличие от канадского бобра, возможности дальнейшего расселения ондатры по территории России в условиях текущего климата невелики.

Российская часть ареала ондатры была близка к её современному расположению уже к 1970-м гг. и, по мнению Н.П. Лаврова [1993], включала к тому времени почти все места, пригодные для обитания вида. Тем не менее, расселение в некоторых регионах продолжалось и позже. Например, р. Вишеру зверёк заселил в конце XX в. [Животный мир..., 2004]. Есть наблюдения о продвижении на север. На Ямале в 1960-х – начале 1970-х гг. северная граница лежала в лесотундре чуть севернее полярного круга [Лавров, 1993; Сосин, 1995], а в 2017 г. ондатру находили на широте 70°19' [Головатин, Соколов, 2017]. В низовьях р. Хатанги (Таймыр) она обнаружена на широте 72°51'17" [Головнюк и др., 2017].

Neogale vison. Сравнение карты потенциального ареала американской норки, построенной путём ансамблевого моделирования (рис. 10 В), с имеющимися картами ареала американской норки [Khlyap и др., 2011; Самые опасные..., 2018; рис. 11 В] показывает сходство основных закономерностей расположения мест обитания чужеродного вида, несмотря на различные подходы построения карт. В частности, прослеживается существенное ухудшение условий в верховьях Нижней Тунгуски. На eSDM-карте заметна также низкая пригодность для американской норки Юго-Восточного Забайкалья, что было упущено при построении ареала по литературным данным [Khlyap и др., 2011].

Возможности дальнейшего расселения американской норки по территории России в условиях текущего климата относительно невелики. Не исключено её расселение на север

Камчатки, что уже наблюдается [Валенцев и др., 2022], объединение камчатского изолята с основной частью евразийского ареала вида, а также проникновение в малоблагоприятные регионы Чукотки.

Последствия инвазий околоводных млекопитающих и контроль численности

Castor canadensis. По сравнению с евразийским бобром, канадский раньше созревает, размер семьи больше и выше рождаемость. В выводке в среднем 5.2 ± 1.4 детёныша, против 3.8 ± 1.0 у евразийского бобра [Parker et al., 2012]. Это даёт канадскому бобру конкурентные преимущества при совместном обитании с евразийским [Petrosyan et al., 2019a]. Механизмы взаимодействия этих видов нуждаются в дальнейших исследованиях, требуется мониторинг численности и при необходимости проведение мероприятий по ограничению численности, а возможно и полному искоренению канадского бобра на территории Евразии.

Существующие данные по скорости расселения канадского бобра в Северной Америке показывают, что по водотокам он может расселяться более чем на 50 км [Müller-Schwarze, 2011]. На северо-западе России скорость расселения, оценённая по протяжённости предполагаемых рек расселения, достигала 30 км в год, хотя в районах с относительно равномерным распределением кормовых ресурсов она могла быть небольшой (0.2–1 км в год) [Данилов и др., 2007]. На востоке России канадские бобры также могли переселяться на большие расстояния, но площади, занятые поселениями бобров, остаются небольшими. В российском Приморье канадские бобры преодолели за 5 лет как минимум 330 км [Савельев и др., 2010]. На Камчатке, по сообщению А. Валенцева [Валенцев и др., 2022], бобры в первые 10–12 лет широко расселились, вплоть до нижнего течения р. Камчатка (до 300 км от мест выпуска), возросла их численность.

Среди отмеченных у канадского бобра гельминтов 1 вид относится к скребням [Ромашов, 2015], 1 – к цестодам, 12 – к нематодам и 6 – к trematodам [Ромашов, 2015; Rosell, Campbell-Palmer, 2022]. Большинство

из них встречаются и у других видов теплокровных, но есть 4 вида, которые специфичны для канадского бобра: нематоды *Travassosius americanus*, *Castorstrongilus castoris* и trematоды *Stichorchis subtriquetrus*, *Stephanoproraooides lawi*. Все они отмечены у канадского бобра в его нативном ареале, при этом высокие показатели встречаемости характерны для 2 видов: *S. subtriquetrus* и *T. americanus* [Ромашов, 2015; Rosell, Campbell-Palmer, 2022]. Именно эти 2 вида были завезены с канадскими бобрами в Финляндию, а затем проникли в Ленинградскую обл. Дальнейшее расселение канадского бобра в Карелию и интродукция в Хабаровский край привели к обеднению числа специфичных видов гельминтов до одного (*T. americanus*) [Савельев, 2005; Ромашов, 2015].

В нативном ареале от канадских бобров выделяли возбудителей различных болезней человека и скота (вирусных – 3 патогена, грибковых – 1, бактериальных – 14 и паразитарных – 26). Чаще других у канадских бобров обнаруживали возбудителя туляремии (*Francisella tularensis*) и жиардиаза (лямблия *Giardia spp.*); обычны – возбудители лептоспирозов (*Leptospira spp.*), псевдотуберкулёза (*Yersinia pseudotuberculosis*) и токсоплазмоза (*Toxoplasma gondii*); из редко обнаруживаемых патогенов к самым опасным для человека относится вирус бешенства [Rosell, Campbell-Palmer, 2022].

Доступный путь ограничения численности бобра – охота, особенно в весенний период [Parker et al., 2012]. В России специальных мер по ограничению численности канадских бобров не предусмотрено. Возможен также вылов живых зверей с последующим содержанием в специальных питомниках или зоопарках. Для предотвращения угрозы отдельным особо ценным деревьям рекомендуется их ограждение. Для предотвращения нежелательного затопления местности – применение устройств, понижающих уровень воды в пруду.

***Ondatra zibethicus*.** Ондатра заселила огромные пространства России, и внедрение её в состав водоно-болотных экосистем уже вызвало значительные изменения в биотических отношениях полуводных и отчасти на-

земных видов растительности и населения позвоночных и беспозвоночных животных. Эти изменения коснулись в первую очередь трофических связей, пространственной структуры популяций, территориального перераспределения и консортивной организации водных и околоводных сообществ [Ондратра..., 1993].

Трофическая деятельность ондатры воздействует, прежде всего, на гидрофильную растительность, что стало сильным экологическим фактором в формировании береговых экосистем. Наблюдается изъятие значительной части фитомассы, снижение скорости лесовозобновления, ухудшение защитных и репродуктивных функций среды, возрастание степени абразионного процесса. Ондатра – важный фактор трансформации водных растительных ценозов в местах её обитания. Будучи прожорливой, она потребляет массу растений и наносит огромный ущерб их зарослям. Поедая корневища, зверёк уничтожает и развивающиеся на них почки возобновления, что губительно для водных макрофитов [Чащухин, 2007]. Это особенно значимо в северных широтах, где вегетация водной растительности замедлена. При этом кормовые условия обитания вида ухудшаются, порой до такой степени, что водоёмы становятся совершенно непригодными для его дальнейшего существования [Данилов и др., 2008а]. В Ленинградской обл. озёра, заселённые ондатрай, заполнялись не использованными зверьком частями растений, дно заиливалось, водоём мелел, берега интенсивно заболачивались. Чрезмерное разрастание телореза вытесняло ценные кормовые растения ондатры. Это наносило ущерб не только самому грызуна, но и другим обитателям водоёмов: водоплавающим и болотным птицам, многим видам рыб. Воздействие трофической деятельности ондатры особенно велико в регионах, где она достигает высокой численности, но слабо промышляется. Наносит большой урон двустворчатым моллюскам (беззубке и перловице). Благополучно существует с выхухолью, в том числе при использовании общих нор, но выедание ондатрай растительности может снижать запасы беспозвоночных – пищевых объектов выхухоли [Лавров,

1957; Ондатра..., 1993; Данилов и др., 2008б; Бобров и др., 2008; и др.]. Отмечено отрицательное влияние ондатры на водяную крысу [Чибыев, 2010]. На кормовых столиках грызуна отмечены редкие виды моллюсков, занесённые в Красную книгу России [Шихова, Ширяев, 2019].

Роющая деятельность ондатры приводит к формированию нежелательного нанорельефа, к разрушению целостности почвенного покрова, ускорению процессов круговорота веществ в экосистемах, к изменению гидротермического режима и повышению биологической активности почв. Норы грызуна пронизывают берега водоёмов различных типов, и при их создании выносятся большие объемы почвогрунтов. В Восточной Сибири роющая деятельность ондатры ускоряет процесс образования провальных (термокарстовых) озёр. Её трофическая и роющая деятельность нарушает целостность почвенного покрова по берегам водоно-болотных экосистем и служит важным экологическим фактором, снижающим их биологическую продуктивность [Чибыев, Мордосов, 2006; Чибыев, 2010].

Ондатра освоила в разных условиях довольно широкий спектр кормов и сама стала добычей для 69 видов позвоночных животных – млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб. Сформировались различные формы пищевых, пространственных и паразитических связей. Многие грызуны, насекомоядные, птицы, беспозвоночные используют убежища и кормовые столики ондатры как места отдыха, гнездования, устройства жилищ и убежищ, добычи пищи. Зимой зверёк поддерживает незамерзающие лунки во льду, что способствует аэрации воды и предупреждает заморы рыб [Ондатра..., 1993; Чашухин, 2007; Бобров и др., 2008].

Местами *O. zibethicus* наносит большой экономический ущерб, разрушая прибрежные обочины дорог, береговые зоны водохранилищ, ирригационные и другие околоводные сооружения. В Якутии было установлено, что эта деятельность достаточно заметна и приносит повреждения сенокосным лугам и пастбищам, сокращая их площадь и делая не-пригодными для хозяйственного использования [Чибыев, Мордосов, 2006; Чибыев, 2010].

По мере расширения ареала ондатры в Евразии, перечень найденных у этого вида гельминтов увеличивался. К 1993 г. на территории СССР у *O. zibethicus* было обнаружено 49 видов трематод, 13 видов цestод, 16 видов нематод и 3 вида акантоцефалов. Из этого списка 6 видов могут считаться видоспецифичными паразитами ондатр: трематоды *Plagiorchis proximus*, *Echinochasmus schwartzi*, *Echinostoma trivolvis* и *Quinqueserialis quinqueserialis*, нематоды *Longistriata dalrymplei* и *Rideritocaulus ondatrae* [Шалдыбин, 1993]. Интересно, что в Байкальском регионе жизненный цикл завезённой с ондатрами трематоды *Q. quinqueserialis* протекает с участием сибирского вида брюхоногого моллюска *Anisus stroemi* [Фомина и др., 2012]. Среди гельминтозов опасных для человека необходимо отметить участие ондатры в природных очагах альвеококкоза [Шалдыбин, 1993] и эхинококкоза [Мазур, Фомина, 2012].

Ондатра известна как носитель возбудителей зоонозных болезней человека: омской геморрагической лихорадки (ОГЛ), туляремии, паратифа, сальмонеллёза, токсоплазмоза, кокцидиозов и др. [Максимов, Харитонова, 1975; Ястребов, Якименко, 2014; Кассал, 2017]. Считалось, что природные очаги ОГЛ давно существовали в Западной Сибири, и инвазия ондатр в пределы природных очагов ОГЛ послужила важной причиной эпидемического проявления этой инфекции и подъёма заболеваемости людей [Платонов и др., 2014; Рудаков и др., 2015]. Однако современные исследования показывают, что вирус ОГЛ генетически близок к вирусу клещевого энцефалита (КЭ), и предполагают, что вирус ОГЛ возник в результате адаптаций вируса КЭ к новому виду хозяина (интродуцированной ондатре), при этом изменились и пути его передачи: от трансмиссивного к нетрансмиссивным [Kovalev, Mazurina, 2022]. Ондатра относится к видам высоковосприимчивым и высокочувствительным к возбудителю туляремии и играет значимую роль в природных очагах этой инфекции лесного, пойменно-болотного и степного типа [Тарасов и др., 2019], погибая при эпизоотиях [Ондатра..., 1993; Кассал, 2017].

Имеет хороший красивый мех, изделия из которого во второй половине XX в. были в

России популярны. Во многих регионах занимала ведущее место в заготовках пушнины. В настоящее время в связи с падением спроса на пушнину промысел угасает. В Якутии, например, современное поколение охотников-промысловиков не владеет в полной мере навыками добычи ондатры [Сафонов и др., 2016; Argunov, 2018].

В основе контроля лежит мониторинг численности популяций *O. zibethicus* и регистрация негативных воздействий. При необходимости численность можно снизить организацией интенсивного промысла. Возможно дополнительное изъятие зверьков в периоды естественных спадов численности, в том числе под воздействием таких факторов, как засуха, частичное или полное промерзание водоёмов, образование наледей. Некоторые приёмы позволяют добиться локального снижения ущерба от деятельности ондатры. Например, можно огораживать склоны берегов, не допуская тем самым строительство нор, или спускать воду на зиму в фермерских прудах. Для уничтожения ондатр применяли массовый отлов, отстрел, яды антикоагулянты [Kadleca et al., 2007]. На первых этапах вселения удавалось добиться полного изъятия зверьков, что было достигнуто в 1932–1935 гг. для Великобритании [Robertson et al., 2016]. В Нидерландах затраты на контроль численности грызуна варьировали от 97 до 314 евро/км и в 2016 г. составили 4.5 млн евро. В зависимости от скорости восстановления популяции полный контроль может поддерживаться с использованием 0.5–1 человека·час/км/год, что соответствует 50–100 евро/км/год [Bos, 2017].

Neogale vison. Вселение американской норки в экосистемы европейской части России считают важной (но далеко не единственной) причиной сокращения численности, а местами и полного исчезновения европейской норки [Rozhnov, 1993; Туманов, 2009]. В Центрально-Лесном заповеднике (Тверская обл.) до конца 1980-х гг. обитала только европейская (аборигенная) норка. В первое время после появления американской норки аборигенный вид продолжали регистрировать, с 1993 г. началось устойчивое снижение численности, и после 2006 г. европейскую норку в заповедни-

ке не обнаруживали [Кораблёв М. и др., 2020]. Такая ситуация – прогрессирующее снижение численности европейской норки после появления норки американской – типична для многих регионов. Наблюдая за ней, специалисты пришли к выводу, что сохранить европейскую норку возможно лишь там, где американская норка отсутствует [Терновский, Терновская, 1994; Kisleyko et al., 2022]. Кроме европейской норки, этот вид может вытеснять из околоводных местообитаний других куньих, охотно посещающих берега рек и ручьёв: чёрного хоря, колонка. Рацион американских норок чрезвычайно широк, а размеры многих жертв могут превышать размеры тела хищника [Чашухин, 2009]. В окрестностях Телецкого озера американская норка конкурирует с выдрой, истребляет рыбу, приносит ощутимый вред домашнему птицеводству [Терновский, 1958]. В Якутии разоряет гнёзда и поедает яйца водоплавающих и других околоводных птиц, а также вредит запасам рыб, особенно на небольших реках [Argunov, 2018]. В Карелии рыба встречалась в 42.4% исследованных желудков и экскрементов американских норок, в Ленинградской обл. – 41% в беснежный период и 23% зимой. Однако питание рыбой не причиняет существенного вреда рыбному хозяйству, так как зверёк добывает в основном мелкие малоценные виды рыб [Данилов, 2009]. Сравнение рационов питания выдры и американской норки показало разницу их пищевых предпочтений: лягушки составляли (соответственно) 73 и 42%, рыба – 67 и 21%, млекопитающие – 6.1 и 44%. На отдельных водоёмах *N. vison* может наносить существенный урон поголовью ондатры. На Курильских островах наличие норки отрицательно сказывается на численности птиц, гнездящихся на земле. В Финляндии стала одним из главных врагов дичи в прибрежных биоценозах [Tepovuo, 1963; Kauhala, 1996]. В Швеции наблюдали подъём численности американской норки в период падения численности лисицы (*Vulpes vulpes*), что связывают с уменьшением пищевой конкуренции этих хищников [Carlsson et al., 2010].

Показано участие *N. vison* в циркуляции лептоспир *Grippotiphosa*, вызывающих у людей водную лихорадку. В Восточной Испании у диких американских норок обнаружен ви-

рус SARS-CoV-2 [Aguiló-Gisbert et al., 2021]. В природных очагах туляремии (в основном пойменно-болотного типа) роль незначительна [Тарасов и др., 2019]. Играет ключевую роль в очагах описторхидозов Воронежской обл. [Ромашов и др., 2013]. В Якутии у зверьков обнаружены нематоды – *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819), *Soboliphyme baturini* Petrow, 1930, *Skrjabingylus nasicola* (Leuckart, 1842). В Кировской области у американских норок из природных биотопов и урбоценозов обнаружено 18 видов паразитических червей, относящихся к trematodам (5 видов), нематодам (12 видов) и цестодам (1 вид), доминируют 5 видов гельминтов: *I. melis*, *A. alata*, *A. putorii*, *A. mucronata* и *Sk. nasicola*, эпизоотологическую и эпидемиологическую опасность представляют *A. alata (larvae)*, *M. bilis*, *Trichinella* spp. [Масленникова, Стрельников, 2020]. В Томской обл. у одной из 7 исследованных американских норок обнаружены *Trichinella nativa* [Коняев и др., 2022]. Отмечено более низкое разнообразие паразитофауны американской норки в инвазионной части её ареала по сравнению с нативной частью, например, на территории бывшего СССР у норки отмечено 17 видов паразитов, а в Северной Америке – 46 [Контримавичус, 1969].

Вместе с американской норкой во многие страны Евразии (в том числе в Испанию и Финляндию на западе и в Китай – на Востоке) проник вирус алеутской болезни норок – опасного заболевания куньих, которое приносит серьёзный экономический ущерб звероводческим хозяйствам и может снижать численность свободноживущих куньих [Скуматов, Бельтюкова, 2002; Каштанов, Сальникова, 2017].

Ценный пушной зверёк, но при добыче капканами одновременно могут изыматься редкие виды куньих, в том числе европейская норка. В настоящее время в связи с падением спроса на пушину промысловой охоты на американскую норку нет [Данилов, 2009; Argunov, 2018].

В России *N. vison* прочно вошла в околоводные экосистемы многих регионов, и далеко не всегда возможно её полное изъятие. Частичное изъятие можно осуществлять общепринятыми приёмами её промысла. Наи-

более остро вопрос ограничения численности вида стоит в ещё оставшихся регионах его совместного обитания с аборигенной европейской норкой. Однако приёмы добычи этих видов сходны. И.Л. Туманов [2009] считает, что в местах совместного обитания норок двух видов возможна лишь кратковременная охота на американскую норку в IV квартале года. Возможно также, ловить норок живыми с последующим изъятием только инвазионного вида. Опыт других стран (Исландия и Великобритания), где осуществляли программы по элиминации американских норок из природных биотопов, показывает, что добиться желаемого эффекта не всегда удается [Birnbaum, 2013]. В любом случае принятие решения о необходимости изъятия американской норки, разработка программ и действия по ограничению численности этого инвазионного вида должны строиться на научной информации, которой все еще не достаточно [Bonesi, Palazon, 2007].

