

ISSN 1996–1499

2023 №3



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г. СООТНОШЕНИЕ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ МОНО- И ПОЛИДОМИНАНТНЫХ СООБЩЕСТВ В СИНАНТРОПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С РАЗНЫМ УЧАСТИЕМ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ	2
Баринов С.Н., Баринова М.О. О ФАКТЕ ОБНАРУЖЕНИЯ ОБЛЕПИХОВОЙ МУХИ – <i>RHAGOLETIS BATAVA OBSCURIOSA</i> COL. НА ТЕРРИТОРИИ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	13
Виноградова Ю.К., Галкина М.А. ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ <i>ACER NEGUNDO</i> L. НА ПРОТЯЖЕНИИ ТРАНССИБИРСКОЙ МАГИСТРАЛИ	19
Далькэ И.В., Чадин И.Ф. МОДЕЛИРОВАНИЕ СКОРОСТИ УВЕЛИЧЕНИЯ ПЛОЩАДИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>HERACLEUM</i> <i>SOSNOWSKYI</i> MANDEN. И <i>HERACLEUM MANTEGAZZIANUM</i> SOMMIER & LEVIER	30
Дикарева Ю.Д., Рябушко В.И. РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА <i>ANADARA</i> <i>KAGOSHIMENSIS</i> (ТОКУНАГА, 1906) – ВСЕЛЕНЦА В АЗОВСКОЕ МОРЕ	48
Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Абдулхакова А.А. ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>MACROSACCUS ROBINIELLA</i> (CLEMENS, 1859) И <i>OBOLODIPLOSIS ROBINIAE</i> HALDEMAN, 1847 БЛИЗ Г. ВОРОНЕЖА	55
Захаров Д.В., Стрелкова Н.А. НАХОДКИ <i>LEPAS ANATIFERA</i> LINNAEUS, 1758 (CIRRIPEDIA, SCALPELLOMORPHA) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ	61
Зыкова Е.Ю. ФОРМИРОВАНИЕ АРЕАЛОВ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ АЛТАЙ: ИТОГИ СТОЛЕТНЕЙ НАТУРАЛИЗАЦИИ	70
Климович К.Г. СВЕДЕНИЯ ПО НАТУРАЛИЗАЦИИ И БИОЛОГИИ ЗАКАВКАЗСКОГО ДРЕВЕСНОГО БОГОМОЛА (<i>HERODULA TRANSCAUCASICA</i> BRUNNER VON WATTENWYL, 1878) (MANTODEA: MANTIDAE) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ	93
Курманов Р.Г. РЕСУРСНАЯ МЕДОНОСНО-ПЕРГАНΟΣНАЯ РОЛЬ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ РОССИИ	100
Кухарева Т.А., Рычкова В.Н., Солдатов А.А., Андреева А.Ю., Кладченко Е.С. АДАПТАЦИЯ <i>ANADARA KAGOSHIMENSIS</i> (ТОКУНАГА, 1906) К ГИПО- И ГИПЕРОСМОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ: РЕАКЦИЯ ГЕМОЦИТОВ	117
Муртазалиев Р.А., Мухумаева П.О. О НАХОДКАХ НЕКОТОРЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА РОАСЕАЕ В ДАГЕСТАНЕ	126
Нестеренко В.А. ИНТРОДУКЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ОСТРОВА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА	131
Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД УЧЁТА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В МОДЕЛЯХ СОВРЕМЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И КЛИМАТОГЕННОЙ ДИНАМИКИ <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L. НА КАВКАЗЕ	149
Смирнов Д.Г., Забашта А.В. ЭКОНОМИЧЕСКИЕ И СОЦИАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИНВАЗИЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ И ПАТОГЕНОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ	168
Степанова В.В., Мамаев Н.В., Сидоров М.М., Охлопков И.М. АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА (<i>NEOVISON VISON</i>) В ЯКУТИИ: МОРФОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ	184
Sukhikh N., Alekseev V. TWO LIFE STRATEGIES IN COREPOD CRYPTIC SPECIES: COEXISTENCE AND DISPLACEMENT	196
РОССИЙСКИЙ ЖУРНАЛ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ № 3, 2023	1

СООТНОШЕНИЕ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ МОНО- И ПОЛИДОМИНАНТНЫХ СООБЩЕСТВ В СИНАНТРОПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С РАЗНЫМ УЧАСТИЕМ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ

© 2023 Акатов В.В.^{а,*}, Акатова Т.В.^б, Ескина Т.Г.^б, Сазонец Н.М.^а, Чефранов С.Г.^а

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

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

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023. После доработки 01.07.2023. Принята к публикации 02.08.2023

Если инвазия чужеродных видов в растительный покров ведёт к росту площади монодоминантных сообществ, то это может иметь негативные последствия для других видов растений в долгосрочной перспективе. Мы сопоставили частоту встречаемости сообществ с доминированием чужеродных видов, с доминированием аборигенных видов, а также полидоминантных сообществ на 71 участке синантропной растительности в окрестностях населённых пунктов Республики Адыгея и Краснодарского края (Россия). Результаты показали, что участки с более высокой частотой доминирования чужеродных видов характеризуются преимущественно более низкой частотой доминирования аборигенных видов, так же, как и более низкой встречаемостью полидоминантных сообществ, а, соответственно, более высокой встречаемостью монодоминантных сообществ в целом. При этом особенности биологии чужеродных видов растений, достигающих на изученных участках высокого покрытия, позволяют предположить, что это связано, скорее, со способностью чужеродных видов быстро заселять нарушенные (открытые) местообитания, чем вытеснять аборигенные виды из сомкнутых травостоев. Поэтому влияние оцениваемого нами фактора на флористическое богатство синантропной растительности района исследования можно рассматривать как ограниченное. Однако в других регионах мира, как следует из известных нам публикаций, оно может быть значительным.