Обсуждение

Применение подхода ансамблевого моделирования является мощным инструментом для изучения пространственного распространения, выявления видоспецифических требований видов к факторам окружающей среды и определения их реализованной экологической ниши в географическом пространстве. Отсутствие существенных различий прогнозов пригодных местообитаний для каждого вида на основе различных подходов и методов (регрессионных, машинно-обучающих, классификации, максимальной энтропии) позволяют утверждать, что выбранные нами предикторные переменные являются важными, определяющими их пространственное распространение. Основываясь на наших результатах, мы можем предложить набор экологических факторов, контролирующих распространение околоводных видов на территории России, и эффективный подход построения ансамблевых моделей с высокими показателями метрик их качества (TSS, KAPPA, AUC, Boyce) на базе набора индивидуальных моделей с оптимальными параметрами.

Карты предпочтительных местообитаний околоводных видов млекопитающих *C.*

canadensis, *O. zibethicus* и *N. vision* (рис. 10 А, Б, В) показывают, что их потенциальные ареалы существенно различаются. Прогнозный потенциальный ареал *C. canadensis* охватывает на юге европейской и азиатской частей России зоны мелколиственных и смешанных лесов, на севере европейской части – темнохвойные и редкостойные леса, на Дальнем Востоке широколиственные, хвойно-широколиственные, мелколиственные и смешанные леса. В отличие от канадского бобра потенциальный ареал ондатры охватывает природные зоны с богатой травянистой растительностью от тундр до степей. Потенциальный ареал американской норки занимает промежуточное положение по сравнению с *C. canadensis* и *O. zibethicus*, охватывает всю лесную зону России, тундровую и степную зоны в европейской части России.

Получено, что коэффициенты вариации моделей (CV), указывающие степени согласования прогнозов между моделями, статистически незначимы. Это означает, что не существуют области, на территории которых прогнозы моделей значимо различаются, т. е. все модели, использующие разные подходы и методы указывают достаточно высокую согласованность выделения пригодных местообитаний для видов на территории России. Важно отметить, что имеются некоторые общие черты размещения пригодных местообитаний околоводных видов в азиатской части России. В частности, прогнозные карты трёх видов показывают, что в условиях современного климата наблюдается протяжённый разрыв ареалов от Предбайкалья до Среднего Приамурья, сходный с европейско-восточно-азиатским разрывом ареалов, который отмечен у многих видов автохтонных наземных позвоночных [Матюшкин, 1976].

Основные черты формирования инвазионных частей ареалов трёх околоводных млекопитающих

Представленные карты современного пространственного распространения трёх видов (рис. 11) и динамика их расселения по времени позволяют утверждать, что основные закономерности формирования инвазионной части ареала ондатры и американской

норки были сходными. Это (1) полицентричность, (2) рост численности, который сначала происходит в местах первичной интродукции (ядер формирования инвазионного ареала) и способствует относительно быстрому расселению, (3) дополнительная интродукция и возникновение новых ядер, (4) слияние зон самостоятельного расселения в единый сплошной ареал, его расширение и уплотнение, (5) рост общей численности как за счёт роста в благоприятных местообитаниях, так и за счёт общей площади ареала.

Этапы формирования инвазионной части ареала канадского бобра принципиально не отличаются, но ядер формирования инвазионного ареала было много меньше. Они располагались на разных концах континента и были разделены несколькими тысячами километров биogeографически неоднородной территории, непреодолимой для бобров.

При анализе формирования инвазионной части ареала 100 самых опасных инвазионных видов России было получено, что среди них стали широко распространены в Северной Евразии виды, которые впервые появились здесь около 200 лет назад [Petrosyan et al., 2023]. Однако ондатра и американская норка заняли обширные пространства нового материка намного быстрее. Эти виды стали обычными обитателями многих регионов, спустя полвека после начала их интродукции, хотя процесс расселения продолжается до сих пор. Основные причины быстрого освоения территории, превышающей первичный ареал этих видов, несомненно, кроются в отмеченной выше полицентричности и широких масштабах инвазии.

Перечисленные закономерности формирования инвазионной части ареала млекопитающих в таких случаях существенно отличаются от того, что происходит при изменении ареала естественным путём без вмешательства человека, когда наблюдается постепенный и медленный прирост новых площадей. Преднамеренная интродукция привела к нарушению пространственно-временных закономерностей формирования ареала.

Не менее важное последствие инвазий околоводных млекопитающих – коренные изменения структуры населения животных

Таблица 2. Изменения в населении млекопитающих околоводных местообитаний европейской части России

Виды	В конце XIX века	В наши дни	Прогноз
<i>Desmana moschata</i>	Редка, местами обычна	Исчезла или очень редка	Близка к исчезновению
<i>Mustela lutreola</i>	Редка	Исчезла или очень редка	Близка к исчезновению
<i>Lutra lutra</i>	Редка	Редка	Редка
<i>Arvicola amphibius</i>	Обычна, местами многочисленна	Численность сокращается	Продолжит сокращаться
<i>Castor fiber</i>	Почти повсеместно исчез	Обычен или многочислен	Обычный или многочисленный
<i>Castor canadensis</i>	Не обитал	Обычен на Северо-Западе России	Возможно проникновение к югу и последующее вытеснение аборигенного бобра
<i>Ondatra zibethicus</i>	Не обитала	Обычна	Обычна
<i>Neogale vison</i>	Не обитала	Обычна	Обычна, местами многочисленна

малых рек, пронизывающих густой сетью гумидные ландшафты России. Особенно ярко это проявляется в европейской части России (табл. 2).

Если в конце XIX в. в околоводных местообитаниях Европейской России встречалось 4 вида, из которых лишь некрупная водяная полёвка, на зиму переходящая к подземному образу жизни в луговых долинных местообитаниях, была местами многочисленна, а остальные околоводные виды млекопитающих из-за комплекса преимущественно антропогенных факторов были редки, то в наши дни видовое разнообразие вдвое возросло. Среди новых видов три переселенца из Америки, о которых речь была выше. Они стали обычными обитателями водоёмов почти по всей России или в её отдельных регионах. Четвёртый вид – реинтродуцированный евразийский бобр, который сейчас не только широко расселился, но и, будучи экосистемным инженером, привёл к существенным преобразованиям околоводных местообитаний [Завьялов, 2015; Бобры..., 2018].

Полученные результаты по прогнозу будущих инвазий околоводных млекопитающих трёх интродуцированных видов показывают высокую пригодность для их жизни обширных площадей европейской части России и многих регионов в азиатской части. Можно ожидать их устойчивого существования и продолжения вызванных ими модификаций экосистем.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (Esri Sales Order number 3128913; Esri Delivery number 81833751, User custom rnumber 535452).

Финансирование работы

Статья подготовлена в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.М. Неронов. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. 232 с.
 Бобры в заповедниках европейской части России // Труды государственного природного заповедника «Рдеский» / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. Великие Луки: Великолукская типография, 2018. Т. 4. 536 с.
 Валенцев А.С., Снегур П.П., Примак Т.И. Итоги акклиматизации американской норки в Камчатском крае // Вестник охотоведения. 2022. Т. 19. № 3. С. 143–150.
 Головатин М.Г., Соколов В.А. Распространение ондатры на Ямале (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 189–191.

- Головнюк В.В., Соловьёв М.Ю., Поповкина А.Б. Находки некоторых видов позвоночных на краях ареалов в низовьях реки Хатанга (юго-восточный Таймыр) // Fauna Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 48–61.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 308 с.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Фёдоров Ф.В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 200 с.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Фёдоров Ф.В. Европейский (*Castor fiber*) и канадский (*Castor canadensis*) бобры на Северо-Западе России // Зоологический журнал. 2008а. Т. 87. № 3. С. 348–360.
- Данилов П.И., Фёдоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Роль некоторых североамериканских видов животных в прибрежных биоценозах Карелии // Естественные науки. 2008б. № 3. С. 20–24.
- Животный мир Вишерского края: позвоночные животные / Ред. А.И. Шепель. Пермь: Книжный мир, 2004. 208 с.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Захаров Е.С., Сметанин Н.Н., Сидоров И.А., Захарова О.И., Филиппова В.В., Захарова Н.Н. Распространение ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) и американской норки (*Neovison vison* Schreber) в Якутии (Северо-Восточная Азия, Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3.
- Каньшиев В.Я. История и современное состояние популяции бобров на территории национального парка «Водлозерский» // Труды гос. природн. заповедника «Кивач». Вып. 7. Петрозаводск, 2016. С. 161–165.
- Кассал Б.Ю. Инвазия ондатры в Омской области // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 46–60.
- Каштанов С.Н., Сальникова Л.Е. Алеутская болезнь норки: эпидемиологические и генетические аспекты // Успехи современной биологии. 2017. Т. 137. № 5. С. 468–478.
- Контримовичус В.Л. Гельминтофауна куньих и пути её формирования. М.: Наука, 1969. 432 с.
- Коняев С.В., Малкина А.В., Иванова Н.В., Клепцына Е.С. Фауна гельминтов охотничье-промышленных животных Томской области // Ветеринария Кубани. 2022. № 3. С. 32–34.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Популяционная биология куньих (лесная куница, лесной хорь, американская норка, европейская норка). М.: Тов-во научных изданий КМК, 2020. 215 с.
- Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Изд-во Центросоюза, 1957. 531 с.
- Лавров Н.П. История акклиматизации ондатры и её современный ареал // В кн.: Ондатра. Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. С. 39–47.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стажеев В.В., Глазов Д.М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 191 с.
- Мазур О.Е., Фомина А.С. Обнаружение *Echinococcus multilocularis* (Leuckart, 1856) у ондатры (*Ondatra zibethicus*) дельты реки Селенги (Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 38–43.
- Максимов А.А., Харитонова Н.Н. Болезни ондатры в СССР // Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР. Новосибирск: Наука, 1975. С. 18–31.
- Масленникова О.В., Стрельников Д.П. Влияние среды обитания на заражённость американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) гельминтами // Дальневосточный аграрный вестник. 2020. № 4 (56). С. 88–96.
- Матюшкин Е.А. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 9. С. 1277–1291.
- Насимович А.А. Акклиматизация, население животных и зоогеография // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие) / Ред. О.Л. Россолимо, В.А. Долгов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. С. 34–50.
- Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В. Структура и динамика сообществ млекопитающих Западного Казахстана. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2017. 980 с.
- Ондатра. Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. 542 с.
- Петросян В. Г., Осипов Ф.А., Кривошеина М.Г., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А. Применение ансамблевого подхода для создания моделей динамики ареалов самых опасных инвазионных видов растений России в условиях глобальных климатических изменений // Математическое моделирование в экологии // Мат-лы Седьмой Национальной научн. конф. с международным участием, 9–12 ноября 2021 г. / Ред. П.Я. Грабарник, Д.О. Логофет. Пущино: ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2021. С. 96–98.
- Платонов А.Е., Ciccozzi M., Карань Л.С., Якименко В.В., Lo Presti A., Rezza G. Современные методы изучения филогенеза вирусов (на примере вируса омской геморрагической лихорадки) // Эпидемиология и инфекционные болезни. Актуальные вопросы. 2014. № 2. С. 57–64.
- Ромашов Б.В. Гельминты речных бобров: *Castor fiber* и *Castor canadensis*. Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2015. 214 с.
- Ромашов Б.В., Рогов М.В., Беспалова Н.С., Манжурина О.А., Скогорева А.М., Ромашова Н.Б. Галюзина Н.А., Фофанова Е.Н., Меза Х. Наиболее распространённые природно-очаговые гельминтозы в Воронежской области – эпидемиологические риски // Теория и практика паразитарных болезней животных. 2013. № 14. С. 317–320.
- Рудаков Н.В., Ястребов В.К., Якименко В.В. Эпидемиология омской геморрагической лихорадки. // Эпидемиология и Вакцинопрофилактика. 2015. 14 (1). С. 39–48. <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2015-1-39-48>

- Савельев А.П. Изменение гельминтофауны бобров в результате искусственного расселения // Паразитол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Мат-лы 2-й Междунар. науч. конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2005. С. 173–177.
- Савельев А.П., Штуббе М., Штуббе А., Путинцев Н.И., Олейников А.Ю. Перемещения бобров в естественной обстановке и в местах интродукции // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. № 2. С. 340–344.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сафонов В.М., Захаров Е.С., Корякина Л.П. Ценные виды млекопитающих Северной Якутии // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. № 11. С. 88–93.
- Скуматов Д.В., Бельтюкова З.Н. Распространение алеутской болезни норок у свободноживущих куньих // VIII Молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2002. С. 54–56.
- Сосин В.Ф. Некоторые особенности расселения ондатры на Ямале // Сб.: Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал / Ред. В.С. Балахонов. Екатеринбург: Урал. изд. фирма «Наука», 1995. С. 141–145.
- Тарасов М.А., Поршаков А.М., Казакова Л.В., Кресова У.А., Романов Р.А., Слудский А.А. Современный кадастр видов носителей туляремийного микроба в очагах разных типов на территории России // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2019. Т. 19. № 1. С. 70–78.
- Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае / Ред. А.А. Максимов. Новосибирск: Книжное изд-во, 1958. 139 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницаобразных / Отв. ред. В.И. Евсиков. Новосибирск: Наука; Сиб. изд. фирма, 1994. 221 с.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Фёдоров Ф.В., Данилов П.И. Характеристика населения канадского бобра Костомушского заповедника // В кн.: Бобры в заповедниках европейской части России. Труды государственного природного заповедника «Рдейский» / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. Великие Луки: Великолукская типография, 2018. Т. 4. С. 40–51.
- Фомина А.С., Мазур О.Е., Пронин Н.М. Новые данные о заражённости ондатры trematodой *Quinqueserialis quinqueserialis* (NOTOCOTYLIDA: Notocotylidae) в дельте реки Селенги // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2012. Т. 5. № 4. С. 155–158.
- Чашухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 133 с.
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. 103 с
- Чибыев В.Ю. Ондатра аласных экосистем Лено-Амгинского междуречья: систематика, экология, воздей-ствие на аласные биогеоценозы, биотехния. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2010. 131 с.
- Чибыев В.Ю., Мордосов И.М. Методика расчёта разрушения береговой линии водобёmov роющей деятельностью ондатры // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2006. Т. 3. № 1. С. 134–135.
- Шалдыбин Л.С. Гельминты ондатры с территории бывш. СССР // В кн.: Ондатра. Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. С. 444–461.
- Шихова Т.Г., Ширяев В.В. Таксономический состав моллюсков в рационе ондатры *Ondatra zibethicus* (L., 1766) на инвазионной территории // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2019. Т. 124. № 3. С. 3–12.
- Янушевич А.И., Айзин Б.М., Кыдыралиев А.К. и др. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Илим, 1972. 463 с.
- Ястребов В.К., Якименко В.В. Омская геморрагическая лихорадка: итоги исследований (1946–2013) // Вопросы вирусологии. 2014. Т. 59. № 6. С. 5–11.
- Aguiló-Gisbert J., Padilla-Blanco M., Lizana V., Maiques E., Muñoz-Baquero M., Chillida-Martínez E., Cardells J., Rubio-Guerri C. First Description of SARS-CoV-2 Infection in Two Feral American Mink (*Neovison vison*) Caught in the Wild // Animals (Basel). 2021 May 16; 11 (5):1422. doi: 10.3390/ani11051422.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. Silva DPSpThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // Ecography. 2015. 38 (5): 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alabia I.D., Saitoh S.I., Igarashi H., Ishikawa Y., Usui N., Kamachi M., Awaji T. and Seito M. Ensemble squid habitat model using three-dimensional ocean data // ICES Journal of Marine Science. 2016. 73 (7). P. 1863–1874.
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS): Assessing the accuracy of distribution models // J. Appl. Ecol. 2006. 43. 1223–1232.
- Argunov A.V. Alien species of the mammalian fauna in Yakutia // Russ. J. Biol. Invasions. 2018. Vol. 9. No. 4. P. 313–326.
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F. Will climate change promote future invasions? // Global Change Biology. 2013. 19 (12): 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>
- Birnbaum C. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Neovison vison* (Электронный ресурс) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS // (www.nobanis.org). Date of access x/x/201x. 2013. Downloaded 18.06.2018.
- Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // Biological Conservation. 2007. 134 (4). P. 470–483. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.09.006
- Bonesi L., Tom M. *Neovison vison* Schreber (American mink) // A Handbook of Global Freshwater Invasive Species / R.A. Francis (Ed.). London; New York, Earthscan, 2012. P. 378–390.