Ключевые слова: синантропная растительность, проективное покрытие, частота доминирования, чужеродные доминанты, аборигенные доминанты, полидоминантные сообщества.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-02-12

Введение

Результаты многих исследований показывают, что характер и сила воздействия доминантов на сопутствующие виды растений нередко слабо зависят от их происхождения [Davis et al., 2011; Blackburn et al., 2019; Czarniecka-Wiera et al., 2019; Hejda et al., 2021; Акатов и др., 2022 а]. Поэтому смена в растительном покрове местных доминантов чужеродными не должна иметь значительных последствий для фиторазнообразия регионов-реципиентов. При этом по нескольким причинам увеличение площади участков растительного покрова с доминированием чужеродных видов всё же нельзя рассматривать как безопасное в этом отношении. В частности, поскольку некоторые из них способны радикально изменять местообитания [Levine et al., 2003; Виноградова и др., 2010;

Rejmánek et al., 2013]. Кроме того, травяные сообщества, в том числе синантропные, часто характеризуются отсутствием хорошо выраженных доминантов (то есть являются полидоминантными). Как следует из наших данных, на юге России их доля на участках синантропной растительности варьирует от 29 до 56%, в среднем – 38% [Акатов и др., 2022 б]. Инвазия чужеродных видов в такие сообщества и достижение ими состояния доминирования приведёт к росту суммарной площади участков растительности с высоким покрытием доминантов (в целом как аборигенных, так и чужеродных) и, соответственно, с относительно низким локальным видовым богатством в отличие от ситуации, когда объектом инвазии оказываются исходно монодоминантные сообщества (то есть чужеродные доминанты сменяют аборигенные). Следстви-

ем такого процесса может стать снижение встречаемости многих сопутствующих видов растений и в результате увеличение риска их исчезновения с крупных участков растительного покрова в долгосрочной перспективе, например, в результате изменения климата, флуктуаций среды или воздействия фитофагов. Такой эффект известен под названием «отложенное вымирание» («extinction debt»). Чаще его рассматривают в качестве причины сокращения биоразнообразия фрагментированных сообществ [Tilman et al., 1994; Gibb, Hochuli, 2002; Kuussaari et al., 2009; и др.], но в последние годы данное понятие стали использовать и в инвазионной экологии [Heard et al., 2012].

Таким образом, от того, ведёт ли инвазия чужеродных видов растений к росту площади монодоминантных сообществ в растительном покрове, могут в определённой степени зависеть долгосрочные последствия этого процесса для его видового богатства. Однако мы не смогли обнаружить в литературе какую-либо информацию по данному вопросу. В нашем исследовании мы постарались восполнить этот пробел. С этой целью мы оценили, как степень участия чужеродных видов в формировании синантропной растительности окрестностей населённых пунктов юга России влияет на число и частоту доминирования аборигенных видов (1), частоту встречаемости сообществ с высокой степенью доминирования (2) и частоту встречаемости полидоминантных сообществ (3).

Материал и методы

Исследование было выполнено в окрестностях г. Майкопа Республики Адыгея (Западный Кавказ, долина р. Белой, 180–260 м над ур. м., координаты мест сбора фактического материала: 44°36'31" с. ш., 40°03'10" в. д.; 44°34'16" с. ш., 40°08'37" в. д.; 44°36'09" с. ш., 40°02'38" в. д. и 44°34'03" с. ш., 40°05'22" в. д.) и двух населённых пунктов – Кирпичное и Агуй-Шапсуг – Туапсинского района Краснодарского края (долины рек Туапсе и Агой, 60–80 м над ур. м., координаты: 44°09'51" с. ш., 39°12'12" в. д. и 44°10'39" с. ш., 39°03'53" в. д., соответственно). Объектами исследования явились относительно однородные

участки растительного покрова площадью по 0.15–0.2 га (sampling plots – SP), включающие сообщества антропогенных местообитаний (пустырей, залежей, обочин дорог и др.). В пределах каждого из таких участков регулярным способом было заложено 100–150 учётных площадок по 1 м² (accounting plots – AP). На каждой учётной площадке была оценена роль доминирующих видов (виды, имеющие более высокое проективное покрытие, чем другие виды) в формировании травостоя по пятибалльной шкале: 1 – доминант глазомерно определить невозможно (полидоминантное сообщество); 2 – доминант глазомерно может быть определён, при этом его проективное покрытие составляет менее 40%; 3 – проективное покрытие доминирующего вида – 41–60%; 4 – 61–80%; 5 – более 80%. Общее число заложённых пробных участков (SP) составило 71 (50 – в окрестностях г. Майкопа, 21 – в Туапсинском районе), общее число учётных площадок (AP) – 9078.

На основе полученных данных были рассчитаны значения нескольких характеристик: 1) доля AP с полидоминантными сообществами в пределах пробного участка (SHwd); 2) доля AP с покрытием доминантов менее 40%, 41–60%, 61–80%, более 80%; 3) число аборигенных (Sab) и чужеродных (Sex) доминантов; 4) доли AP с доминированием чужеродных (SHex) и аборигенных (SHab) видов растений.

Для решения поставленных задач доля AP с доминированием чужеродных видов (SHex) была сопоставлена: 1) с долей AP с доминированием аборигенных видов (SHab), 2) с долей AP с полидоминантными сообществами (SHwd), 3) с соотношением SHab/SHwd, 4) с долей AP с проективным покрытием доминантов (независимо от происхождения) более 60% и 80%, 5) с числом чужеродных (Sex) и аборигенных (Sab) доминантов.

Мы предположили, что если рост частоты доминирования чужеродных видов происходит преимущественно за счёт полидоминантных сообществ, то следует ожидать отрицательной корреляции между SHex и SHwd и положительной корреляции между SHex и соотношением SHab/SHwd. Если область доминирования чужеродных видов увеличи-

вается преимущественно путём вытеснения аборигенных доминантов, то следует ожидать отрицательной корреляции между SHex и SHab в сочетании с отрицательной корреляцией между SHex и SHwd. С целью оценки характера (знака) и силы связи между значениями анализируемых характеристик

был использован коэффициент корреляции рангов Спирмена (R_s). Он позволяет измерять степень сопряжённости между признаками независимо от закона распределения и формы связи.

Названия растений даны по: Plants of the World Online [2023].

Таблица 1. Характеристика участков синантропной растительности, расположенных в окрестностях г. Майкопа Республики Адыгея (координаты мест сбора фактического материала: 44°36'31" с. ш., 40°03'10" в. д.; 44°34'16" с. ш., 40°08'37" в. д.; 44°36'09" с. ш., 40°02'38" в. д. и 44°34'03" с. ш., 40°05'22" в. д.)

Характеристики	Группы пробных участков с разной суммарной частотой доминирования чужеродных видов (SHex, %)				
	10	10	10	10	10
Число участков	10	10	10	10	10
SHex, %	0.2 (0–0.9)	1.7 (0.9–2.6)	4.2 (2.9–5.9)	12.0 (6.0–17.0)	33.6 (20.9–48.8)
SHab, %	48.6 (30.5–74.2)	47.7 (28.6–58.4)	39.8 (20.7–64.1)	50.3 (26.4–70.1)	32.6 (15.0–51.9)
SHwd, %	51.2 (25.8–69.5)	50.5 (29.6–69.6)	56 (32.3–74.1)	37.7 (16.4–65.4)	33.7 (13.5–50.9)
Sex	0.2 (0–1)	1.3 (1–2)	1.7 (1–3)	2.2 (1–3)	2.8 (1–5)
Sab	7.7 (5–10)	9.6 (6–14)	10.1 (4–15)	8.3 (3–14)	5.7 (2–10)
Средняя частота доминирования чужеродных видов, %					
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.1	0.2	1.1	5.8	11.6
<i>Erigeron annuus</i>	0.1	0.2	2.2	1.5	2.0
<i>Solidago canadensis</i>		0.9	0.5	4.3	14.2
<i>Asclepias syriaca</i>		0.3		0.7	0.7
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>		0.1	0.1	0.1	
<i>Xanthium strumarium</i>					3.5
<i>Erigeron canadensis</i>					1.0
<i>Bidens frondosa</i>					0.1
<i>Xanthium orientale</i>			0.4		0.1
Средняя частота доминирования аборигенных видов, %					
<i>Elymus repens</i>	9.8	13.3	10.0	8.1	5.2
<i>Medicago falcata</i>	6.8	6.5	2.2	15.5	3.9
<i>Achillea millefolium</i>	3.6	2.2	1.2	1.3	0.0
<i>Eryngium campestre</i>	2.4	2.6	0.1	0.2	0.1
<i>Trifolium hybridum</i>	2.2	1.8	0.4	0.5	0.5
<i>Melilotus officinalis</i>	7.5	0.2	4.4	0.5	7.5
<i>Trifolium ambiguum</i>	0.9	2.8	4.3	5.2	0.4
<i>Agrimonia eupatoria</i>	1.8	7.5	2.6	0.2	0.1
<i>Rubus caesius</i>				8.5	5.1
<i>Trifolium repens</i>	2.7		4.2	0.1	0.4
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	0.2	0.9	0.4	1.6	2.7

Примечание. Здесь и в таблице 2: SHex, % – доля AP с доминированием чужеродных видов в процентах (средние и предельные значения для групп участков); SHab, % – доля AP с доминированием чужеродных видов, SHwd, % – доля AP с полидоминантными сообществами, Sex – число чужеродных доминантов, Sab – число аборигенных доминантов.

Результаты

В таблицах 1 и 2 представлены данные, характеризующие изученные участки растительного покрова (SP) с разным участием чужеродных видов. При их составлении SP предварительно были ранжированы по значениям SHex, а затем разделены по сходству этих значений на группы по 10 участков

(окрестности г. Майкопа) или по 4–5 участков (Туапсинский район).