- Bos D. Information on measures and related costs in relation to species included on the Union list: *Ondatra zibethicus* (Электронный ресурс) // Technical note prepared by IUCN for the European Commission. 2017 // (<https://circabc.europa.eu/sd/a/7cf3a0bb-8ac3-48be-8e12-12c7783caa3e/TSSR-2016-003%20Ondatra%20zibethicus.pdf>). Проверено 18.12.2022.
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K. Evaluating resource selection functions // Ecological Modelling. 2002. 157 (2–3): 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Carlsson N.O.L., Jeschke J.M., Holmqvist N., Kindberg J. Long-term data on invaders: when the fox is away, the mink will play // Biol Invasions. 2010. Vol. 12. P. 633–641. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9470-z>
- CBD (Convention on Biological Diversity) Strategic Plan for Biodiversity (2011–2020) and the Aichi Biodiversity Targets. 2010. Report № UNEP/CBD/COP/DEC/X/2, https://doi.org/10.1007/978-94-007-6172-8_119-2.
- Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity. 15/27. Invasive alien species. CBD/COP/DEC/15/27. 19 December 2022. Montreal, Canada. 22 pp. // (<https://www.cbd.int/decisions/cop/?m=cop-15>). Проверено 19.03.2023.
- Dewas M., Herr J., Schley L., Angst C., Manet B., Landry P., Catusse M. Recovery and status of native and introduced beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in France and neighboring countries // Mammal Review. 2012. Vol. 42. P.144–165.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). ArcGIS Desktop 10.4.1. ESRI, Redlands, California. 2017.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: New 1-km Spatial Resolution Climate Surfaces for Global Land Areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37. P. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (Электронный ресурс) // (gbif.org). Проверено 19.12.2022.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat suitability and distribution models. Cambridge University Press, 2017. 496 p. <https://doi.org/doi.org/10.1017/9781139028271>
- Halvorsen R., Mazzoni S., Dirksen J., Nasset E., Gobakken T., Ohlson M. How important are choice of model selection method and spatial autocorrelation of presence data for distribution modelling by MaxEnt? // Ecological Modelling. 2016. 328: 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.021>
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // Ecological Modelling. 2006. Vol. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2006.05.017>
- Kadleca R.H., Pries J., Mustard H. Muskrats (*Ondatra zibethicus*) in treatment wetlands // Ecological Engineering. 2007. Vol. 29. Is. 2. P. 143–153.
- Kauhala K. Minkki // In: Lindén H., Hario M., Wikman M. (eds). Riistan jäljille. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Edita, Helsinki. 1996. P. 72–75.
- Khlyap L., Andronova R., Kutenkov A., Valencev A., Osipov F., Petrosyan V. Database of North American beaver (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) in Russia. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences. 2021. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/5qnbjg> accessed via GBIF.org on 2021-07-13
- Khlyap L.A., Warshavsky A.A., Bobrov V.V. Diversity of Alien Mammal Species in Different Regions of Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 293–299. DOI: [10.1134/S2075111711040059](https://doi.org/10.1134/S2075111711040059)
- Kisleyko A.A., Dinets V., Grishchenko M.Y., Kozlovskiy E.E., Khlyap L.A. The European Mink (*Mustela lutreola*) on Kunashir Island: confirmed survival 40 years after introduction // Mammal Study. 2022. Vol. 47. No. 3. P. 155–164. DOI <https://doi.org/10.3106/ms2021-0044>
- Kovalev S.Y., Mazurina E.A. Omsk hemorrhagic fever virus is a tick-borne encephalitis virus adapted to muskrat through host-jumping // Journal of Medical Virology. 2022. Vol. 94 (6). P. 2510–2518. <https://doi.org/10.1002/jmv.27581>
- Kunming-Montreal Global biodiversity framework CBD/COP/15/L25. 18 December 2022. Montreal, Canada. 13 pp. // (<https://www.cbd.int/article/cop15-final-text-kunming-montreal-gbf-221222>). Проверено 19.03.2023.
- Lobo J.M., Jimenez-Valverde A., Hortal J. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography. 2010. 33 (1): 103–114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A., Real R. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models // Global Ecology and Biogeography. 2008. 17 (2): 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Müller-Schwarze D. The Beaver: Its Life and Impact (2nd edn). New York: Cornell University Press, 2011. 192 p.
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models // Methods in Ecology and Evolution. 2014. 5 (11): 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi B., Hamm N.A.S., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // Ecography. 2014. 37 (2): 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative zoology. 2008. No. 3. P. 83–94.
- Nolet B.A., Rosell F. Comeback of the beaver *Castor fiber*: An overview of old and new conservation problems // Biological Conservation. 1998. Vol. 83. 165–173. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00066-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00066-9)
- OANO (Overview of the Aichi-Nagoya Outcomes). The Strategic Plan for Biodiversity 2011–20, the Aichi Biodiversity Targets and National Implementation, David Duthie, CBD Secretariat Istanbul, Turkey, October 2011.

2011. 29 pp. // (<https://www.cbd.int/doc/nbsap/nbsapc-bw-casi-02/nbsap-istanbul-scbd-nagoya-outcomes-national-implement.pdf>). Проверено 18.12.2022.
- Oleynikov A.Yu. Distribution of native and introduced semiaquatic mammals in Sikhote-Alin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 3. P. 180–189.
- Parker H., Nummi P., Hartman G., Rosell F. Invasive North American beaver *Castor canadensis* in Eurasia: a review of potential consequences and a strategy for eradication // Wildlife Biology. 2012. Vol. 18 (4). P. 354–365.
- Patterson B.D., Ramírez-Chaves H.E., Vilela J.F., Soares A.E.R., Grewe F. On the nomenclature of the American clade of weasels (Carnivora: Mustelidae) // Journal of Animal Diversity. 2021. Vol. 3 (2). P. 1–8. DOI 10.29252/JAD.2021.3.2.1.
- Petitpierre B., Kueer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // Science. 2012. 335 (6074): 1344–1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Zavyalov N.A., Goryainova Z.I., Dergunova N.N., Omelchenko A.V., Bessonov S.A., Albov S.A., Marchenko N.F., Khlyap L.A. Patterns of population dynamics of Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) after reintroduction into nature reserves of European part of Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 4. P. 355–373.
- Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Zavyalov N.A., Khlyap L.A., Dergunova N.N., Osipov F.A. Modelling of competitive interactions between native Eurasian (*Castor fiber*) and alien North American (*Castor canadensis*) beavers based on long-term monitoring data (1934–2015) // Ecological Modelling. 2019a Vol. 409. 1 October 2019. 108763 <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD.EL.2019.108763>
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // Salamandra. 2019b. 55 (3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // Mathematics. 2020. 8 (8). 1329. <https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshawsky A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // NeoBiota. 2023. 82: 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. // Ecological Modelling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Pridannikov M.V., Zinovjeva S.V., Khudyakova E.A., Limanseva L.A., Osipov F.A., Dergunova N.N., Petrosyan V.G. Range dynamics of potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Skarbilovich, 1959 under conditions of global climate change in Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 510–529. DOI: 10.1134/S2075111722040099
- QGABT (Quick guide to the Aichi Biodiversity Targets). 2021. CBD, 2 pp. // Available online: (<https://www.cbd.int/doc/strategic-plan/targets/T9-quick-guide-en.pdf>). Проверено 18.12.2022.
- Radosavljevic A., Anderson R.P. Making better MaxEnt models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. Journal of Biogeography. 2014. 41: 629–643. <http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Robertson P.A., Adriaens T., Lambin X., Mill A., Roy S., Shuttleworth C.M., Sutton-Croft M. The Large-Scale Removal of Mammalian Invasive Alien Species in Northern Europe // Pest Management Science. 2016. <https://doi.org/10.1002/ps.4224>.
- Rodda G.H., Jarnevich C.S., Reed R.N. Challenges in identifying sites climatically matched to the native ranges of animal invaders // PLoS ONE. 2011. 6 (2): e14670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014670>
- Rosell F., Campbell-Palmer R. Beavers. Ecology, Behaviour, Conservation, and Management. Oxford, UK: University press, 2022. 454 p.
- Rozhnov V.V. Extinction of the European mink: ecological catastrophe or a natural process? // Lutreola. 1993. No. 1. P. 10–16.
- Rutovskaya M.V., Onufrenya M.V., Onufrenya A.S. Russian desman at the edge of disappearance // Nature Conservation Research. Заповедная Наука. 2017. Vol. 2 (Suppl. 1). P. 100–112. DOI: 10.24189/ncr.2017.020
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia & Moscow: Pensoft Publishers, 2005. 336 p.
- Skumatov D.V., Saveljev A.P. The distribution of European mink in Russia and estimation of trapping impact // In: Proceedings of the International Conference on the Conservation of European Mink (*Mustela lutreola*), 5–8 November 2003. Logroño, Spain, 2006. P. 253–266.
- Tabor J.A. and Koch J.B. Ensemble models predict invasive bee habitat suitability will expand under future climate scenarios in Hawai‘I // Insects. 2021. 12 (5). P. 443.
- Tenovuo R. Minkki saaristoalueilla // Suomen riista. Helsinki, 1963. No. 16.
- Thuiller W., Georges D., Gueguen D., Engler R., Breiner F. Ensemble Platform for Species Distribution Modeling (Электронный ресурс) // (<https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>). Accessed on July 6, 2021.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Ara_ugo M.B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // Ecography. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // Ecography. 2010. 33: 607–611, doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Warren D.L., Seifert S. Ecological niche modeling in MaxEnt: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria // Ecological Applications. 2011. 21 (2): 335–342.

THE MOST DANGEROUS INVASIVE NEAR-WATER MAMMALS IN RUSSIA: ENSEMBLE MODELS OF SPATIAL DISTRIBUTION

© 2023 Khlyap L.A.*¹, Warshavsky A.A., Dergunova N.N., Osipov F.A., Petrosyan V.G.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia
e-mail: [*khlyap@mail.ru](mailto:khlyap@mail.ru)

The potential ranges of three near-water mammals included in the list of the 100 most dangerous invasive species of Russia (Canadian beaver, Muskrat, American mink) were presented. Maps of suitable habitats of species were created by ensemble modeling of spatial distribution of species (eSDM) based on global species occurrence records in native and invasive range, bioclimatic variables characterizing the current climate. The efficiency of the construction of ensemble models as compared to individual models (iSDM) is evaluated. The results of analysis of consequences of invasions of near-water mammals are presented and the features of control of number and limitation of their distribution in the future on the territory of Russia are considered. The patterns of formation of the invasive part of the range of alien near-water mammals are summarized and suitable regions for their future invasions are predicted.

Keywords: muskrat, Canadian beaver, American mink, SDM, ensemble modeling, invasions.

МИКРОЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ГОРБУШИ ИЗ РЕК БАРЕНЦЕВОМОРСКОГО И ОХОТОМОРСКОГО БАССЕЙНОВ

©2023 Христофорова Н.К.^{a,b}, Литвиненко А.В.^{c,*}, Алексеев М.Ю.^d, Цыганков В.Ю.^a

^a Институт Мирового океана, Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690091, Россия

^b Тихоокеанский институт географии РАН, Владивосток, 690041, Россия

^c Институт естественных наук и техносферной безопасности, Сахалинский государственный университет, Южно-Сахалинск, 693008, Россия

^d Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО», Мурманск, 183038, Россия

*e-mail: litvinenko.av@bk.ru

Поступила в редакцию 18.09.2022. После доработки 20.03.2023. Принята к публикации 10.05.2023

Определены концентрации Pb, Cd, Ni, Cu и Zn в горбуше-вселенце, зашедшей на нерест в реки Кола и Тулома Кольского п-ова, впадающие в Баренцево море, в июле 2019 г. Проведено сравнение содержания микроэлементов в органах и тканях горбуши, интродуцированной в Евро-Арктических водах России, и горбуши из её естественного ареала, вернувшейся для нереста в реки островов Сахалин и Итуруп в 2016–2018 гг. Установлено, что во всех органах и тканях баренцевоморской горбуши заметно преобладают концентрации Zn, Cu и Ni, в охотоморской горбуше – Pb и Cd. Очевидно, что различия в микроэлементном составе рыб вызваны условиями нагула. В Баренцевом море они формируются под влиянием Гольфстрима, а также антропогенно-техногенного воздействия Кольского п-ова, характеризующегося добычей, переработкой и выплавкой ряда металлов, прежде всего, Ni и Cu, а также Zn. В Сахалино-Курильском бассейне микроэлементный состав лососей формируется под влиянием природных факторов – вулканизма и апвеллингов. Стада горбуши во время нагула и миграций в Тихом океане пересекают высококормную и в то же время геохимически импактную природную зону, образуемую Курильской грядой и Курило-Камчатской впадиной, поставляющей химические элементы в поверхностные воды. Здесь в рыбе наиболее заметно повышена концентрация Pb. Освоению интродуцированной горбушей нового региона способствует происходящий в последние годы рост температуры в водах Северной Атлантики, поэтому количество рыбопродукции в ней будет расти. Овладение горбушей новых районов обитания ставит перед наукой задачи наблюдения за динамикой её численности, принятия адекватных мер по регулированию промысла и контроля качества рыбы.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, микроэлементы, Кольский полуостров, Баренцево море, Охотское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-272-287

Введение

В последнее десятилетие общий вылов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в российских тихоокеанских водах ежегодно превышает 350 тыс. т, в 2018 г. он достиг рекордного количества – 686 тыс. т. Эти рыбы играют важную роль в экономике России благодаря своей высокой пищевой и товарной ценности, причём для отдельных районов Дальнего Востока, например, Сахалинской обл. и Камчатского края, лососёвое рыболовство, искусственное воспроизводство и переработка уловов, как главные отрасли рыбного хозяйства, являются основой экономики и занятости населения. Наиболее многочисленным видом тихоокеанских лососей, как по

азиатскому, так и по американскому побережью Северной Пацифики, является горбуша (*O. gorbuscha*). В российских водах этот вид лососей имеет основное промысловое значение.

В реках Евро-Арктического региона горбуша «закрепилась» в начале 1980-х гг., несмотря на многочисленные попытки Главрыбвода СССР интродуцировать этот вид с Дальнего Востока, начиная с 1930-гг. Тогда предполагали, что горбуша освоит резервную кормовую базу Белого моря и не будет совершать дальних миграций.

Только после завоза в 1985 г. икры горбушки, взятой от производителей из р. Ола Магаданской обл., удалось добиться устой-

чивых заходов горбуши нечётной линии. На протяжении десятилетий над искусственным воспроизведением этого вида трудились несколько рыбоводных заводов Кольского п-ова. В течение десятилетнего периода она распространилась по всем рекам Белого моря [Алтухов и др., 1997; Салменкова, 2016].

Начиная с 2003 г. популяция горбуши воспроизводится самостоятельно, без участия рыбоводов. И в настоящее время можно утверждать, что вид, по крайней мере, его линия нечётных лет, прижился в условиях «нового ареала» [Гордеева и др., 2015].

В последние 20 лет количество горбуши нечётной линии в реках Кольского п-ова значительно выросло. Промышленное освоение её в Мурманской обл. всеми направлениями лова имеет значительную перспективу развития, поскольку запас нечётной линии быстро растёт. По данным официальной статистики, общий вылов в 2015 г. составил 160 т, в 2017 г. – 280 т, в 2019 – 380, в 2021 – более 600 т [Состояние запасов..., 2021].

Производители горбуши мигрируют не только в российские реки бассейнов Баренцева и Белого морей, но и в реки ряда североевропейских государств, где горбушу считают опасным вселенцем, угрозой для атлантического лосося, призывая общественность предпринимать всевозможные меры для уничтожения «вида-оккупанта» [Pettit, 2017; Nielsen et al., 2020]. Негативному восприятию горбуши в новом районе обитания в немалой степени способствует и современный взгляд на межрегиональную интродукцию животных, согласно которому любое перемещение за пределы естественного ареала определяется не иначе как биологическое загрязнение (инфекция) [Зеленников и др., 2006].

Публикации в изданиях стран Североатлантического бассейна: Норвегии, Исландии, Дании, Ирландии, Великобритании, Франции, Германии, сообщают, что горбуша-вселенец к настоящему времени широко распространялась в их морских и внутренних пресных водах [Whelan, 2017; Sandlund et al., 2019; Paulsen et al., 2021]. Имеются сведения о проникновении горбуши в реки Канады и Гренландии [Whelan, 2017; Assessment of the risk..., 2020]. В пределах морских аква-

торий этих государств, а также в реках стали частыми поимки рыб этого вида. Из-за высокого стреинга, характерного для горбуши, уже после первых выпусков её молоди, полученной от завезённой на Кольский п-ов икры, единичные экземпляры рыб, возвращающихся на нерест, практически сразу начали отмечать в реках многих стран [Азбелев, Яковенко, 1963; Алексеев и др., 2019], однако вспышка численности пришлась на последние годы [Sandlund et al., 2019]. Тем не менее, относительно небольшое количество зафиксированных поимок (десятки или сотни экземпляров) даёт основание полагать, что лишь незначительная доля вселенцев заходит в реки североатлантических государств на нерест. Основное же количество производителей горбуши мигрирует на нерест в реки Кольского п-ова, где её численность в нечётные годы оценивают в сотни тысяч экземпляров [Состояние запасов..., 2021].

Для решения задач по управлению запасами вселенца вызывает несомненный интерес вопрос о районах нагула и путях морских миграций горбуши, интродуцированной в реки Кольского п-ова, который на сегодняшний день изучен крайне слабо.

Если результативные программы мечения молоди атлантического лосося (сёмги) естественного и заводского происхождения в реках осуществлялись неоднократно [Азбелев, Лагунов, 1956; Бакштанский, Несторов, 1973; Бакштанский и др., 1976; и др.], то к интродуцированной горбуше до настоящего времени современных методик мечения рыб не применяли.

Наиболее вероятно, что горбуша распространяется на той же акватории, что и сёмга. Районы нагула и миграций производителей и постсмолов атлантического лосося (как и, предположительно, горбуши) из рек Кольского п-ова находятся, преимущественно, в Норвежском море. Область нагула – тёплое Норвежское течение, являющееся северной ветвью Гольфстрима. Миграции интродуцированной горбуши к местам морского нагула документально не подтверждены, но, по-видимому, её молодь, может мигрировать такими же путями, что и молодь атлантического лосося, используя энергию морских течений.

Рассматривая возможные пути миграций постсмолтов сёмги из баренцевоморских рек Кольского п-ова, Г.Г. Новиков и К.В. Кузишин [1990] предположили, что они могут мигрировать сначала не в западном, а в восточном и северо-восточном направлении, к берегам Новой Земли, и далее – по струям западной ветви Новоземельского течения. В то же время известно, что осенью-зимой подросшие экземпляры скатившейся из рек сёмги встречались в уловах на восток до о. Колгуев в поверхностном слое (0–10 м) [Шестопал, 1976]. Дальнейшее её передвижение может проходить вдоль стыка холодных и тёплых течений вдоль берегов Новой Земли, Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена, после чего она попадает в Норвежское море и доходит до зоны Фарерских островов. Сроки миграции молоди из рек Кольского п-ова совпадают с началом гидрологической весны в этих районах, то есть с развитием кормовой базы. Данная гипотеза подтвердилась при анализе результатов работы российских судов в этих районах в 2002–2005 гг. по приловам постсмолтов лосося (весом до 300 г) при промысле пелагических рыб в районе островов Шпицберген, Ян-Майен и Медвежий [Зубченко, 2006]. Таким образом, постсмолты в период миграции к местам нагула используют энергию морских течений, что имеет приспособительное значение, позволяющее экономить силы. Миграции и нагул производителей и постсмолтов атлантического лосося (как и, предположительно, горбуши) из рек Кольского п-ова происходят в обширнейшей акватории: от о. Ян-Майен, Фарерских островов и побережья Норвегии на северо-западе, западе и юго-западе до Шпицбергена, Новой Земли, Колгуева и бассейна Белого моря на севере, востоке и юго-востоке, преимущественно, в Норвежском море. Область нагула – тёплое Норвежское течение, являющееся северной ветвью Гольфстрима. Норвежское течение, переходящее после мыса Нордкап в Нордкапское, «омывает» северное побережье Кольского п-ова. От этого течения отделяется ветвь – течение Дерюгина, которое входит в горло Белого моря и включается в циркуляцию его вод, выходя обратно через горло в виде течения Тимонова [Степанюк, 2019].