В окрестностях г. Майкопа нами было выявлено 9 чужеродных видов, доминирующих хотя бы на одной из AP (табл. 1). Среди них наиболее высокую частоту доминирования на изученных участках имели *Ambrosia artemisiifolia* и *Solidago canadensis*. Реже до-

Таблица 2. Характеристика изученных участков синантропной растительности, расположенных в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района Краснодарского края (координаты мест сбора фактического материала: 44°09'51" с. ш., 39°12'12" в. д. и 44°10'39" с. ш., 39°03'53" в. д.

Характеристики	Группы пробных участков с разной суммарной частотой доминирования чужеродных видов (SHex, %)				
	4	4	4	4	5
Число участков	4	4	4	4	5
SHex, %	3.8 (1.0–6.2)	10.8 (7.9–13.7)	16 (14.4–19)	30.3 (21.4–38.5)	58.1 (48.9–67.7)
SHab, %	51 (35.7–71.8)	54.6 (48.2–68.5)	54.2 (41.9–60.4)	41.8 (36.1–57.9)	23.1 (12.8–40.6)
SHwd, %	45.2 (27.2–58.2)	35.3 (20.7–43.9)	23.4 (10.6–39.0)	30.3 (24.6–40.5)	21.7 (5.4–36.8)
Sex	1.8 (1–3)	3.3 (1–6)	3.5 (3–5)	3.3 (2–5)	3 (2–4)
Sab	11.3 (8–15)	16 (14–18)	10 (5–18)	13.3 (11–16)	10.6 (7–18)
Средняя частота доминирования чужеродных видов, %					
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	1.6	5.6	9.3	14.8	29.7
<i>Erigeron annuus</i>	0.2	1.2	4.1	9.0	1.1
<i>Helianthus tuberosus</i>		0.8	0.7	0.7	21.3
<i>Xanthium orientale</i>	0.7	0.6	0.4	2.9	2.2
<i>Sorghum halepense</i>		1.9		0.9	0.1
<i>Solidago gigantea</i>			0.7	0.5	1.0
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>				0.9	0.5
<i>Bidens frondosa</i>		0.6	0.2	0.4	
<i>Euphorbia nutans</i>			0.2	0.2	0.1
<i>Rudbeckia hirta</i>			0.2	0.2	
<i>Paspalum dilatatum</i>	1.6				
<i>Abutilon theophrasti</i>		0.4			
<i>Amaranthus retroflexus</i>		0.2			
<i>Erigeron canadensis</i>					0.7
Средняя частота доминирования аборигенных видов, %					
<i>Lolium arundinaceum</i> subsp. <i>orientale</i>	10.4	12.1	10.0	4.2	3.0
<i>Sambucus ebulus</i>		4.2	7.5	2.5	3.8
<i>Rubus ibericus</i>	1.6	5.6	9.3	0.7	1.0
<i>Rubus caesius</i>	0.7	2.7	3.0	4.9	1.0
<i>Artemisia vulgaris</i>	0.2	0.6	0.4	2.9	1.8
<i>Cynodon dactylon</i>	6.7	0.8	1.3	1.8	1.5
<i>Trifolium repens</i>	4.0	5.0	1.8	2.4	
<i>Calamagrostis epigejos</i>	5.5	0.6	1.8	0.7	
<i>Lotus herbaceus</i>		3.1	3.2		0.3

минирует *Erigeron annuus*. На большинстве участков синантропной растительности суммарная частота доминирования чужеродных видов относительно невысокая – до 6%. При этом на части участков она достигает 20–50%. На этих же участках было выявлено и наибольшее число чужеродных видов растений, способных достигать состояния доминирования. Между числом чужеродных доминантов на участках (Sex) и долей AP, на которых они доминируют (SHex), наблюдается статистически значимая положительная корреляция ($n = 50, R_s = 0.604, P < 0.01$). Среди аборигенных видов наиболее высокую частоту доминирования на обследованных участках имели *Elymus repens*, *Medicago falcata* и *Melilotus officinalis*; на отдельных участках – *Rubus caesius* и *Agrimonia eupatoria*. На участках с высоким участием чужеродных видов более часто, чем другие, доминировали эти же аборигенные виды (табл. 1).

Из таблицы 2 следует, что участки синантропной растительности, обследованные в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района, характеризуются более высоким числом чужеродных доминантов и более высокой суммарной частотой их доминирования, чем участки, расположенные в окрестностях г. Майкопа. В частности, на 8 из 21 участка значения SHex варьировали в пределах 20–68%. При этом статистически значимая связь между SHex и Sex не обнаружена ($n = 21, R_s = 0.356$). Среди чужеродных видов наиболее высокую частоту доминирования на изученных участках имели *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus* и *Helianthus tuberosus*. Среди аборигенных – *Lolium arundinaceum* subsp. *orientale* (= *Festuca arundinacea* subsp. *orientalis*), *Sambucus ebulus*, *Rubus ibericus*, *R. caesius* и *Cynodon dactylon*. На участках с высоким участием чужеродных видов наиболее часто доминировали *Lolium arundinaceum* subsp. *orientale*, *Sambucus ebulus* и *R. caesius*.

На рисунке 1 А показано соотношение между долей AP с доминированием чужеродных видов (SHex), долей AP с доминированием аборигенных видов (SHab) и долей AP с полидоминантными сообществами (SHwd) на участках синантропной растительности окрестностей г. Майкопа. В обоих

случаях имеет место отрицательная статистически значимая корреляция. Соотношение SHab(SHex): $n = 50, R_s = -0.33, P < 0.05$; SHwd(SHex): $n = 50, R_s = -0.46, P < 0.01$. При этом связь между значениями SHex и SHab/SHwd отсутствует: $n = 50, R_s = 0.01$. В среднем на участках синантропной растительности (SP) с SHex равной около 50% доля AP с доминированием аборигенных видов (SHab) примерно в 1.9 раза ниже, чем на участках без чужеродных доминантов; доля AP с полидоминантными сообществами (SHwd) – в 2.1 раза ниже.

На рисунке 1 Б показано соотношение между SHex, SHab и SHwd на участках растительного покрова окрестностей населённых пунктов Туапсинского района. Характер связи между значениями данных характеристик примерно такой же, как и на участках синантропной растительности окрестностей г. Майкопа – она отрицательная и статистически значимая ($n = 21, R_s = -0.63, P < 0.01$ и $n = 21, R_s = -0.66, P < 0.01$, соответственно).

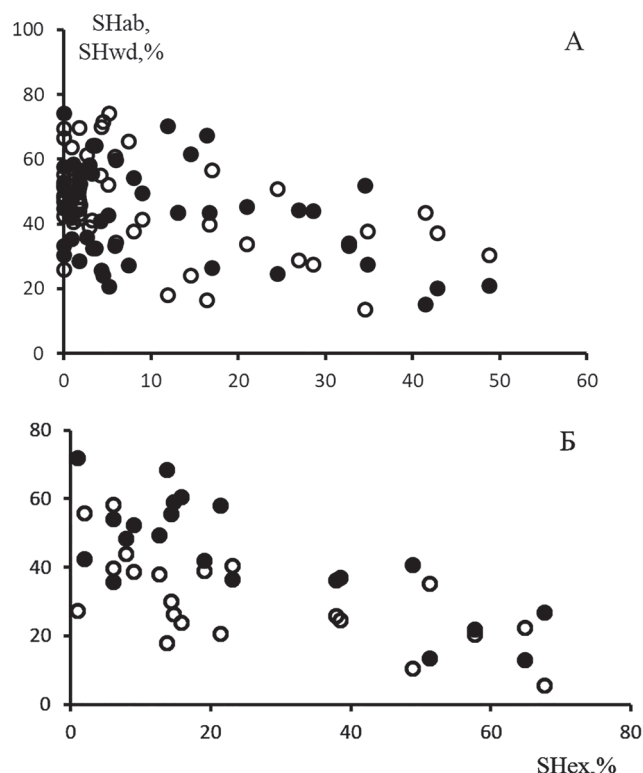


Рис. 1. Соотношение между долей учётных площадок (AP) с доминированием чужеродных видов (SHex), аборигенных видов (SHab) и с полидоминантными сообществами (SHwd) на участках синантропной растительности окрестностей г. Майкопа Республики Адыгея (А) и Туапсинского района Краснодарского края (Б). Чёрные кружки – SHab, белые кружки – SHwd.

Связь между значениями SH_{ex} и SH_{ab}/SH_{wd} и в этом случае отсутствует: $n = 21$, $R_s = 0.04$. В среднем на участках синантропной растительности (SP) с SH_{ex} равной 68% доля AP с доминированием аборигенных видов (SH_{ab}) примерно в 3.2 раза ниже, чем на участках с низкой частотой доминирования чужеродных видов; доля AP с полидоминантными сообществами (SH_{wd}) – в 3 раза ниже.

Дополнительно мы сопоставили долю AP с доминированием чужеродных видов (SH_{ex}) на участках и число аборигенных доминантов (S_{ab}), выявленных в их пределах. Статистически значимую корреляцию между значениями этих характеристик ни для одного из районов исследования обнаружить не удалось (окрестности г. Майкопа: $n = 50$, $R_s = -0.26$, Туапсинский район: $n = 21$, $R_s = -0.19$).

В таблице 3 показано соотношение доли AP с разным покрытием доминирующих видов независимо от их происхождения, в среднем для 10 (окрестности г. Майкопа) или 4–5 (Туапсинский район) участков. Из неё видно, что на участках синантропной растительности с более высокими значениями SH_{ex} доля AP с суммарным покрытием доминантов более 60% и более 80% преимущественно выше, чем на участках, где значения SH_{ex} относительно низкие. Однако статистически значимая связь между этими характеристика-

ми была выявлена только для участков, расположенных в окрестностях г. Майкопа (более 60%: $n = 50$, $R_s = 0.39$, $P < 0.05$; более 80%: $n = 50$, $R_s = 0.37$, $P < 0.05$).

Обсуждение

Итак, из наших данных следует, что в обоих районах исследования участки синантропной растительности с более высокой частотой доминирования чужеродных видов характеризуются в среднем более низкой частотой доминирования аборигенных видов, так же, как и более низкой (причём, примерно в той же степени) встречаемостью полидоминантных сообществ, а, соответственно, более высокой суммарной частотой встречаемости чужеродных и аборигенных видов (то есть монодоминантных сообществ в целом). Кроме того, наши результаты показали, что такие участки характеризуются также и более высокой частотой встречаемости сообществ с высоким покрытием доминантов (более 60% или 80%). Связь между числом и суммарной частотой доминирования как аборигенных, так и чужеродных видов оказалась преимущественно неопределённой.