В коротких реках горного типа, характерных для естественного ареала горбуши, её молодь питается мало или вообще не питается [Смирнов, 1975]. Процесс адаптации к морской среде происходит быстро, и мальки начинают как расселяться вдоль побережий, так и удаляться от берегов. В эстuarной зоне молодь горбуши держится от 2 до 7 дней, где она интенсивно истребляется хищниками, но подросшая до массы 600–900 мг молодь уже свободно уходит от хищников и держится открытой воды [Азбелев, 1960; Веселов и др., 2016]. По мере роста молоди её эвригалинность увеличивается и, скатившись в море, молодь нагуливается при океанической солёности (34–36‰) [Зубченко и др., 2004].

В пределах естественного ареала заселение молодью горбуши открытых вод из разных районов происходит в различных направлениях. В сентябре–октябре молодь охотоморской горбуши отходит от берегов и начинает мигрировать в океан в зону Субарктического, или Полярного, фронта, расположивающуюся между 40° и 45° с. ш., которая характеризуется высокой продуктивностью и является пастьбищной зоной тихоокеанских лососей в зимний период. Весной горбуша перемещается в зону нагула – в прикурильские воды Тихого океана, а затем, активно кормясь, направляется на нерест в родные места [Бирман, 1986; Гриценко, 2002; Ефанов, 2003; Шунтов, Темных, 2008, 2011]. Нагуливаясь, выходя на зимовку и мигрируя на нерест, рыбы могут неоднократно появляться в высококормном Курило-Камчатском регионе. Этот район имеет импактные геохимические условия, создаваемые подводным и надводным вулканализмом и апвеллингами, выносящими из глубин Курило-Камчатского жёлоба биогенные и другие элементы [Христофорова и др., 2019].

Представления о путях миграций и местах нагула горбуши помогают получить исследования акваторий, где возможно поступление в её организм тяжёлых металлов. Известно, что водные системы являются коллекторами всех видов загрязнения, как в региональном, так и в глобальном масштабах. Добытые из недр Земли и обогащённые в технологических циклах, многие элементы в окружаю-

щей среде формируют техногенные биогеохимические провинции [Ермаков, 2017]. Присутствие тяжёлых металлов в донных отложениях Баренцева моря, по мнению М.А. Новикова и А.Ю. Жилина [2016], обусловлено комплексом причин и вызвано преимущественно глобальным геохимическим фоном с некоторым вкладом региональной компоненты. Этот фон формируется, в основном, за счёт приноса растворённого и взвешенного вещества с запада Нордкапским течением.

В период морского нагула происходит поступление микроэлементов в организм рыб. Основной путь их поступления – с кормовыми объектами, другой путь – через жабры и кожу [Heath, 2002]. Речной период жизни у горбуши короткий. Выклонувшись и выйдя из нерестового бугра, она, в отличие от кеты, нерки, симы, скатывается в море, не задерживаясь в реке и не питаясь [Шунтов, Темных, 2008; Каев, Животовский, 2017]. Следовательно, источник загрязнения следует искать в пределах морской акватории, где достоверно отмечена интродуцированная горбуша, – Баренцевом, Норвежском и Северном морях [Новиков, Драганов, 2018].

Мониторинг содержания токсичных элементов и соединений в основных промысловых видах водных биоресурсов – атлантической треске, пикше, камбалах, зубатках, беспозвоночных, проводимый Полярным филиалом ФГБНУ «ВНИРО», свидетельствует, что уровни нормируемых [СанПиН, 2002] токсичных элементов в мышцах и печени рыб не превышают допустимых концентраций, за исключением общего мышьяка [Жилин и др., 2018].

В то же время обзор данных показывает, что концентрация цинка и других тяжёлых металлов в печени ластоногих наиболее высока в водах у Южной Норвегии, Великобритании и в Балтике. Основными путями загрязнения арктической и субарктической морской экосистемы являются атмосферный перенос, океанские течения и реки [Savinova et al., 1995]. Результаты анализа печени и мышечной ткани некоторых пелагических и донных видов рыб, выловленных в прибрежных районах Балтийского моря, показали высокие концентрации тяжёлых металлов [Voigt, 1999]. Намного раньше было установлено,

что концентрации цинка, меди, свинца, кадмия и ртути в бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* из Хардангер-фьорда, расположенного в южной Норвегии, в 20–50 раз превышали нормальные уровни [Haug et al., 1974].

В целом, тяжёлые металлы по токсикологическим оценкам «стресс-индексов» занимают второе место среди загрязняющих веществ, уступая только хлорированным углеводородам. Изменение содержания химических элементов в тканях морских рыб вследствие антропогенного воздействия происходит на фоне их природного уровня [Жилин и др., 2018; Лаптева, Плотицына, 2019].

В научной литературе сложилось стойкое представление о ведущей роли Северо-Атлантического течения в переносе загрязняющих веществ от берегов Америки и Западной Европы в Баренцево море. Установлена тенденция снижения их концентраций в направлении с запада на восток, где они, как правило, не превышают фоновых уровней [Матищов и др., 1997; Ильин и др., 2011]. Например, в западной части Баренцева моря в 2006–2007 гг. были выявлены высокие концентрации в воде (мкг/л) кадмия – 29.64, свинца – 20.36, цинка – 81.55 и меди 28.59. Превышение предельно допустимой концентрации (ПДК) в морской воде по указанным металлам составляло от 1.5 до 6 раз. При движении на восток концентрации химических элементов быстро снижались [Корнеев и др., 2008].

По мнению многих исследователей, арктические экосистемы в настоящее время сталкиваются с беспрецедентными экологическими проблемами, в основном, связанными с изменением климата и загрязнением [Box et al., 2019; Huser et al., 2020; АМАР..., 2021]. В Арктике имеются обширные залежи сульфидных руд никеля [Mudd, 2010], и добыча этого ресурса за последнее столетие привела к увеличению воздействия Ni на биоту. Сопутствующие операции по переработке и выплавке никеля, главным образом, на Кольском п-ове, вносят значительный вклад в местные уровни никеля в окружающей среде. На Кольский п-ов приходится 3% глобальных выбросов Ni в атмосферу [АМАР..., 2005].

Повышенный фон ряда тяжёлых металлов (Pb, Cd, Zn, Ni, Cr, Cu), а также As в Баренце-

вом море – естественное явление, проявляющееся как следствие залегания на Кольском и Скандинавском полуостровах руд, содержащих эти элементы. Дополнительным источником поступления служит выброс тяжёлых металлов в атмосферу металлургическими предприятиями, что играет большую роль в формировании состава окружающей среды северных морей России, чем сток впадающих рек [Виноградова, Котова, 2019]. Центральная часть Баренцева моря подвергается воздействию вод Нордкапа и Мурманских прибрежных течений, транспортирующих загрязняющие вещества из североевропейских источников, причём в этой части влияние атмосферного переноса металлов выражено более чётко [Матишов, Голубева, 1998].

Для лососей, обитающих в морской период жизни в верхнем, эпипелагическом слое, решающее значение имеет распределение микроэлементов (в частности, никеля), в толще вод: по наблюдениям Кондо и соавторов [Kondo et al., 2016], уровни этого металла, как правило, самые высокие на поверхности (менее 1 м), в верхнем смешанном слое (до глубины 50 м) и нижележащем галоклине (до 200 м), по сравнению с большими глубинами, а запасы Ni могут находиться в верхней части Северного Ледовитого океана в течение тысячелетий [Kadko et al., 2019].

Сахалино-Курильский регион Дальнего Востока по совокупности природных экологических условий является зоной оптимума в пределах естественного ареала горбуши и кеты [Литвиненко, Христофорова, 2019]. Отсутствие источников промышленного загрязнения и активная динамика северной Пацифики обеспечивают высокое качество рыбной продукции из этих вод.

Тихоокеанское огненное кольцо, начинающееся вулканами Камчатки и продолжающееся вулканами Курильских и Японских островов, а также более южных островных дуг западной Пацифики, включающее подводные и надводные вулканы, является мощным источником геохимического воздействия на морскую среду. Поставщиком химических элементов в окружающую среду являются подводный и надводный вулканизм [Мархинин, 1985] и Курило-Камчатский жёлоб,

благодаря апвеллингу выносящий на поверхность биогенные и другие элементы, формирующие импактные геохимические зоны в северо-западной части Тихого океана.

Условия биогеохимических провинций отражаются в минеральном составе организмов. Наличие в море биогеохимических провинций, определяемых по повышенным концентрациям элементов в организмах, неоднократно подтверждалось анализом содержания металлов (Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, Ni, Cr) в бурых водорослях, двустворчатых и брюхоногих моллюсках, населяющих Курильские острова и обрастающих навигационные буи вдоль северо-западного побережья Тихого океана [Кавун и др., 1989; Малиновская, Христофорова, 1997; Kavun et al., 2002]. Благодаря апвеллингу на поверхность выносятся биогенные [Пропп, Пропп, 1988; Сапожников, 1994] и другие элементы [Малиновская, Христофорова, 1997].

Цель работы: показать различие условий нагула и его отражение на содержании тяжёлых металлов в органах и тканях горбуши из рек баренцевоморского и охотоморского бассейнов.

Материалы и методы

В работе использованы данные, полученные в результате обработки проб половозрелых особей горбуши, отобранных в июле 2019 г. на рыбоучётном заграждении (РУЗ), установленном в р. Кола в 27 км от устья с целью учёта сёмги и в р. Тулома на рыбоходе Нижне-Туломской ГЭС в 12 км от устья. В каждом месте от каждой из 10 особей (пяти самок и пяти самцов) отобранные пробы головы, печени и мышц были заморожены и доставлены во Владивосток для химического анализа. В каждом образце из отобранных органов или тканей определяли содержание Zn, Cu, Ni, Pb и Cd. Всего было проведено 600 индивидуальных измерений. Все элементы определялись из кислотных минерализаторов согласно ГОСТ 26929–94 на атомно-абсорбционном спектрофотометре Shimadzu AA 6800. Точность определения содержания элементов, а также возможное загрязнение образцов во время анализа контролировали путём сравнения с калибровочными растворами.

рами, в том числе с холостым (нулевым) раствором. Точность и прецизионность используемого метода подтверждалась регулярным анализом стандартного образца SRM-1566a (ткань устрицы, Национальное бюро стандартов, США). Для сравнения найденных концентраций использовали полученные в более ранних (2016–2018) исследованиях собственные данные о содержании микроэлементов в органах и тканях горбуши Сахалино-Курильского региона из рек Фирсовка (залив Терпения, юго-восточный Сахалин) и Рейдовая (залив Простор, о. Итуруп). Места сбора проб в устьях рек Сахалина, Итурупа и Кольского п-ова приведены на рис. 1.

Поскольку точных сведений о происхождении горбуши из евро-арктического и сахалино-курильского регионов, взятой для исследований (для чего необходимо анализировать отолиты на предмет наличия метки) не имеется, мы предполагаем, что в обоих случаях рыба могла быть как дикой, так и заводской.

Длины АС, АД и средняя масса тела горбуши из рек бассейнов Баренцева и Охотского морей представлены в табл. 1.

Как можно видеть, интродуцированная горбуша, собранная для исследования в реках бассейна Баренцева моря Кольского п-ова, отличается от курильской горбуши из р. Рейдовая меньшими показателями длины и массы.

Горбуша с Южных Курил многими авторами описывается как отличающаяся доволь-

но крупными размерами, даже по сравнению с сахалинской рыбой. Это обусловлено её приуроченностью к территориальным комплексам, характеризующимся специфическими особенностями нерестовых водотоков (гидрологический режим рек, качество нерестилищ), прибрежных участков моря (кормовая база, термический режим) и климатическим условиями, влияющими на уровень воспроизводства.

Североохотоморская горбуша, интродукция которой, как полагает ряд авторов [Хованский, 2000; Гордеева и др., 2003; Зелеников и др., 2006; и др.], в Евро-Арктическом регионе успешно состоялась, имеет относительно небольшие размеры и массу тела по сравнению с горбушей других районов её воспроизводства: размах колебаний по длине составляет 30–64 см при средних годовых показателях 42–53 см, по массе тела – 0.29–3.50 кг. В пределах естественного ареала наиболее мелкая горбуша обитает в реках Гижигинской губы (североохотоморское побережье): среднемноголетние показатели длины и массы тела которой составляют 46.2 см и 1.20 кг [Овчинников и др., 2018].

Результаты определения концентраций микроэлементов в органах и тканях баренцевоморской горбуши представлены в мкг/г сырой массы и показаны в табл. 2. Для сравнения здесь же приведены наши данные о содержании элементов в горбуше, выловленной в водах Охотского моря в октябре 2016 г. (р.

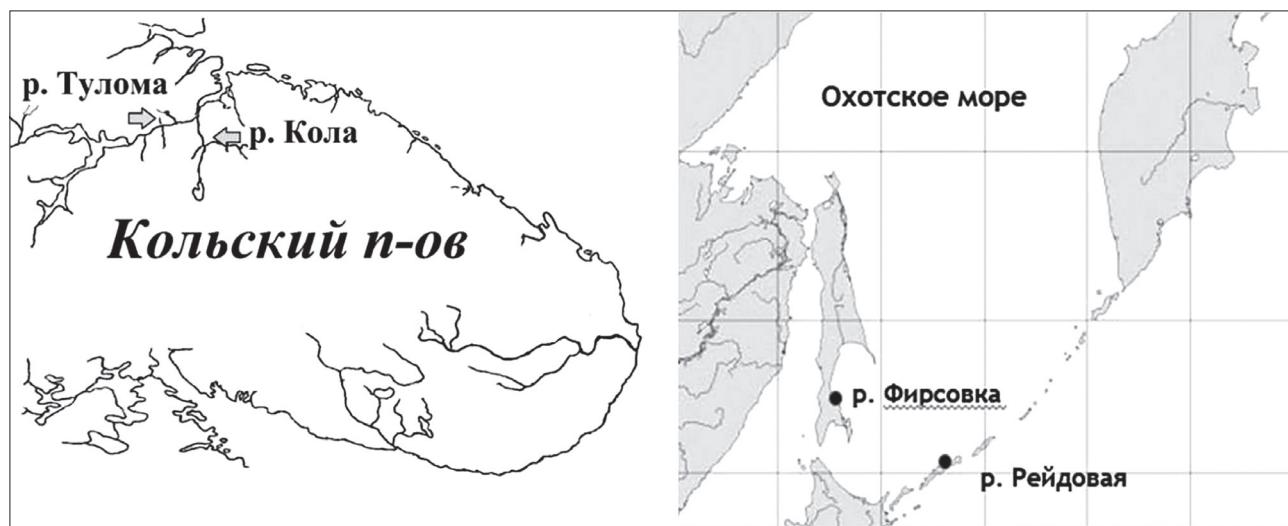


Рис. 1. Места отбора проб горбуши на реках Кола и Тулома (Кольский п-ов) и реках Фирсовка и Рейдовая (Сахалино-Курильский регион).

Таблица 1. Морфометрические показатели производителей горбуши из рек Фирсовка, Рейдовая, Кола и Тулома, 2016–2019 гг.

Дата сбора	Место сбора, пол	Средняя масса тела, г (min–max)	Средняя длина АС, см (min–max)	Средняя длина АД, см (min–max)
Октябрь 2016 г.	р. Рейдовая, ♀	1329 (1278–1380)	47.0 (45–49)	43.0 (41–45)
	р. Рейдовая, ♂	1912 (1686–2362)	53.0 (56–52)	50.0 (52–48)
Сентябрь 2018 г.	р. Фирсовка, ♀	871 (602–1208)	43.6 (39–48)	40.6 (36–45)
	р. Фирсовка, ♂	1376 (1024–1732)	51.6 (47–56)	48.0 (43–52)
Июль 2019 г.	р. Кола, ♀	1093 (737–1615)	44.3 (40–50)	42.0 (38–48)
	р. Кола, ♂	1347 (969–1701)	45.9 (43–49)	43.6 (41–46)
Август 2019 г.	р. Тулома, ♀	1043 (849–1340)	43.8 (42–47)	41.3 (40–44)
	р. Тулома, ♂	1225 (898–1478)	44.8 (42–46)	42.6 (40–44)

Рейдовая, о. Итуруп) и сентябре 2018 г. (р. Фирсовка, юго-восточное побережье о. Сахалин) [Khristoforova et al., 2019]. Среднее значение, стандартное отклонение и достоверность

сравниваемых различий (с использованием U-критерия Манна – Уитни) рассчитывали в программе SPSS Statistics 21 для Mac OS X. Значимость была принята при $P < 0.05$.

Таблица 2. Сравнение содержания микроэлементов в органах и тканях горбуши из Охотского и Баренцева морей (мкг/г сырой массы)

Органы и ткани	Zn	Cu	Ni	Cd	Pb
Река Рейдовая (Охотское море) (2016), диапазон массы рыб 1278–2362 г					
Мышцы	1.96±0.08	0.24±0.08	0.12±0.007	0.14±0.012	0.67±0.050
Печень	3.14±0.07	0.32±0.03	0.18±0.009	0.21±0.018	0.96±0.035
Гонады самцов	3.09±0.05	0.33±0.07	0.18±0.009	0.19±0.034	0.89±0.014
Икра	3.01±0.08	0.29±0.04	0.15±0.036	0.18±0.035	0.84±0.045
Река Фирсовка (Охотское море) (2018), диапазон массы рыб 602–1732 г					
Мышцы	1.93±0.28	0.58±0.20	0.37±0.11	0.06±0.014	0.75±0.26
Печень	3.28±0.85	0.59±0.14	0.34±0.09	0.69±0.13	0.96±0.20
Гонады самцов	1.87±0.33	0.40±0.13	0.29±0.15	0.05±0.05	0.64±0.14
Икра	2.13±0.31	0.48±0.18	0.21±0.06	0.04±0.01	0.51±0.13
Река Кола (Баренцево море) (2019), диапазон массы рыб 737–1701 г					
Мышцы	5.61±1.23	0.59±0.27	0.94±0.38	0.005±0.004	0.208±0.112
Печень	45.91±8.36	70.53±47.78	0.91±0.28	0.122±0.06	0.286±0.072
Гонады самцов	25.26±9.16	6.60±2.71	0.89±0.21	0.006±0.003	0.315±0.085
Икра	19.63±12.23	0.99±0.27	0.84±0.24	0.037±0.062	0.415±0.176
Река Тулома (Баренцево море) (2019), диапазон массы рыб 849–1478 г					
Мышцы	5.90±1.62	1.48±0.58	0.70±0.06	0.005±0.002	0.194±0.075
Печень	41.65±7.07	81.83±49.03	0.82±0.26	0.110±0.066	0.259±0.061
Гонады самцов	26.39±1.01	7.89±0.60	0.78±0.29	0.005±0.001	0.221±0.021
Икра	16.87±5.75	1.22±0.49	0.74±0.14	0.012±0.005	0.328±0.114

Примечание. ПДК (мкг/г сырой массы) в морепродуктах: Pb – 1.0, Cd – 0.2 [СанПиН, 2002]; Pb – 1.5, Cd – 10.0, Zn – 40.0, Cu – 30.0 [FAO, 1983; FAO/WHO..., 1989]; Pb – 0.3, Cd – 0.05 [Commission Regulation..., 2006]; Pb – 1.5, Cd – 0.1 [IFDA..., 2022].

Результаты

Содержание микроэлементов в органах и тканях баренцевоморской и охотоморской горбуши существенно различается (табл. 2). В целом, количество определяемых элементов в мышцах и гонадах охотоморской горбуши уменьшается в ряду $Zn > Pb > Cu > Ni > Cd$, в соответствующих же структурах баренцевоморской горбуши наблюдается смещение в ряду сравниваемых показателей: $Zn > Cu > Ni > Pb > Cd$. Распределение микроэлементов в печени баренцевоморской горбуши иное: здесь содержание меди резко превалирует. Максимальная концентрация меди – 81.83 ± 49.03 мкг/г – обнаружена в печени горбуши из р. Тулома. В печени горбуши из р. Кола количество этого элемента также значительно – 70.53 ± 47.78 мкг/г. Распределение же меди в органах и тканях горбуши из Сахалино-Курильского региона довольно равномерное, хотя её концентрации в рыбах из р. Фирсовка были в 1.5–2 раза выше, чем из р. Рейдовая. Это, возможно, связано с трафиком судов в зал. Терпения и поступлением её в морскую среду с льяльными водами. Си является одним из важнейших металлов для жизнедеятельности организмов и используется в качестве кофермента в процессе метаболизма [Riani, 2012]. Dural et al. [2007] отмечали, что ткань печени очень активна в поглощении и хранении тяжёлых металлов; именно в этом органе происходит индукция большого количества металлотионеинов, образующих необходимый запас металла для удовлетворения ферментативных и других метаболических потребностей [Dural et al., 2007; Gorur et al., 2012]. Однако повышенная концентрация металлов в печени свидетельствует и о хранении их в этом органе [Tere et al., 2008; Riani et al., 2018]. Н.А. Гашкина с соавторами [Gashkina et al., 2020] высказывали предположение, что накопление меди в печени рыб регулируется интенсивностью кроветворения. Верхний порог концентрации Си для печени рыб, представляющий риск токсичности (38.8 мкг/г), предложенный Couture и Pyle [2008], для горбуши из рек Кола и Тулома был превышен практически в 2 раза.

Концентрации меди и цинка в горбуше из рек бассейна Баренцева моря являются наиболее высокими, при этом содержание

элементов в печени различается. Если медь распределена в организмах рыб более контрастно – разница в количестве этого металла в мышцах и печени составляет десятки раз, то цинка в печени больше, чем в других органах, только в разы. Miller с соавторами [1992] считали, что мышца – самый слабый индикатор при обнаружении загрязнения Си и Zn на низком уровне их нахождения в среде. По мнению S. Allen-Gil и V.G. Martynov [1995], низкие концентрации Си и Zn в мышцах могут быть связаны с низким уровнем металлотионеинов.

Уровни содержания цинка в печени и гонадах баренцевоморской горбуши превышали соответствующие значения у охотоморской горбуши в 13–15 раз; при этом допустимые пределы значений Zn для рыбы, рекомендованные FAO/ВОЗ (40 мкг/г), были достигнуты и слегка превышены лишь в печени горбуши из Колы (45.91 ± 8.36 мкг/г). Концентрация этого эссенциального элемента в мышцах горбуши из рек Кола и Тулома, хотя и превышала соответствующие значения в сахалинской и курильской горбуше почти в 3 раза, составляла всего около 6 мкг/г.

Ni, как и Си, ярко характеризует специфику условий Кольского п-ова. Морские воды Евро-Арктического региона являются потенциальной средой для аккумуляции Ni и других микроэлементов бентическими и пелагическими сообществами. Содержание тяжёлых металлов в окружающей среде показывает, что участки с повышенными концентрациями Ni расположены вблизи районов добычи этого элемента.

Количество никеля в органах и тканях баренцевоморской горбуши в 4–7 раз превышало соответствующие значения в охотоморской горбуше. При этом распределение Ni в органах и тканях рыб из обеих рек Мурманской обл. было достаточно равномерным, концентрации его были почти равны. Распределение никеля по органам и тканям сахалинских и курильских рыб также довольно равномерное. Однако есть существенная разница между уровнями содержания микроэлементов в рыбах Сахалина и Курил: в горбуше из р. Фирсовка в мышцах концентрация Ni выше в 3 раза, в печени – в 2 раза, в гонадах самцов

и самок – в 1.5 раза, чем в рыбах из р. Рейдовая на о. Итуруп. Река Фирсовка находится на юго-востоке Сахалина, впадает в юго-западную часть обширного зал. Терпения. Вместе с Анивским, эти заливы, расположенные на самом юге острова, испытывают значительную транспортную нагрузку: рыболовецкие суда всех рангов и размеров, пассажирские суда, нефтепаливные танкеры, перевозчики сжиженного природного газа, угля и др. Можно думать, что именно с этим трафиком связано загрязнение среды никелем. Поскольку никель сопровождает все нефтепродукты, его содержание в среде обусловлено поступлением с судов, работающих на флотском мазуте, а также при сжигании жидкого топлива на береговых ТЭЦ и в котельных. Это поступление составляет основную часть выбросов Ni в атмосферу во всем мире [АМАР..., 2005].

Обязательного санитарного контроля требует токсичный элемент Pb. Он, как можно видеть, резко превалирует в горбуше Сахалино-Курильского региона, что, по-видимому, связано с неоднократным прохождением рыб в морской период жизни в процессе кормовой и анадромной миграций через Курильскую гряду и Курило-Камчатскую впадину, являющуюся природным геохимически импактным и одновременно высококормным районом [Христофорова и др., 2019]. Концентрация свинца в горбуше из островных рек достаточно высока, но ни в мышцах, ни в семенниках самцов, ни в яичниках самок она не достигает допустимых уровней (ДУ); и только в печени рыб содержание этого элемента приближается к допустимой величине (1.0 мкг/г). В рыбах из Баренцева моря его концентрация в органах и тканях существенно ниже; особенно она невысока в лососях из р. Тулома – в 4–6 раз меньше, чем в мышцах и гонадах рыб Сахалина и Итурупа.

Среди определяемых микроэлементов в органах и тканях горбуши Евро-Арктического региона наименьшие концентрации отмечены для кадмия. В мышцах и гонадах самцов из обеих рек его содержание составляло 0.005 и 0.006 мкг/г, в яичниках самок оно было выше в 2–6 раз (0.037 и 0.012, соответственно). Печень рыб из Колы и Туломы, как следует из данных таблицы 2, содержала

значительно большее количество этого токсичного элемента (0.110–0.122 мкг/г). Эти значения были такими же контрастными, как в печени и других органах и тканях горбуши из сахалинской р. Фирсовка. Однако, в отличие от неё, содержание Cd, Ni, Cu и Zn в рыбах из курильской р. Рейдовой было почти равномерно распределено между органами и тканями. Возможно, причиной этого является близость нерестового водотока к месту нагула. Расстояние от него до «родной» реки такое короткое, что рыбы не успевают переварить съеденный корм, что неоднократно отмечалось и нами, и другими исследователями при препарировании рыб. По-видимому, перераспределение такого токсичного элемента, как Cd, требует времени, и рыба, добирающаяся к месту нереста, за длительное время анадромной миграции успевает это сделать. Почти равномерное распределение Cd в органах и тканях рыб из р. Рейдовая имеет одно важное негативное следствие – близкое или почти равное величине ДУ количество этого металла в семенниках (молоках) и икре рыб, потребляемых людьми. А в печени горбуши из р. Колы содержание Cd достигало предельно допустимого уровня (0.1 мкг/г) по требованиям IFDA [2022], не превышая, однако, предельного уровня (0.5 мкг/г), установленного FAO/ВОЗ [1983]. Пример с Cd и его «переводом» в орган детоксикации позволяет предположить, что значительные концентрации Zn и особенно Cu в печени рыб Кольского п-ова обусловлены не только высокими уровнями содержания этих металлов в среде и пище в местах нагула (что видно по их количеству в мышцах и гонадах), но и длительностью перехода к местам нереста.

Обсуждение

Количество микроэлементов в органах и тканях горбуши из рек Кольского п-ова – Колы и Туломы характеризуется в 2–4 раза более высоким содержанием никеля (во всех органах и тканях), в 2.5–3 раза большим количеством цинка (в мышцах), в 2–3 раза большими концентрациями меди (в мышцах), чем в горбуше Сахалино-Курильского региона, пришедшей на нерест в реки Фирсовку и Рейдовую (рис. 2).

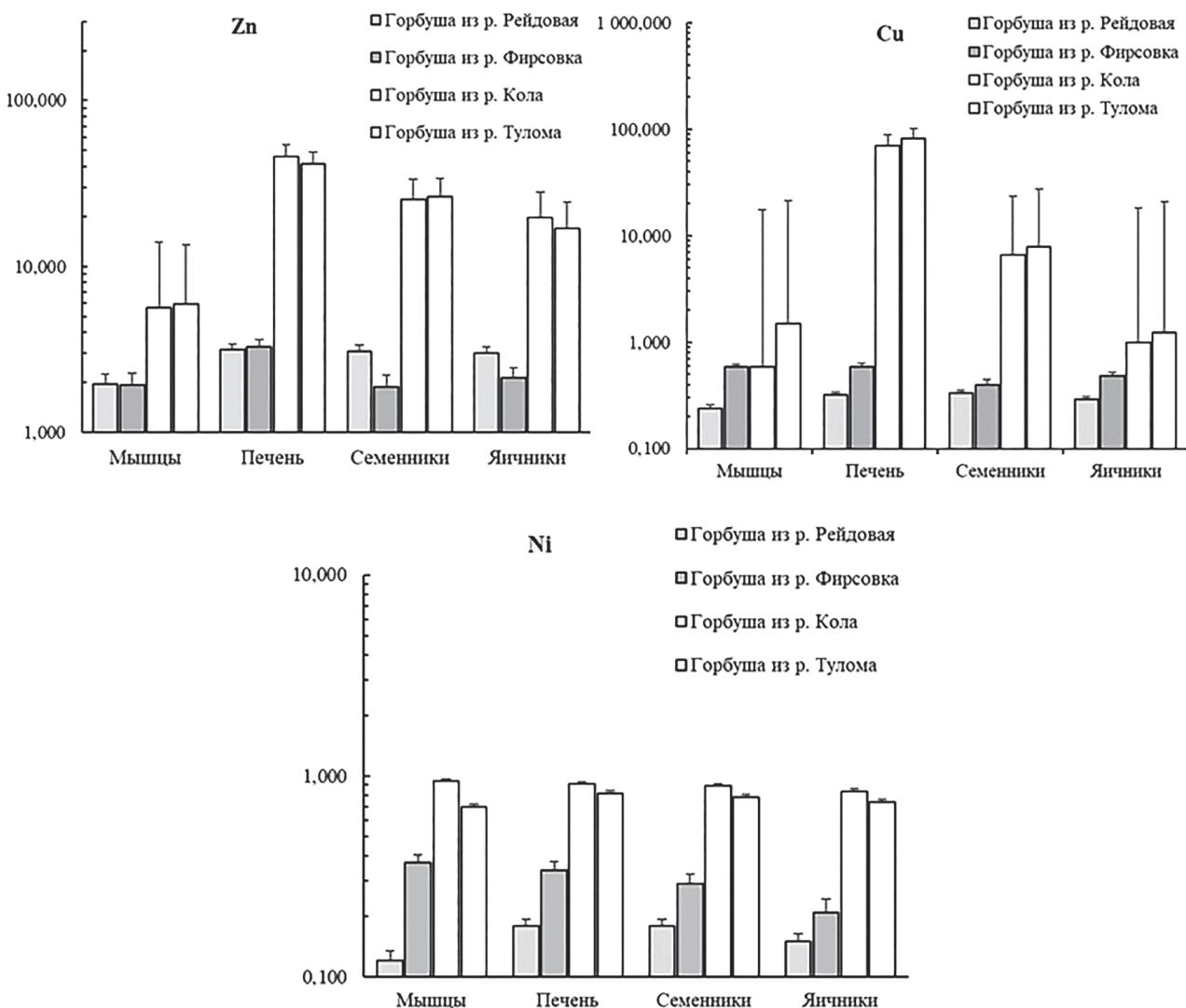


Рис. 2. Концентрации Zn, Cu и Ni в горбуше из рек Рейдовая, Фирсовка, Кола и Тулома, мкг/г сырой массы.

В островных реках горбуша отличается повышенными концентрациями свинца, не превышающими, однако, санитарные нормативы (рис. 3). Баренцевоморская горбуша отличается значительными концентрациями цинка и особенно меди в печени, что свидетельствует об избыточном поступлении этих металлов в организм рыб в специфических геохимических условиях Баренцева моря. Одной из причин, обуславливающих загрязнение вод Евро-Арктического региона тяжёлыми металлами, является течение Гольфстрим, пересекающее Атлантический океан и принимающее поллютанты от США и североевропейских стран, переходящее в Северо-Атлантическое течение, разгружающееся в Баренцевом море.

Экосистема Баренцева моря отличается сравнительно высокой биопродуктивностью

вследствие более благоприятных климатических условий, резко отличающих его по природным характеристикам от других морей Арктики. Наличие обширной Полярной фронтальной зоны обуславливает проникновение тёплых атлантических вод и промежуточное положение моря между арктической и boreальной океаническими системами. Южная часть Баренцева моря не замерзает в течение всего года, а его расположение в зоне полярных широт обуславливает значительную внутригодовую изменчивость инсоляции водной толщи, гидрологического и гидрохимического режимов [Титов, 2003]. Согласно сводке Л.А. Зенкевича «Биология морей СССР» [1963], анализирующей наблюдения гидробиологов 1930–1950 гг., здесь на обильных калянусовых пастбищах (*C. finmarchicus*) в юго-западной части моря в верхних слоях

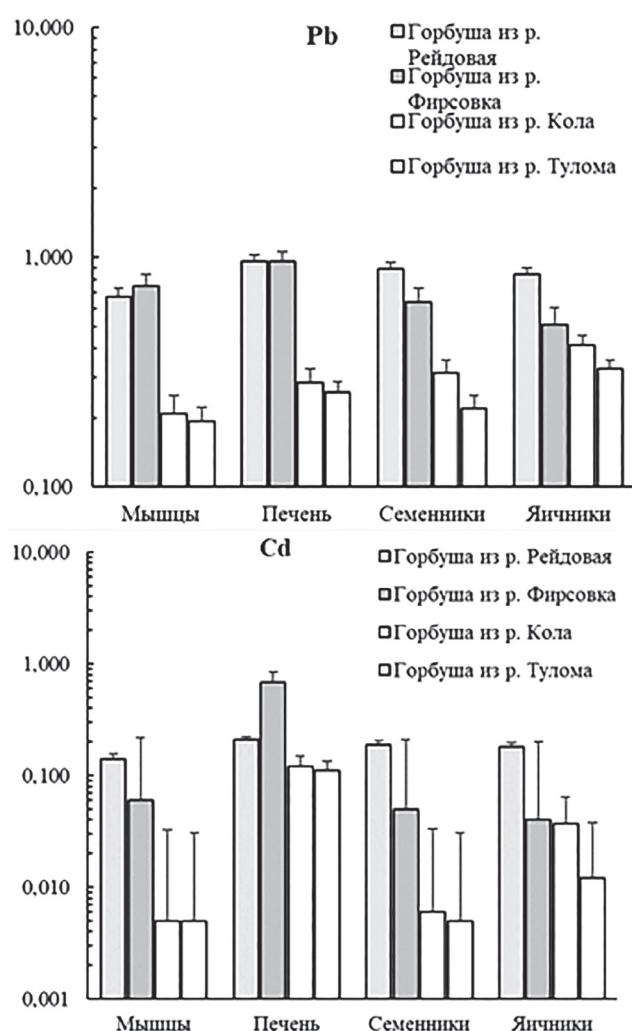


Рис. 3. Концентрации Pb и Cd в горбуше из рек Рейдовая, Фирсовка, Кола и Тулома, мкг/г сырой массы.

(0–25 м) откармливаются громадные массы сельди, мойвы и молоди разных рыб. Постепенно с наступлением лета, от апреля к августу, волна красного калинуса (из-за окраски жировых капель), наиболее ценного в кормовом отношении, смещается с запада на восток и север моря. Несомненно, что в тёплом Норвежском море веслоногие ракообразные, являющиеся одним из основных звеньев пищевой цепи пелагиали, ещё более обильны и имеют несколько генераций. Точно так же, как снижается количество тепла, приносимого атлантическими водами, уменьшается и количество поллютантов, поступающих с ними. По крайней мере, твёрдо установлена тенденция снижения их концентраций в направлении с запада на восток, где они, как правило, уже не превышают фоновых уровней [Матищов, Голубева, 1998].

Ведущая роль Северо-Атлантического течения в переносе загрязняющих веществ из Западной Европы в Баренцево море описана в научной литературе уже несколько десятилетий назад. В 2010 г. это мнение подтвердила группа авторов при изучении поверхностной взвеси в восточной части Северной Атлантики. Тогда было выявлено значительное антропогенное воздействие на её состав, при этом наибольшие концентрации металлов (Cu, Zn, Cr, Ni, Pb) во взвеси, найденные между 45° и 60° с. ш., указывали на индустриальный перенос аэрозольных источников Северной Америки и Европы [Buck et al., 2010]. Современная Норвегия имеет значительные запасы руд железа, титана, ванадия, цинка, синца, меди. С первой половины 1970-х гг. она производит алюминий, ферросплавы, никель, цинк, титан. В стране выплавляются медь и никель, производится металлический цинк и сопровождающий его кадмий, ведётся добыча свинцовых (с примесью серебра) руд [Норвегия..., 1987]. Уже в 1970-х гг. некоторые авторы [Lande, 1977; Melhuus et al., 1978] сообщали о загрязнении тяжёлыми металлами фуксовых водорослей из фьордов западного побережья Норвегии.