Каким образом чужеродные виды растений достигают состояния доминирования на участках синантропной растительности? Можно предположить несколько возмож-

Таблица 3. Доля учётных площадок (%), характеризующихся разным проективным покрытием доминирующих видов в группах участков синантропной растительности с разным участием чужеродных видов

SH_{ex} , %	Число AP	Классы проективного покрытия				
		no dom.	21–40%	41–60%	61–80%	81–100%
Окрестности г. Майкопа (Республика Адыгея)						
0.2 (0–0.9)	1163	49.4	29.0	11.5	6.9	3.2
1.7 (0.9–2.6)	1218	50.5	24.6	12.9	7.3	4.7
4.2 (2.9–5.9)	1316	57.8	22.9	11.7	6.0	1.5
12.0 (6.0–17.0)	1070	37.7	24.2	17.1	11.6	9.4
33.6 (20.9–48.8)	1500	33.7	27.6	14.0	13.8	10.9
Окрестности населённых пунктов Туапсинского района Краснодарского края						
3.8 (1.0–6.2)	451	45.2	9.1	18.6	12.9	14.2
10.8 (7.9–13.7)	520	40.3	17.4	19.8	14.0	8.5
16.0 (14.4–19.0)	560	24.5	16.7	19.1	19.9	19.8
30.3 (21.4–38.5)	568	27.6	21.3	23.8	15.9	11.4
58.1 (48.9–67.7)	712	19.1	15.1	16.2	20.1	29.5

Примечание. AP – учётные площадки (1 м²); SH_{ex} , % – доля AP с доминированием чужеродных видов (средние и предельные значения для групп участков); no dom. – доминант отсутствует.

ных вариантов: 1) они быстрее, чем местные виды, заселяют нарушенные (открытые) местообитания; 2) благодаря более эффективно-му использованию ресурсов или воздействию на местообитания они замещают в сомкнутых сообществах местные доминанты; 3) по этой же причине становятся доминантами в исходно полидоминантных сомкнутых травостоях; 4) внедряются в сомкнутые сообщества, а затем оказываются более устойчивыми, по сравнению с местными видами, к тем или иным формам антропогенного воздействия (например, к вытаптыванию, стравливанию или эвтрофированию местообитаний). В первом случае чужеродные виды должны характеризоваться более эффективным проявлением, чем аборигенные растения, *R*-стратегии, во втором и третьем – *S*-стратегии, в четвертом – *S*-стратегии.

Как следует из многих известных нам публикаций, не только расселение чужеродных видов, но и их доминирование в растительном покрове, в значительной степени связано либо с их более высокой скоростью проникновения на вновь возникшие открытые местообитания, либо устойчивостью к нарушениям [Didham et al., 2005]. В частности, это касается очень многих наиболее агрессивных чужеродных видов, например, евразийских видов *Euphorbia esula*, *Bromus tectorum*, *Centaurea diffusa* и *C. maculosa*, колонизировавших обширные районы западной части Северной Америки [Watson, Renny, 1974; Belcher, Wilson, 1989; Sheley et al., 1998; Ortega, Pearson, 2005]. Причина их успеха пока окончательно не определена, однако авторы обращают внимание на то, что интродукция этих видов в Северную Америку совпала по времени с другими драматическими изменениями в окружающей среде, связанными с быстрым распространением земледелия и использованием прерий для выпаса миллионов голов скота [Corbin, D'Antonio, 2004]. *Cenchrus ciliaris* или буйволиная трава (родина Африка, Средиземноморье, аридные районы Азии), господствующая на многих пастбищных угодьях центральной Австралии, Мексики и Техаса, также редко заселяет участки с густым травостоем [Eyre et al., 2009]. Ещё один хорошо известный в этом от-

ношении вид – *Heracleum sosnowskyi* – предпочитает антропогенные и полуестественные местообитания, поскольку для прорастания его семян необходимы открытые, нарушенные участки почвы [Виноградова и др., 2010; Кондратьев и др., 2015; Абрамова и др., 2021; Арепьева и др., 2021].

Напротив, по мнению ряда авторов, наиболее устойчивыми как к внедрению чужеродных видов, так и к достижению ими высокой численности (биомассы, покрытия), являются сообщества с доминированием местных видов, особенно способных формировать клоны [Hejda, Pyšek, 2006; Rejmánek et al., 2013; Кондратьев и др., 2015; Озерова и др., 2017]. Возможно, по этой причине случаи конкурентного вытеснения чужеродными видами аборигенных доминантов описываются или даже упоминаются не часто [Nuzzo, 1993; Tognetti et al., 2010; Гусев, 2016, 2017 а, б]. В связи с этим можно было бы предположить, что достижение чужеродными видами растений господствующего положения в сомкнутых полидоминантных сообществах происходит в среднем чаще, чем в исходно монодоминантных. Но в опубликованных работах описания таких фактов мы не обнаружили.