Развитие горнорудных производств в Мурманской обл., использующих медно-никелевые, железные, апатит-нефелиновые, редкоземельные и другие руды, является второй причиной загрязнения Евро-Арктического региона тяжёлыми металлами. Несколько крупных предприятий, в том числе «Олкон» с созданным на его базе горно-обогатительным комбинатом по добыче и обогащению магнетит-гематитовых кварцитов, «Североникель» (плавильный завод по переработке сульфидных медно-никелевых руд), и ОАО «Апатит» (горнодобывающий комплекс по добыче и переработке апатит-нефелиновых руд), сосредоточены в районе центральной части Кольского п-ова [Gashkina et al., 2020]. При этом загрязнение от промышленных предприятий, перерабатывающих руду, распространяется не только водным, но и воздушным путём. Кроме того, в Кольском заливе находится крупный торговый порт – Мурманск, а также база Северного флота – Североморск, добавляющие тяжёлые металлы в акваторию бассейна Баренцева моря.

Заключение

Районы морского нагула тихоокеанской горбуши, интродуцированной в Евро-Арктическом регионе, вероятно, приурочены к юго-западной части Баренцева моря, а также к Норвежскому и Северному морям. В данных акваториях отмечаются повышенные концентрации тяжёлых металлов в морской среде и организмах, что обусловлено влиянием Гольфстрима на мелководные акватории Атлантического океана – Северное и Норвежское моря. Кроме того, существует естественный геохимический фон в зоне Кольского п-ова и техногенный вклад, в том числе, аэротехногенный, возникший в результате добычи и переработки руд, при загрязнении акватории морского нагула поллютантами в растворённом и взвешенном состоянии, и последующем их накоплении во всех звеньях трофической цепи.

Как интродуцированная горбуша из Баренцева моря, так и горбуша из Охотского моря, по содержанию в них нормируемых токсичных элементов Cd и Pb отвечают требованиям, предъявляемым российским стандартом к морепродуктам. Наименьшие концентрации среди микроэлементов, найденных в органах и тканях горбуши Евро-Арктического региона, отмечены для кадмия, концентрация этого токсичного элемента составляла тысячные доли мкг/г; в сахалино-курильской горбуше содержание Cd уже превышало десятые доли мкг/г. Однако в печени баренцевоморских лососей количество Cd достигало предельно допустимого уровня по требованиям IFDA (0.1 мкг/г), не превышая предельного уровня, установленного FAO/ВОЗ (0.5 мкг/г).

В горбуше из рек Баренцева моря наиболее высокими являются концентрации Cu, Zn и Ni, при этом разница в количестве меди в мышцах и печени рыб составляет десятки раз. Уровень содержания цинка в печени и гонадах баренцевоморской горбуши превышал соответствующие значения у охотоморской горбуши в 13–15 раз. Ni, как и Cu, наглядно характеризует влияние специфики условий Кольского п-ова. Количество никеля в органах и тканях баренцевоморской горбуши в 4–7 раз превышало соответствующие значения в охотоморской горбуше.

Концентрация свинца в рыбах Кольского п-ова в 4–6 раз ниже, чем в мышцах и гонадах рыб Сахалина и Итурупа, его значения не превышают предельно допустимых значений российского стандарта и FAO, и лишь содержание Pb в гонадах баренцевоморской горбуши (0.42 ± 0.18 – 0.22 ± 0.02) приближается и даже слегка превышает требования европейского стандарта (ЕС).

Более высокие концентрации Zn, Cu и Ni в интродуцированной горбуше и Pb и Cd в лососях из прикурильских вод имеют одни и те же причины – геохимические условия среды. При этом импактность прибрежных вод Атлантики обусловлена антропогенной и техногенной активностью, импактные же зоны в водах Западной Пацифики формируются под влиянием вулканизма и апвеллингов.

Благодарности

Авторы искренне благодарят Н.С. Мюге, заведующего лабораторией молекулярной генетики ФГБНУ «ВНИРО» за помощь, оказанную в доставке проб.

Финансирование

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22–24–00465.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС (86/609 / CEE) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 02.04.1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13.09.1984 № 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

Азбелев В.В. О научно-исследовательских работах по повышению эффективности акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Белого и Баренцева

- морей // Научн.-техн. бюлл. ПИНРО. 1960. № 4 (14). С. 15–19.
- Азбелев В.В., Лагунов И.И. Некоторые данные о морских миграциях сёмги // Вопросы ихтиологии. 1956. Вып. 6. С. 111–120.
- Азбелев В.В., Яковенко М.Я. Материалы по акклиматизации горбуши в бассейне Баренцева и Белого морей // Труды ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 7–26.
- Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В. Зубченко А.В., Шкаталов А.П., Николаев А.М. Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) в реках Мурманской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 2–13.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососёвых рыб. М.: Наука, 1997. 228 с.
- Бакштанский Э.Л., Загураева Л.Ф., Нестеров В.Д. Результаты мечения молоди лосося в 1969–1974 гг. // Тр. ВНИРО. 1976. Т. 113. С. 18–21.
- Бакштанский Э.Л., Нестеров В.Д. Некоторые данные к оценке влияния иностранного промысла на запасы сёмги // Рыбное хозяйство. 1973. № 7. С. 18–21.
- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 1986. 208 с.
- Веселов А.Е., Павлов Д.С., Барышев И.А., Ефремов Д.А., Потуткин А.Г., Ручьёв М.А. Полиморфизм покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56. № 5. С. 571–576.
- Виноградова А.А., Котова Е.И. Загрязнение северных морей России тяжёлыми металлами: поток из атмосферы и речной сток // Геофизические процессы и биосфера. 2019. Т. 18. № 1. С. 22–32.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Махров А.А., Пустовойт С.П. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. 2003. Т. 39. № 3. С. 402–412.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 1. С. 45–53.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 248 с.
- Ермаков В.В. Концепция биогеохимических провинций А.П. Виноградова и её развитие // Геохимия. 2017. № 10. С. 875–890.
- Ефанов В.Н. Организация и моделирование запасов популяций рыб (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum.): Монография. Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2003. 134 с.
- Жилин А.Ю., Плотицына Н.Ф., Лаптева А.М. Мониторинг стойких органических загрязнителей и тяжёлых металлов в промысловых рыбах Медвежинско-Шпицбергенского района // Вестник Кольского научного центра РАН. 2018. № 3 (10). С. 78–86.
- Зеленников О.В., Иванова Т.С., Мовчан Е.А., Мищенко О.В. О результатах мониторинга нерестовой миграции производителей горбуши в районе острова Средний // Вестник СПбГУ. Сер. 3. СПб., 2006. С. 74–78.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР / Акад. наук СССР. Ин-т океанологии. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1963. 739 с.
- Зубченко А.В. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006. 48 с.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России // Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.
- Ильин Г.В., Матищов Д.Г., Касаткина Н.Е. Формирование антропогенного загрязнения и экосистемное здоровье морей российской Арктики // Комплексные исследования больших морских экосистем России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. С. 277–325.
- Кавун В.Я., Христофорова Н.К., Шулькин В.М. Микроэлементный состав мидии съедобной из прибрежных вод Камчатки и северных Курил // Экология. 1989. № 3. С. 53–58.
- Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57. № 3. С. 264–274. <https://doi.org/10.7868/S0042875217030080>
- Корнеев О.Ю., Рыбалко А.Е., Фёдорова Н.К. Федеральный мониторинг геологической среды западно-арктического шельфа – состояние, объекты и перспектива // Материалы международной конференции «Нефть и газ арктического шельфа – 2008». Секция 5. Экология, мониторинг и охрана окружающей среды. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2008. С. 179–182.
- Лаптева А.М., Плотицына Н.Ф. Микроэлементы в крабе-стригуне *Chionoecetes opilio* Баренцева моря // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Материалы X Национальной (Всероссийской) научно-практич. конф. 2019. С. 35–39.
- Литвиненко А.В., Христофорова Н.К., Гринберг Е.В. Традиции и новое в искусственном воспроизводстве тихоокеанских лососей Курильского района (часть 2) // Рыбное хозяйство. 2019. № 3. С. 90–96.
- Малиновская Т.М., Христофорова Н.К. Характеристика прибрежных вод южных Курил по содержанию тяжёлых металлов в организмах-индикаторах // Биол. моря. 1997. Т. 23. С. 239–246.
- Мархинин Е.К. Вулканализм. М.: Недра, 1985. 288 с.
- Матищов Г.Г., Голубева Н.И. Химические смеси в снежном покрове Печорского и Карского морей // Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по ходу Северного морского пути). Апатиты, 1998. С. 430–440.
- Матищов Г.Г., Павлова Л.Г., Ильин Г.Г. Гидрохимические и геохимические процессы в экосистеме Баренцева моря // Химические процессы в экосистемах

- северных морей (гидрохимия, геохимия, нефтяное загрязнение). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. С. 5–185.
- Новиков Г.Г., Кузищин К.В. О морских миграциях атлантического лосося // Симпозиум по атлантическому лосося. Тез. докл. Сыктывкар, 1990. С. 43.
- Новиков М.А., Драганов Д.М. Загрязнение воды и донных отложений тяжёлыми металлами в области полярного фронта Баренцева моря // Вестник МГТУ. 2018. Т. 21. № 1. С. 150–159.
- Новиков М.А., Жилин А.Ю. Характер распределения тяжёлых металлов в донных отложениях Баренцева моря (по результатам статистического анализа) // Вестник КРАУНЦ. Науки о земле. 2016. № 1. Вып. 29. С. 78–88.
- Норвегия // Горная энциклопедия: В 5 т. / Гл. ред. Е.А. Козловский. М.: Советская энциклопедия, 1987. Т. 3. 592 с.
- Овчинников В.В., Волобуев В.В., Голованов И.С., Коршукова А.М., Панфилов А.М., Приокки О.В., Смирнов А.А. Динамика запасов и вылова основных промысловых рыб Магаданской области // Вопросы рыболовства, 2018. Т. 19. № 1. С. 5–19. DOI: 10.21443/1560-9278-2018-21-1-150-159.
- Пропп М.В., Пропп Л.Н. Гидрохимические показатели и содержание хлорофилла *a* в прибрежных водах Курильских островов // Биол. моря. 1988. № 4. С. 68–70.
- Салменкова Е.А. Механизмы хоминга лососёвых рыб // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136. № 6. С. 593–607.
- СанПиН 2.3.2.1078-01. Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы. М.: Госкомсанэпиднадзор РФ, 2002. 156 с.
- Сапожников В.В. Комплексные экологические исследования экосистем Берингова и Охотского морей // Океанология. 1994. Т. 34. № 2. С. 309–312.
- Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского ун-та, 1975. 336 с.
- Состояние запасов и рыболовства анадромных рыб Мурманской области / С.В. Прусов, А.В. Зубченко, М.Ю. Алексеев и др. Мурманск: Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО», 2021. 72 с.
- Степанюк И.А. Проблема навигации при хоминге атлантического лосося (семги) (Электронный ресурс) // Sci-Article. Ru. 2019. № 74. <https://sci-article.ru/stat.php?i=1570465914>
- Титов О.В. Многолетние изменения гидрохимического режима и экосистемы Баренцева моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 52 с.
- Хованский И.Е. Акклиматизация североохотоморской горбуши на Европейском Севере // Рыбное хозяйство. 2000. № 2. С. 38–39.
- Христофорова Н.К., Литвиненко А.В., Цыганков В.Ю., Ковальчук М.В., Ерофеева Н.И. Микроэлементный состав горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) из Сахалино-Курильского региона // Биология моря. 2019. 45 (4). С. 260–266.
- Шестopal И.П. О районах нагула атлантического лосося *Salmo salar* L. // В сб.: Лососевые рыбы (морфология, систематика и экология). Л., 1976. С. 125–126.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. Т. 1. 482 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: Монография. Владивосток: ТИНРО-центр. 2011. Т. 2. 473 с.
- Allen-Gil S., Martynov V.G. Heavy metals burdens in nine species of freshwater and anadromous fish from the Pechora River, Northern Russia. *Sci. Total Environ.* 1995. P. 653–659. doi: 10.1016/0048-9697(95)93634-T
- AMAP Assessment 2002: Heavy Metals in the Arctic. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Oslo, 2005.
- AMAP. POPs and Chemicals of Emerging Arctic Concern: Influence of Climate Change. Summary for Policymakers. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Oslo, Norway, 2021.
- Assessment of the risk to Norwegian biodiversity and aquaculture from pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Report from the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment (VKM) 2020: 01. Oslo, 2020. 157 p. ISSN: 2535-4019.
- Box J.E., Colgan W.T., Christensen T.R., Schmidt N.M., Lund M., Parmentier F.-J.W., Brown R., Bhatt U.S., Euskirchen E.S., Romanovsky V.E., Walsh J.E., Overland J.E., Wang M., Corell R.W., Meier W.N., Wouters B., Mernild S., Mård J., Pawlak J., Olsen M.S. Key indicators of Arctic climate change: 1971–2017. *Environ. Res. Lett.* 2019. 14, 045010. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aafc1b>
- Buck C.S., Landing W.M., Resing J.A., Measures C.I. The solubility and deposition of aerosol Fe and other trace elements in the North Atlantic Ocean: Observations from the A16N CLIVAR/CO₂ repeat hydrography section // *Marine Chemistry*. 2010. 120 (1–4), 57–70. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2008.08.003>
- Commission Regulation (EC) No 1881/2006 of 19 December 2006 Setting maximum levels for certain contaminants in foodstuffs // Official Journal of the European Union. 2006. L 364/5-L 364-24.
- Couture P., Pyle G. Live fast and die young: metal effects on condition and physiology of wild ye\Jow perch from along two metal contamination gradients // *Hum. Ecol. Risk Assess.* 2008. 14. 73–96. <https://doi.org/10.1080/10807030701790322>.
- Dural M., Göksu M.Z.L. & Özak A.A. Investigation of heavy metal levels in economically important fish species captured from the Tuzla lagoon // *Food Chemistry*. 2007. 102 (1):415–421. doi: 10.1016/j.foodchem.2006.03.001.
- FAO. Food and Agriculture Organization. Compilation of legal limits for hazardous substances in fish and fishery products (pp. 5–100). FAO Fishery Circular No. 464. 1983.
- FAO/WHO: Evaluation of certain additives and the contaminants mercury, lead and cadmium. WHO Technical Report, Series No. 505. 1989.
- Gashkina N.A., Moiseenko T.I. & Kudryavtseva L.P. Fish response of metal bioaccumulation to reduced toxic load

- on long-term contaminated lake Imandra // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2020. 191: 110205. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110205>.
- Gorur F.K., Keser R, Akcay N. & Dizman S. Radioactivity and heavy metal concentrations of some commercial fish species consumed in the Black Sea Region of Turkey // Chemosphere. 2012. 87:356. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.12.022.
- Haug A., Melsom S., Omang S. Estimation of heavy metal pollution in two Norwegian fjord areas by analysis of the brown alga *Ascophyllum nodosum* // Environmental Pollution. 1974. Vol. 7. Is. 3. P. 179–192.
- Heath A.G. Water pollution and fish physiology. London: Lewis Publishers, 2002. 506 p.
- Huser B.J., Futter M.N., Bogan D., Brittain J.E., Culp J.M., Goedkoop W., Gribovskaya I., Karlsson J., Lau D.C.P., Rühlund K.M., Schartau A.K., Shaftel R., Smol J.P., Vrede T., Lento J. Spatial and temporal variation in Arctic freshwater chemistry-reflecting climate-induced landscape alterations and a changing template for biodiversity // Fresh. Biol. 2020. 00. 1–16. <https://doi.org/10.1111/fwb.13645>.
- IFDA (International Foodservice Distributors Association). General Standard for Food Additives Codex Stan 192-1995. 480 p. // (<https://www.ifdaonline.org/>). Access date 11.09.2022.
- Kadko D., Aguilar-Islas A., Bolt C., Buck C.S., Fitzsimmons J.N., Jensen L.T., Landing W.M., Marsay C.M., Rember R., Shiller A.M., Whitmore L.M., Anderson R.F. The residence times of trace elements determined in the surface Arctic Ocean during the 2015 US Arctic GEOTRACES expedition // Mar. Chem. 2019. 208. 56–69. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2018.10.011>.
- Kavun V.Ya., Shulkin V.M., Khristoforova N.K. Metal accumulation in mussels of the Kuril Islands, north-west Pacific Ocean // Marine Environmental Research. 2002. Vol. 53, Is. 3. P. 219–226. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(00\)00264-6](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(00)00264-6)
- Khristoforova N.K., Litvinenko A.V., Tsygankov V.Yu., Kovalchuk M.V., Erofeeva N.I. Trace Elements Content in the Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792) From Sakhalin-Kuril Region // Doc. dep. on the Second NPAFC-IYS Workshop on Salmon Ocean Ecology in a Changing Climate, Tech. Rep. 15 (May 18–20, 2019; Portland, Oregon, USA). 2019. P. 59–62. <https://doi.org/10.23849/npafctr15/59.62>
- Kondo Y., Obata Hajime Hioki N., Ooki A., Nishino S., Kikuchi T., Kuma K. Transport of trace metals (Mn, Fe, Ni, Zn and Cd) in the western Arctic Ocean (Chukchi Sea and Canada Basin) in late summer 2012 // Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap. 2016. 116. 236–252. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.08.010>.
- Lande E. Heavy-metal pollution in Trondhems fiorden, Norway, and recorded effects on fauna and flora // Environ. Pollut. 1977. 12 (3). 187–198.
- Melhuus A., Seip K.L., Seip H.M., Myklestad S. A preliminary study of the use of benthic algae as biological indicators of heavy metal pollution in Sorfjorden, Norway // Environ. Pollut. 1978. 15. 101–107.
- Miller P.A., Munkittrick K.R. & Dixon D.G. Relationship between concentrations of copper and zinc in water, sediment, benthic invertebrates and tissues of white sucker (*Catostomus commersoni*) at metal contaminated sites // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. 49: 978–985. doi: 10.1139/f92-109
- Mudd G.M. Global trends and environmental issues in nickel mining: sulfides versus laterites // Ore Geol. Rev. 2010. 38: 9–26. <https://doi.org/10.1016/j.oregeorev.2010.05.003>.
- Nielsen J., Rosing-Asvid A., Meire L., Nygaard R. Widespread occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) throughout Greenland coastal waters // Journal of Fish Biology. 2020. Vol. 96. Is. 6. P. 1505–1507.
- Paulsen T., Sandlund O.T., Østborg G., Thorstad E.B., Fiske P., Muladal R., Tronstad S. Growth of invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) at sea assessed by scale analysis // Journal of Fish Biology. 2021. 100 (1). 218–228. <https://doi.org/10.1111/jfb.14937>
- Pettit H. Britain's native salmon are under threat from a pink rival that escaped into the sea from Russian farms. (Электронный ресурс) // (<http://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-4829918/Britain-s-native-salmon-threat-pink-rival.html>). Published: 15:00 BST, 28 August 2017. Updated: 17:54 BST, 28 AUGUST 2017. Проверено 12.03.2018.
- Riani E. Perubahan Iklim dan Kehidupan Biota Akuatik (Bioakumulasi Bahan Berbahaya dan Beracun dan Re-produksi). Bogor (ID): IPB Press, 2012.
- Riani E., Cordova M.R., Arifin Z. Heavy metal pollution and its relation to the malformation of green mussels cultured in Muara Kamal waters, Jakarta Bay, Indonesia // Mar. Pollut. Bull. 2018. 133: 664–670. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.06.029>.
- Sandlund O.T., Berntsen H.H., Fiske P., Kuusela J., Muladal R., Niemelä E., Uglem I., Forseth T., Mo T.A., Thorstad E.B., Veselov A.E., Vollset K.W., Zubchenko A.V. Pink salmon in Norway: the reluctant invader // Biol. Invasions. 2019. Vol. 21. P. 1033–1054.
- Savinova T.N., Gabrielsen G.W., Falk-Petersen S. Chemical Pollution in the Arctic and Sub-Arctic Marine Ecosystems: An Overview of Current Knowledge / The Joint Norwegian – Russian Commission on Environmental Cooperation the Seabird Expert Group Report No. 3: 1994/95. NINA fagrapport, 1995. 1: 1–68.
- Tepe Y., Türkmen M. & Türkmen A. Assessment of heavy metals in two commercial fish species of four Turkish seas // Environ. Monit Assess. 2008. 146: 277–284. doi: 10.1007/s10661-007-0079-3.
- Voigt H.-R. Concentrations of heavy metals in fish from coastal waters around the Baltic Sea (Extended abstract) // ICES Journal of Marine Science. 1999. 56. Supplement: 140–141. doi: 10.1006/jmsc.1999.0623.
- Whelan K. Pink invaders // Off the Scale. 2017. No. 18. P. 14–21.