Учитывая особенности биологии чужеродных видов растений, достигающих на изученных нами участках растительности высокого покрытия (*Ambrosia artemisiifolia*, *Helianthus tuberosus*, *Xanthium strumarium*, *X. orientale*, *Erigeron annuus* и *Solidago canadensis*), можно предположить, что их доминирование, как и в большинстве других описанных случаях, связано скорее с присвоением пустых или плохо используемых ниш (первичное вторжение, по: [Chabrerie et al., 2019]), чем с аннексией уже занятых (вторичное вторжение). Исключением является, по-видимому, только *Solidago canadensis*, способный произрастать и доминировать в сообществах не только ранних, но и средних стадий восстановительных сукцессий [Виноградова и др., 2010]. В публикациях А.П. Гусева [2015, 2016, 2017 б] представлены факты вытеснения этим видом как аборигенных, так и чужеродных доминантов (*Calamagrostis epigejos*, *Tanacetum vulgare*, *Impatiens glandulifera*, *Oenothera biennis* и др.).

Известно, что многие из пионерных чужеродных видов обычно вытесняются местными многолетниками в течение первых 5–20 лет вторичной сукцессии [Inouye et al., 1987; Meiners et al., 2002; Rejmánek et al., 2013; Чадаева и др., 2018; и др.]. Соответственно, разная частота (площадь) доминирования чужеродных видов на изученных нами участках растительности может отражать либо разную степень её нарушенности, либо разную стадию восстановления после нарушений. Чем сильнее нарушен растительный покров и/или чем на более ранней стадии восстановительной сукцессии находится его участок, тем более значительная его часть занята сообществами с доминированием чужеродных видов, тем, как это следует из наших данных, ниже частота встречаемости полидоминантных сообществ. Таким образом, влияние оцениваемого нами фактора на фиторазнообразие ландшафтов ограничивается, по-видимому, только наиболее нарушенными их участками, площадь которых в обоих районах нашего исследования относительно невелика. Ранее мы сравнили частоту и степень доминирования чужеродных и аборигенных видов растений на девяти участках синантропной растительности юга России (окрестностей нескольких населённых пунктов Республики Адыгея и Краснодарского края). Результаты показали, что в среднем для участков чужеродные виды растений доминируют только на 12% учётных площадок, а покрытия более 80% достигают лишь на 2.9% [Акатов и др., 2022 б].

Однако, как можно судить по многим известным нам публикациям, роль чужеродных доминантов в формировании растительного покрова других регионов мира может быть существенно выше. Так, изучение большой группой исследователей обилия местных и чужеродных видов растений на 64 пастбищах в 13 странах показало, что в глобальном масштабе чужеродные виды чаще доминируют на пастбищах по сравнению с местными, в том числе в четыре раза чаще имеют максимальное покрытие более 50% и в шесть раз чаще – более 80% [Seabloom et al., 2015]. Многолетние наблюдения, проведённые на заброшенных сельскохозяйственных угодьях Внутренней Пампы (Inland Pampa) в Арген-

тине, показали, что чужеродные виды способны доминировать на всех (ранних, средних и поздних) стадиях сукцессии, демонстрируя смену жизненных форм от однолетних видов разнотравья до однолетних и многолетних злаков [Tognetti et al., 2010]. Однолетние евразийские виды, укоренившиеся на месте сильно нарушенных прерий Калифорнии, оказались очень устойчивыми к сукцессионным изменениям и доминируют в преобразованных сообществах в течение многих десятилетий. Причём, как показывают наблюдения, прекращение выпаса скота не обязательно ведёт к их исчезновению и доминированию местных многолетников [Bartolome, Gemmill, 1981; Corbin, D'Antonio, 2004]. Сходные процессы были выявлены в дубовых редколесьях Канады, полуестественных лугах Новой Зеландии, эвкалиптовых лесах Австралии и на заброшенных полях Средиземноморья [обзор: Tognetti et al., 2010]. На задержку чужеродными доминантами вторичных сукцессий обращается внимание и в других работах [Munger, 2001; Meiners et al., 2002; Виноградова и др., 2010; Rejmánek et al., 2013; Гусев, 2015, 2016, 2017 б]. Для Восточной Европы часто в этом отношении указывается *Solidago canadensis*, клональные колонии которого способны достигать возраста 100 лет. Поэтому внедрившись в то или иное местообитание, этот вид может оставаться доминантом в течение длительного периода времени [Виноградова и др., 2010; Гусев, 2015, 2016, 2017 б].

Заключение

Наше исследование показало, что синантропная растительность со значительным участием чужеродных видов в её формировании характеризуется относительно высокой встречаемостью монодоминантных сообществ, что может иметь негативные последствия для её флористического богатства в долгосрочной перспективе. Однако, как следует из наших результатов и работ других авторов, чужеродные виды, в том числе наиболее агрессивные, чаще доминируют на сильно нарушенных местообитаниях. Данное обстоятельство ограничивает значимость оцениваемого нами фактора. С другой сторо-

ны, во многих публикациях показано, что чужеродные виды, достигнув доминирующего положения в пионерных сообществах, часто не вытесняются, как следовало бы ожидать, местными многолетниками в процессе вторичных сукцессий, а продолжают доминировать в преобразованных сообществах в течение десятилетий. При этом из данных публикаций остаётся не ясным, способствовал ли такой сценарий увеличению площади монодоминантных, а соответственно, сокращению площади полидоминантных сообществ. Поэтому исследования в данном направлении являются, по нашему мнению, весьма актуальными.