TRACE ELEMENT CONTENT IN THE PINK SALMON FROM THE RIVERS OF THE BARENTS AND OKHOTSK SEAS BASINS

©2023 Khristoforova N.K.^{a, b}, Litvinenko A.V.^{c,*}, Alekseev M.Yu.^d, Tsygankov V.Yu.^a

^a Institute of the World Ocean, Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690091, Russia

^b Pacific Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russia

^c Institute of Natural Sciences and Technosphere Safety, Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, 693008, Russia

^d Polar Branch of VNIRO, Murmansk, 183038, Russia

e-mail: [*litvinenko.av@bk.ru](mailto:litvinenko.av@bk.ru)

The concentrations of Pb, Cd, Ni, Cu and Zn were determined in the invasive pink salmon that came to spawn into the Kola and Tuloma rivers of the Kola Peninsula, flowing into the Barents Sea, in July 2019. The content of trace elements in the organs and tissues of pink salmon introduced in the Euro-Arctic waters of Russia was compared to those of the pink salmon from its natural range, which returned to spawn in the rivers of the Sakhalin and Iturup Islands in 2016–2018. It has been established that concentrations of Zn, Cu and Ni noticeably predominate in all organs and tissues of introduced pink salmon, whereas Pb and Cd – in the Sea of Okhotsk pink salmon. Obviously, the differences in the microelement composition in fish are caused by environmental conditions. In the Barents Sea, they are formed under the influence of the Gulf Stream, as well as the anthropogenic impact of the Kola Peninsula, which is characterized by the extraction, processing and smelting of a number of metals, primarily Ni and Cu, as well as Zn. In the Sakhalin-Kuril basin, the specificity of the environment and the microelement composition of salmon are due to the influence of natural factors – volcanism and upwellings. Herds of pink salmon during feeding and migration in the Pacific Ocean cross a high-nutrient and at the same time geochemically impact natural zone formed by the Kuril Ridge and the Kuril-Kamchatka depression, which supplies chemical elements to surface waters. Here, the concentration of Pb is most markedly increased in fish. The development of the introduced pink salmon in the new area is facilitated by the recent increase in temperature in the waters of the North Atlantic, so the amount of fish production in it will increase. The mastering of pink salmon in new feeding places sets before scientists the task of monitoring the dynamics of its abundance, taking adequate measures for fishery regulation and fish quality control.

Key words: Pacific salmon, introduced pink salmon, trace elements, Kola Peninsula, Barents Sea, Sea of Okhotsk.

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА ФЛОРЫ И АКТИВНОСТИ ПОЧВЕННЫХ ФЕРМЕНТОВ В СООБЩЕСТВАХ *ACER NEGUNDO* В УСЛОВИЯХ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 Цандекова О.Л.*¹, Шереметова С.А., Уфимцев В.И., Хрусталёва И.А.

Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения Российской академии наук,
Кемерово, 650065, Россия;
e-mail: *zandekova@bk.ru

Поступила в редакцию 23.03.2022. После доработки 07.04.2023. Принята к публикации 10.05.2023

В статье представлены результаты изучения видового состава сосудистых растений и активности почвенных ферментов в сообществах с доминированием *Acer negundo*. Исследования проводили на учётных площадках, расположенных в горно-таёжной и лесостепной зонах Кузбасса. Подбор пробных площадей проведён с учётом горизонтальной дифференциации пространства на подкроновые (учётные площадки) и внешние зоны (контроль) фитогенных полей. Осуществлены флористические описания и анализ почвы по уровню активности ферментов (инвертазы, протеазы, фосфатазы) стандартными методами. Видовое разнообразие сосудистых растений на исследованных площадках составило 64 вида. Выявлены доминирующие виды растений в сообществах клёна ясенелистного. Под пологом *A. negundo* преобладают рудеральные виды – *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Lamium album*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, тогда как во внешних зонах возрастает участие луговых видов – *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*. Установлено, что флористический состав сообществ не оказывает существенного влияния на уровень активности почвенных ферментов. В подкроновом пространстве *A. negundo* отмечено повышение активности гидролитических ферментов в среднем на 11%, по сравнению с внешними зонами.

Ключевые слова: *Acer negundo*, видовой состав, проективное покрытие, фитогенные зоны, инвертаза, протеаза, фосфатаза.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-288-296

Введение

Acer negundo L. (клён ясенелистный) является одним из наиболее активных инвазионных видов, который внедряется в экосистемы Сибирского региона, преобразуя их структуру и функционирование. В Кемеровской обл. он стал распространяться с середины XX в. Основной путь проникновения вида – использование его в качестве декоративного растения для городского озеленения, другой путь – создание защитных лесных насаждений для агролесомелиоративных питомников. В настоящее время вид включён в Чёрную книгу флоры Сибири со статусом 1 – инвазионный вид, который активно внедряется в естественные и полусовместственные сообщества, изменяя облик экосистем [Чёрная книга..., 2016].

Вследствие высокой семенной продуктивности и всхожести семян, клён ясенелист-

ный образует загущенные насаждения. Он осваивает территорию быстрее, чем аборигенные виды, становясь абсолютным доминантом уже на начальной стадии сукцессии [Гусев и др., 2017]. Помимо повышенной репродуктивной способности обладает высокой биологической продуктивностью при полной акклиматизации к суровым условиям вторичного ареала, высокой скоростью роста, резистентностью к местным вредителям и возбудителям заболеваний, выделением в среду ингибиторов роста растений [Агишев, 2016; Саксонов, 2018; Zhao et al., 2020]. Ставясь эдификатором сообществ, *A. negundo* формирует деградированные – обеднённые сообщества, из состава которых выпадают многие виды природной флоры, в том числе апофиты, то есть аборигенные растения, перешедшие из естественных местообитаний на территории, связанные с хозяйственной

деятельностью человека (паши, посевы, посадки, пастбища и т. д.).

Конкурентные взаимоотношения видов, входящих в состав растительных сообществ, ведут к усилению деятельности почвенных ферментов и корневой системы растений [Saccone et al., 2010; Porté et al., 2011; Straigyte et al., 2015; Hu et al., 2016; Li et al., 2018; Abramova et al., 2019]. С участием ферментов почва осуществляет основные биогеоценотические функции в наземных экосистемах: катализацию биохимических реакций обмена вещества и энергии, служит источником элементов питания, обеспечивает биоразнообразие [Хазиев, 2015]. Ферменты, относящиеся к классу гидролаз (протеаза, фосфатаза, инвертаза) участвуют в основных процессах минерализации органических веществ и катализируют реакции гидролитического расщепления высокомолекулярных органических соединений, а также играют большую роль в осуществлении функциональной связи между компонентами экосистем [Ерёменко, 2014; Лозбякова, Степанов, 2018; Веселкин, Дубровин, 2019; Елесова и др., 2021]. В настоящее время недостаточное внимание уделено особенностям изменения структуры растительных сообществ и биологической активности почвы в фитоценозах с участием клёна ясенелистного. На территории Кемеровской обл. подобное исследование проводится впервые.

Цель настоящей работы – выявление видового состава флоры сосудистых растений и активности почвенных ферментов под влиянием *A. negundo* L. в различных ландшафтных зонах Кемеровской обл.

Материалы и методы

Объектами исследования выбраны растительные сообщества с доминированием *A. negundo*. Исследования проводили на трёх площадках наблюдений (ПН), расположенных в горно-таёжной и лесостепной зонах Кузбасса: 1 – пгт Таштагол (ПН1), расположен в Горной Шории, в горно-таёжной зоне на юге Кемеровской обл. ($52^{\circ}45'56''$ с. ш.; $87^{\circ}53'21''$ в. д.); 2 – пгт Ягуновский (ПН2), расположен в Кузнецкой котловине в лесостепной зоне, в 12 км к юго-западу от г. Кемерово (55°17'58'' с. ш.; 85°59'41'' в. д.); 3 – г. Кемерово (ПН3) – административный центр Кузбасса, расположен в Кузнецкой котловине в лесостепной зоне, на юго-востоке Кемеровской обл. ($55^{\circ}21'55''$ с. ш.; $85^{\circ}09'45''$ в. д.). Площадки расположены в населённых пунктах, но растительные сообщества, которые представлены в различных зонах и являются основными донорами диаспор для нарушенных территорий, во многом определяют особенности видового состава сосудистых растений на площадках. На ПН1 почвы лесные светло-серые с невысоким плодородием и с незначительным слоем гумуса, представлены суглинками, с примесями щебнистого материала; на ПН2 и ПН3 – чернозёмные почвы, слабовыщелоченные, с мелкокомковатым строением, обладают высоким плодородием, удовлетворительно обеспечены питательными веществами [Самаров, 2017].

Климат района исследований резко континентальный с продолжительной холодной зимой и коротким, но жарким летом. Средняя годовая температура воздуха варьирует от -1.4 до $+1.0$ °C. В Горной Шории, занимающей южное положение в Кемеровской обл., среднегодовая температура воздуха ниже, чем в лесостепной зоне Кузнецкой котловины. Так, в Таштаголе она составляет -0.4 °C, тогда как в Кемерово – $+0.4$ °C. Средняя дата последнего заморозка весной в Кузнецкой котловине приходится на последнюю декаду апреля – первую декаду мая, в Горной Шории – с последней декады мая по первую декаду июня. Распределение осадков неравномерно и, в значительной мере, определяется разнообразием рельефа. Средняя годовая амплитуда осадков колеблется в Кузнецкой котловине – от 43 до 63 мм, в районах Горной Шории – от 71 до 86 мм [Доклад о состоянии..., 2021].

Изучение флористического состава сообществ и ферментативной активности почвы проводили на учётных площадках, расположенных в пределах проекции крон *A. negundo*. Контролем служили учётные площадки, расположенные вне проекции крон деревьев. Площадь каждой учётной площадки составляла 100 м². По стандартной методике [Лавренко, Корчагин, 2013] проведены флористические описания состава сооб-

ществ. На площадках фиксировали видовой состав, проективное покрытие в сообществах с *A. negundo*. Проективное покрытие видов определяли по шкале Б.М. Миркина: (+) – до 1%; I – от 2 до 5%; II – 6–15%; III – 16–25%; IV – 26–50%; V – 51–100% [Миркин и др., 1989]. Флористические данные обрабатывали с помощью интегрированной ботанической информационной системы IBIS (Integrated Botanical Information System), разработанной А.А. Зверевым [Зверев, 2007]. Номенклатура таксонов приведена согласно The International Plant Names Index [2023].

Исследования ферментативной активности почвы проведены на свежесобранным материале в трёхкратной повторности из смешанной пробы. Образцы почвы отбирали с каждого исследуемого варианта с глубины 0–10 см, поскольку основная биологическая активность почвы свойственна верхним слоям почвенного профиля [Хазиев, 2005]. Определение уровня активности инвертазы проводили по методу В.Ф. Купревича и Т.А. Щербаковой, активности протеазы – по методу А.Ш. Галстяна и Э.А. Арутюнян [Практикум..., 2001], активности фосфатазы – по методу А.Ш. Галстяна [Титова, Козлов, 2012]. Данные представлены в виде средних арифметических значений. Статистическая значимость различий между вариантами определена с помощью t-критерия Стьюдента ($p < 0.05$). Экспериментальные данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10.

Результаты и их обсуждение

Всего на исследуемых участках отмечено 64 вида сосудистых растений, относящихся к 26 семействам и 55 родам. Ведущими по количеству видов являются семейства: Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Rosaceae (табл. 1).

Изучение видового разнообразия сосудистых растений в сообществах *A. negundo* показало, что в целом, в результате инвазии клёна ясенелистного, видовое разнообразие растений заметно снижается [Емельянов, Фролова, 2011; Lanta et al., 2013; Ерёменко, 2014]. Полученные нами результаты подтверждают данный вывод и свидетельствуют о

Таблица 1. Таксономический состав флоры исследованных ПН

Семейство	Число видов	Число родов
Asteraceae	12	10
Fabaceae	7	5
Poaceae	7	7
Rosaceae	5	4
Brassicaceae	3	3
Lamiaceae	3	3
Ranunculaceae	3	3
Rubiaceae	3	1
Caryophyllaceae	2	2
Plantaginaceae	2	1
Sapindaceae	2	1
Amaranthaceae	1	1
Betulaceae	1	1
Convolvulaceae	1	1
Equisetaceae	1	1
Fumariaceae	1	1
Geraniaceae	1	1
Liliaceae	1	1
Melanthiaceae	1	1
Papaveraceae	1	1
Polygonaceae	1	1
Scrophulariaceae	1	1
Apiaceae	1	1
Urticaceae	1	1
Viburnaceae	1	1
Violaceae	1	1
Всего: 26	64	55

том, что в условиях Кемеровской обл. в сообществах с доминированием *A. negundo* происходит снижение видового состава в среднем на 55% относительно контроля (табл. 2).

Выявлено трансформирующее влияние *A. negundo* на видовое разнообразие сообществ, формирующихся под его пологом в различных ландшафтных зонах. В сообществах горно-таёжной зоны отмечено снижение видового разнообразия в 1.7 раза, в сообществах лесостепной зоны, особенно на ПН2 – в 3 раза относительно контроля. Сокращение количества видов на исследуемых площадках под проекцией крон *A. negundo* можно связать с условиями, формирующими под пологом инвазионного вида. Результаты наших исследований согласуются с опубликованными ранее данными [Костина и др., 2015; Гусев и др., 2017; Веселкин, Дубровин, 2019].

В подкроновом пространстве *A. negundo* на исследуемых площадках отмечена значительная доляrudеральных видов (40–60%), среди которых преобладают *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Lamium album*, *Urtica dioica*. Во внешних зонах значительно возрастает число луговых видов, особенно на ПН2

Таблица 2. Список видов сосудистых растений исследованных ПН

Вид	ПН1		ПН2		ПН3	
	с <i>A. negundo</i>	контроль	с <i>A. negundo</i>	контроль	с <i>A. negundo</i>	контроль
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	III	-	-	-	II
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	+	-	-	-	-	-
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	-	-	-	-	-	I
<i>Angelica sylvestris</i> L.	-	-	-	-	-	I
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	+	-	-	-	-	-
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	-	-	-	I	-	-
<i>Arctium lappa</i> L.	+	-	-	-	-	-
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	-	-	+	-	+	+
<i>Armoracia rusticana</i> G. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	-	-	-	+	-	-
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	-	-	-	I	-	I
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	-	+	-	-	-	-
<i>Betula pendula</i> Roth	-	-	-	+	-	-
<i>Bunias orientalis</i> L.	-	+	-	-	-	-
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	-	-	-	I	-	-
<i>Chelidonium majus</i> L.	+	-	-	-	-	+
<i>Chenopodium album</i> L.	-	-	-	I	-	-
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	+	-	-	-	-	+
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Besser	-	-	-	I	I	I
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	-	-	I	-	-	-
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	-	-	-	+	-	-
<i>Corydalis bracteata</i> (Steph. ex Willd.) Pers.	-	I	-	-	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> L.	V	+	-	I	+	V
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+	II	-	I	-	II
<i>Equisetum arvense</i> L.	-	-	I	-	-	-
<i>Erythronium sibiricum</i> (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov	-	+	-	-	-	-
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	-	-	-	I	-	II
<i>Fragaria vesca</i> L.	-	-	I	-	-	-
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	-	-	-	I	-	-
<i>Galium boreale</i> L.	-	-	-	-	+	II
<i>Galium mollugo</i> L.	-	-	I	-	-	-
<i>Galium verum</i> L.	-	+	-	-	-	-
<i>Geranium sibiricum</i> L.	-	+	-	-	-	-
<i>Glechoma hederacea</i> L.	-	-	-	-	I	-
<i>Lamium album</i> L.	-	-	I	-	-	-
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	I
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	-	-	-	I	-	-
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	-	+	-	I	-	-
<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	-	-	-	+	-	-
<i>Melilotus albus</i> Medikus	-	+	-	-	-	-
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	-	-	-	-	-	I
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.	-	-	-	+	I	-
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	-	-	-	-	-	I
<i>Plantago lanceolata</i> L.	-	+	-	-	-	-
<i>Plantago media</i> L.	-	II	-	II	-	-
<i>Poa supina</i> Schrad.	+	I	-	-	-	-
<i>Prunella vulgaris</i> L.	-	-	-	I	+	-
<i>Ranunculus repens</i> L.	-	+	-	-	-	-
<i>Rubus idaeus</i> L.	-	-	-	I	-	-
<i>Rumex longifolius</i> DC.	-	+	-	-	-	-
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	-	-	-	I	-	-
<i>Sorbus sibirica</i> Hdl.	-	-	-	I	-	-
<i>Stellaria graminea</i> L.	-	-	-	-	-	I
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	-	-	-	-	-	+
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	+	V	-	III	+	II
<i>Thalictrum minus</i> L.	-	-	I	I	-	-
<i>Trifolium pratense</i> L.	-	-	-	I	-	-
<i>Urtica dioica</i> L.	I	+	II	I	II	I
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	I	-	I	-	I	-
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	-	II	-	-	-	-
<i>Viburnum opulus</i> L.	-	-	-	+	-	-
<i>Vicia cracca</i> L.	-	-	-	I	-	I
<i>Viola hirta</i> L.	-	-	-	+	-	-
Всего видов	11	19	9	28	10	20

Примечание: проективное покрытие: (+) – до 1%; I – от 2 до 5%; II – 6–15%; III – 16–25%; IV – 26–50%; V – 51–100%.

(35% от общего количества видов). Доминантами здесь выступают *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Trifolium pratense*. Число лесных видов в сообществах с участием инвазионного вида минимально и составляет менее 5%.

На площадке ПН1 отмечено 25 видов сосудистых растений. Доминантами травяного яруса выступают *Dactylis glomerata* и *Taraxacum officinale*. Субдоминантами являются *Achillea millefolium*, *Elytrigia repens* и *Veronica chamaedrys*. Под проекцией кроны *A. negundo* отмечено 11 видов высших растений, с преобладанием лугового вида – *Dactylis glomerata* (65%). Проективное покрытие *Urtica dioica* и *Veratrum lobelianum* составляет менее 10%, остальных видов – менее 1%. Во внешней зоне отмечено 19 видов растений. Высота травяного яруса от 15 до 40 см, в котором доминируют *Taraxacum officinale* и *Achillea millefolium*.

Общее число видов на ПН2 – 34. В растительном сообществе преобладают *Taraxacum officinale*, *Lamium album*, *Plantago media* и *Urtica dioica*. На исследуемой площадке с *A. negundo* отмечено 9 видов сосудистых растений с преобладанием *Lamium album* и *Urtica dioica*. Средняя высота травяного яруса – 30 см, максимальная – не превышает 50 см. Во внешней зоне отмечено 28 видов растений. Средняя высота травяного яруса составляет 10–15 см с доминированием *Taraxacum officinale* и *Plantago media*. На площадке ПН2 отмечены два инвазионных вида: *A. negundo* и *Armoracia rusticana*.

На ПН3 выявлено 23 вида сосудистых растений. Отмечено преобладание видов из семейств Asteraceae и Poaceae. Под проекцией кроны *A. negundo* отмечено 10 видов растений с доминированиемrudерального вида – *Urtica dioica*. Во внешней зоне, наиболее удалённой от деревьев *A. negundo*, основная доля участия (более 60%) принадлежит луговым видам, среди которых доминируют *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Galium boreale*. Средиrudеральных видов преобладают *Elytrigia repens*, *Cirsium setosum*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*. Остальные виды представлены единично.

На контрольных площадках, расположенных вне проекции крон *A. negundo* пред-

ставлены луговые сообщества и заросли кустарников, сформировавшиеся на залежах. Сообщества расположены в населённых пунктах и, соответственно, испытывают постоянное антропогенное воздействие. Они отличаются бедным видовым составом. Установлено, что ассоциации подобного типа не имеют в своём составе собственных (характерных только данному типу сообществ) видов [Лащинский, 2009]. Особенностью луговых сообществ является угнетённое состояние травяного яруса, средняя высота которого составляет не более 30 см. Заросли кустарников обладают более выраженной ярусностью сообщества, большим количеством видов и более высоким травяным ярусом – до 40–50 см. Тем не менее, несмотря на различия контрольных площадок можно отметить, что количество видов на них более чем в два раза превышает таковое у сообществ, описанных под пологом клёна ясенелистного. Объяснить этот факт только степенью затенения невозможно, к тому же были выбраны площадки с сомкнутостью крон клёна, не превышающей 70%.

Значительных различий в видовом составе между площадками горно-таёжной и лесостепной зонами не установлено. В составе лугового сообщества в горной Шории отмечен *Erythronium sibiricum*, который занесён в Красную книгу Кузбасса [2021], а также присутствие в сообществе с участием клёна ясенелистного – *Arctium lappa*, что объясняется распространением этого вида в регионе.

Оценить уровень биологической активности почвы позволяет определение показателей ферментативной активности, отражающих интенсивность и направленность внутрипочвенных биохимических процессов. Изучению ферментативной активности почв посвящено большое количество работ [Звягинцев, 1991; Хежева и др., 2010; Улигова и др., 2016, 2019; Li et al., 2018], однако сведений о биологической активности почвы в подкроновом пространстве *A. negundo* практически нет. Ранее нами проводились исследования по влиянию сомкнутости крон клёна ясенелистного на ферментативную активность почвы в естественных растительных сообществах [Цандекова, Уфимцев, 2018]. Наибольший

уровень активности выявлен в подкроновой и прикроновой зонах одиночных деревьев в несомкнутых древостоях, по сравнению с контролем. Активность инвертазы под покровом одиночных деревьев варьировала в пределах от 38.27 до 60.79 мг глюкозы/г/24 ч, в сомкнутых насаждениях – от 29.91 до 51.51 мг глюкозы/г/24 ч. По активности протеазы и фосфатазы почвы характеризовались средним уровнем активности.

Некоторые авторы [Казеев и др., 2016; Hu et al., 2016] отмечают, что активность инвертаз и протеаз коррелирует с плотностью и видовым составом насаждений. Развитие лугового процесса, образование мощной дернины под травянистым покровом способствует увеличению активности почвенных ферментов, тогда как в нарушенных экосистемах их показатели снижаются [Хазиев, 2015]. Т.С. Улиговой с соавторами [2016] отмечено, что разнообразие растительных сообществ (видовой состав растительных сообществ) не отражается на уровне активности ферментов в верхнем слое чернозёмов. При сравнении показателей ферментативной активности чернозёмной почвы под фитоценозами с различными доминирующими видами (*Bothriochloa ischaemum*, *Cynodon dactylon* и *Elytrigia repens*) – выявлены в целом близкие показатели активности ферментов. Очевидно, равномерному распределению их активности способствует взаимное влияние различных видов растений через корневую систему, оказывающее гомогенизирующий эффект на свойства почвы [Онипченко, 2011].

Результаты проведённых нами исследований показали, что активность почвенных ферментов в трансформированных сообществах с доминированием *A. negundo* выше в среднем на 11%, чем в сообществах без участия инвазионного вида. Согласно оценочной шкале биологической активности почвы, предложенной Э.И. Гапонюк и С.Г. Малаховым [Казеев и др., 2003], активность гидролитических ферментов на исследуемых площадках соответствует высокому (инвертаза) и среднему (протеаза, фосфатаза) уровням (табл. 3). В условиях лесостепной зоны активность инвертазы в среднем в 1.3 раза выше, чем в условиях горно-таёжной зоны. Однако активность протеазы и фосфатазы, наоборот, выше на площадке, расположенной в горно-таёжной зоне (в среднем в 1.1 раза), чем в лесостепной зоне, что, возможно, связано со сменой гидротермических условий.

В сообществах с доминированием *A. negundo* в различных ландшафтных зонах уровень инвертазной активности в почве варьировал в пределах от 42.89 мг глюкозы/г/24 ч (ПН1) до 72.10 мг глюкозы/г/24 ч (ПН2). Выявлена тенденция к увеличению данного показателя в фитогенном поле деревьев *A. negundo*. По всей видимости, более высокая активность фермента под кронами объясняется благоприятным сочетанием факторов освещённости, увлажнения, присутствием значительных количеств органических веществ. Наибольшие отличия от контроля по активности инвертазы отмечены в почвах горно-таёжной зоны на участке ПН1 (на 17%).

Таблица 3. Ферментативная активность почвы исследованных ПН

Показатель	ПН1		ПН2		ПН3	
	с <i>A. negundo</i>	контроль	с <i>A. negundo</i>	контроль	с <i>A. negundo</i>	контроль
Инвертаза (мг глюкозы /г/24 ч)	51.38±1.04*	42.89±0.99	72.10±1.16	69.17±0.96	60.36±0.86*	52.81±1.29
Протеаза (мг глицина /г/24 ч)	4.63±0.14	4.23±0.13	4.38±0.17*	3.58±0.12	4.01±0.16*	3.54±0.11
Фосфатаза (мг P_2O_5 /10г/ч)	5.63±0.17*	4.93±0.12	4.47±0.13*	3.92±0.12	5.33±0.17*	4.81±0.12

Примечание: * различия с контролем статистически значимы при $p<0.05$.

Биохимическую активность разложения азотсодержащего органического вещества в почве оценивают по её протеолитической активности. Протеазы участвуют в начальных этапах минерализации белковых соединений и обуславливают динамику усвояемых форм азота. Анализ полученных данных по активности протеаз показал, что у контрольных и опытных почвенных образцов на учётных площадках активность фермента составила от 3.54 мг глицина/г/24 ч (ПН3) до 4.63 мг глицина/г/24 ч (ПН1). Наибольшие отличия относительно контроля выявлены под проекцией крон в сообществах с доминированием *A. negundo* (ПН2 – выше на 18%, ПН3 – выше на 12%), чем в сообществах без участия инвазионного вида, что, вероятно, связано с более интенсивными процессами аммонификации.

Активность фосфатаз характеризует интенсивность биохимических процессов мобилизации органического фосфора почвы. Фосфатазная активность почвы определяется её генетическими особенностями и физико-химическими свойствами. Уровень активности фосфатазы на учётных площадках варьировал в пределах от 3.92 мг Р₂O₅/10г/ч (ПН2) до 5.63 мг Р₂O₅/10г/ч (ПН1). Более высокие показатели фермента отмечены под проекцией крон деревьев, произрастающих в Таштаголе (5.63 мг Р₂O₅/10г/ч) и Кемерово (5.33 мг Р₂O₅/10г/ч), и превысили контроль на 12%.

Заключение

Видовое разнообразие сосудистых растений на исследованных площадках составило 64 вида. В подкроновом пространстве *A. negundo* преобладаютrudеральные виды – *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Lamium album*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, тогда как во внешних зонах возрастает доля луговых видов – *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*. Сопоставление данных по видовому составу фитоценозов и активности почвенных ферментов позволило выявить, что в сообществах с участием *A. negundo* происходит снижение видового разнообразия сосудистых растений (в среднем на 55%) и повышение уровня активности гидролитических ферментов (в среднем на 11%), в сравнении с сообществами без участия

инвазионного вида. Установлено, что флористический состав сообществ не оказывает существенного влияния на уровень активности почвенных ферментов. Анализ ферментативной активности почвы под фитоценозами на учётных площадках с разными доминирующими видами – *Dactylis glomerata*, *Taraxacum officinale*, *Achillea millefolium* – показал в целом близкие показатели активности ферментов. Активность инвертазы в среднем в 1.3 раза выше в условиях лесостепной зоны, а активность протеазы и фосфатазы – в среднем в 1.1 раза выше в почвах горно-таёжной зоны.

Финансирование работы

Работа выполнена по государственному заданию ФИЦ УУХ СО РАН; проект № 0286-2021-0010.

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

- Агишев В.С. Стратегия жизни клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) за пределами естественного ареала // Современные научные исследования и инновации. 2016. № 8 (64). С. 30–32. (Электронный ресурс) // (<https://web.snauka.ru/issues/2016/08/70744>). Дата обращения 25.01.2023.
- Веселкин Д.В., Дубровин Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323–331. DOI: 10.1134/S0367059719050111
- Гусев А.П., Шпилевская Н.С., Веселкин Д.В. Воздействие *Acer negundo* L. на восстановительную сукцессию в ландшафтах Беларуси // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2017. № 1 (94). С. 47–53.
- Доклад о состоянии и охране окружающей среды Кемеровской области – Кузбасса в 2020 году. Кемерово, 2021. 240 с.
- Елесова Н.В., Терёхина Т.А., Овчарова Н.В., Силантьева М.М. Фитоценотическая характеристика лесных сообществ с участием *Acer negundo* L. Касмалинского ленточного бора (Алтайский край) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. № 20 (1). С. 542–547. DOI: 10.14258/pbssm.2021109

- Емельянов А.В., Фролова С.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 2. С. 40–43.
- Ерёменко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 33–39.
- Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Звягинцев Д.Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Акименко Ю.В., Даденко Е.В. Методы биодиагностики наземных экосистем: Монография. Ростов н/Д: Изд-во Южного федерального ун-та, 2016. 356 с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 2003. 204 с.
- Костина М.В., Ясинская О.И., Барабанщикова Н.С., Орлюк Ф.А. К вопросу о вторжении клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в подмосковные леса // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 72–80.
- Красная книга Кузбасса. Т. 1. / Отв. ред. д. б. н., проф. А.Н. Куприянов. Кемерово: ВЕКТОР-ПРИНТ, 2021. 240 с.
- Лавренко Е.М., Корчагин А.А. Полевая геоботаника. Т. 3: Заложение экологических профилей и пробных площадей. М.: Книга по Требованию, 2013. 554 с.
- Лащинский Н.Н. Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск: Гео, 2009. 263 с.
- Лозбякова А.И., Степанов М.В. Биотестирование химического влияния опада листьев древесных растений // Научный альманах. 2018. № 6–2 (44). С. 104–109. DOI 10.24411/2073-1035-2019-10188
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа: БГУ, 1989. 37 с.
- Онипченко В.Г. Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Отв. ред. Г.В. Добропольский, И.Ю. Чернов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 86–155.
- Практикум по агрохимии / Под ред. В.Г. Минеева. М.: МГУ, 2001. 689 с.
- Саксонов С.С. Инвазии *Acer negundo* L. (Aceraceae) в Ульяновской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 3. С. 215–219. DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10072
- Самаров В.М. Почвы и климат Кузнецкой котловины: Учеб. пособие. Кемерово: ИИО Кемеров. ГСХИ, 2017. 79 с.
- Титова В.И., Козлов А.В. Методы оценки функционирования микробоценоза почвы, участвующего в трансформации органического вещества: Научно-методическое пособие / Нижегородская сельскохозяйственная академия. Нижний Новгород, 2012. 64 с.
- Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Рапопорт И.Б., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Луговые биогеоценозы субальпийского пояса Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4. № 2. С. 29–47. DOI: 10.24189/ncr.2019.012
- Улигова Т.С., Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Рапопорт И.Б., Гедгафова Ф.В., Темботов Р.Х. Эколо-биологическая характеристика естественных степных биогеоценозов Центрального Кавказа (терский вариант поясности, Кабардино-Балкарья) // Поволжский экологический журнал. 2016. № 3. С. 330–340. DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-330-340
- Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
- Хазиев Ф.Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // Вестник Академии наук. 2015. Т. 20. № 2 (78). С. 14–24.
- Хежева Ф.В., Улигова Т.С., Темботов Р.Х. Оценка ферментативной активности чернозёмов естественных биоценозов степной зоны и лесостепного пояса Центрального Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12. № 1 (4). С. 1075–1078.
- Цандекова О.Л., Уфимцев В.И. Аллелопатическое влияние *Acer negundo* L. на ферментативную активность почвы в естественных растительных сообществах // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2018. № 3 (161). С. 56–61.
- Чёрная книга флоры Сибири / Науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; Рос. акад. Наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Abramova L.M., Agishev V.S., Khaziakhmetov R.M. Immigration of *Acer negundo* L. (Aceraceae) into the Floodplain Forests of the Northwest of Orenburg Region // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. P. 199–204. DOI: 10.1134/S2075111719030020
- Hu R., Wang X., Zhang Ya., Shi W., Chen N. Insight into the influence of sand-stabilizing shrubs on soil enzyme activity in a temperate desert // Catena. 2016. Vol. 137. P. 526–535. DOI: 10.1016/j.catena.2015.10.022
- Lanta V., Hyvonen T., Norrdahl K. Non-native and native shrubs have differing impacts on species diversity and composition of associated plant communities // Plant Ecology. 2013. Vol. 214. No. 12. P. 1517–1528. DOI: 10.1007/s11258-013-0272-0
- Li J., Tong X., Awash M.K., Wu F., Ha S., Ma J., Sun X., He Ch. Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation // Ecological Engineering. 2018. Vol. 111. P. 22–30. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2017.11.006
- Porté A.J., Lamarque L.J., Lortie C.J., Michalet R., Delzon S. Invasive *Acer negundo* outperforms native species in non-limiting resource environments due to its higher phenotypic plasticity // BMC Ecology. 2011. P. 11–28. DOI: 10.1186/1472-6785-11-28
- Saccone P., Pagès J.P., Girel J., Brun J.J., Michalet R. *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early di-

rect facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics // New Phytologist. 2010. Vol. 187. P. 831–842. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03289.x
Straigtē L., Cekstere G., Laivins M., Marozas V. The spread, intensity and invasiveness of the *Acer negundo* in Riga and Kaunas // Dendrobiology. 2015. Vol. 74. P. 157–168. DOI:10.12657/denbio.074.016

The International Plant Names Index (Электронный ресурс) // (<https://ipni.org/>). Access date 25.01.2023.
Zhao X., Li H., Zhou L., Chen F. Wilt of *Acer negundo* L. caused by fusarium nirenbergiae in China // Journal of Forestry Research. 2020. Vol. 31. P. 2013–2022. DOI:10.1007/s11676-019-00996-9.

CHANGES IN FLORA SPECIES COMPOSITION AND SOIL ENZYME ACTIVITY IN COMMUNITIES OF *ACER NEGUNDO* IN THE KEMEROVO REGION

© 2023 Tsandekova O.L.*¹, Sheremetova S.A., Ufimtsev V.I., Khrustaleva I.A.

Federal Research Center for Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Kemerovo, 650065, Russia
e-mail: *zandekova@bk.ru

The article presents the study results of the species composition of vascular plants and soil activity in communities dominated by *Acer negundo*. The studies were carried out on accounting sites located in the mountain-taiga and forest-steppe zones of Kuzbass. The selection of trial plots was made taking into account the horizontal differentiation of space into under-crown (registration plots) and external zones (control) of phytogenic fields. Floristic descriptions and analysis of the soil by the level of activity of enzymes (invertase, protease, phosphatase) were carried out using standard methods. The species diversity of vascular plants in the areas under study constituted 64 species. The dominant plant species in the ash-leaved maple communities were identified. Under the canopy of *A. negundo*, ruderal species – *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Lamium album*, *Urtica dioica*, and *Taraxacum officinale* – dominate, while in the outer zones, the proportion of meadow species increases – *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, and *Festuca pratensis*. It has been established that the floristic composition of communities does not affect significantly the level of activity of soil enzymes. In the undercrown space of *A. negundo*, an increase in the activity of hydrolytic enzymes by an average of 11% was noted, compared with the outer zones.

Keywords: *Acer negundo*, species composition, projective cover, phytogenic zones, invertase, protease, phosphates.