Финансирование работы

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 20-04-00364).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Рогожников Д.Р. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., *Ariaceae*) в Башкортостане // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 2–12.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М. Чужеродные и аборигенные доминанты оказывают сходное воздействие на видовое богатство синантропных растительных сообществ Западного Кавказа // Российский журнал биологических инвазий. 2022 а. № 2. С. 2–17 [Akotov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G. Alien and native dominants exercise similar effects on the species richness in synanthropic plant communities of the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2022 а. Vol. 13. № 3. P. 271–283].

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г. Частота и степень доминирования чужеродных и аборигенных видов в синантропных растительных сообществах юга России // Российский журнал биологических инвазий. 2022 б. №

3. С. 2–17 [Akotov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G. Frequency of occurrence and level of dominance of alien and native species in synanthropic plant communities of southern Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022 б. Vol. 13. № 4. P. 399–411].

Арепьева Л.А., Арепьев Е.И., Казаков С.Г. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на южной границе вторичного ареала в Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 2. С. 2–15.

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.

Гусев А.П. Воздействие инвазии золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) на восстановительную сукцессию на залежах (юго-восток Беларуси) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 10–16.

Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 10–14.

Гусев А.П. Вторжение золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) в антропогенные ландшафты Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2017 а. № 4. С. 28–35.

Гусев А.П. Задержка восстановительной сукцессии инвазивными видами растений (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2017 б. № 4. С. 261–266.

Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларикина Ю.С. Физиолого-экологические механизмы инвазионного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА. 2015. Вып. 2. С. 36–49.

Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.

Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоев С.Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140.

Bartolome J.W., Gemmill B. The ecological status of *Stipa pulchra* (Poaceae) in California // Madroño. 1981. Vol. 28. No. 3. P. 172–184.

Belcher E.A., Wilson S.D. Leafy spurge and the species composition of mixed-grass prairie // Journal of Range Management. 1989. Vol. P. 172–175.

Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. Alien versus native species as drivers of recent extinctions // Frontiers Ecol. Environ. 2019. Vol. 17. No. 4. P. 203–207. <https://doi.org/10.1002/fee.2020>

- Chabrierie O., Massol F., Facon B., Thevenoux R., Hess M., Ulmer R., Pantel J.H., Braschi J., Amsellem L., Baltora-Rosset S., Tasiemski A., Grandjean F., Gibert P., Chauvat M., Affre L., Thiébaud G., Viard F., Forey E., Folcher L., Boivin T., Buisson E., Richardson D.M., Renault D. Biological invasion theories: merging perspectives from population, community and ecosystem scales // Preprints. 2019. 2019100327 (doi: 10.20944/preprints201910.0327.v1).
- Corbin J.D., D'Antonio C.M. Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion // Ecology. 2004. Vol. 85. No. 5. P. 1273–1283.
- Czarniecka-Wiera M., Kacki Z., Chytry M., Palpurina S. Diversity loss in grasslands due to the increasing dominance of alien and native competitive herbs // Biodiversity and Conservation. 2019. Vol. 28. P. 2781–2796.
- Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., et al. Don't judge species on their origins. Nature. 2011. Vol. 474. P. 153–154.
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M., Gemmill N.J. Are invasive species the drivers of ecological change // Trends in Ecology and Evolution. 2005. Vol. 20. P. 470–474. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00918.x
- Eyre T.J., Wang J., Venz M.F., Chilcott C., Whish G. Buffel grass in Queensland's semi-arid woodlands: response to local and landscape scale variables, and relationship with grass, forb and reptile species // The Rangeland Journal. 2009. Vol. 31. P. 293–305.
- Gibb H., Hochuli D.F. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages // Biol. Conserv. 2002. Vol. 106. P. 91–100.
- Heard M.J., Sax D.F., Bruno J.F. Dominance of non-native species increases over time in a historically invaded strandline community // Diversity and Distributions. 2012. Vol. 18. P. 1232–1242. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00918.x
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biological Conservation. 2006. Vol. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Sádlo J., Kutlvašr J., Petřík P., Vítková M., Vojík M., Pyšek P., Pergl J. Do invasive alien plants impact the diversity of vegetation more compared to native expansive dominants? // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: Sixth International Symposium. Book of abstracts / Ed. Yu.Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V.G. Perosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 88–89.
- Inouye R.S., Huntly N.J., Tilman D., Tester J.R., Stillwell M.A., Zinnel K.C. Old-field succession on a Minnesota sand plain // Ecology. 1987. Vol. 68. P. 12–26.
- Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R.K., Helm A., Krauss J., Lindborg R. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation // Trends Ecol. Evol. 2009. Vol. 24. P. 564–571.
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K., Lavorel S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // Proceedings of the Royal Society of London. 2003. Vol. 270. P. 775–781.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations // Ecography. 2002. Vol. 25. P. 215–233.
- Munger G.T. *Alliaria petiolata* // In: Fire Effects Information System [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). 2001 // (<https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/forb/allpet/all.html>). Accessed 22.06.2023.
- Nuzzo V.A. Current and historic distribution of garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in Illinois // The Michigan Botanist. 1993. Vol. 32. No. 1. P. 23–33.
- Ortega Y.K., Pearson D.E. Weak vs. strong invaders of natural plant communities: assessing invasibility and impact // Ecological Applications. 2005. Vol. 15. No. 2. P. 651–661. <https://doi.org/10.1890/04-0119>
- Plants of the World Online (Electronic resource) // (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Accessed 22.06.2023.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // Vegetation Ecology, Second Edition. / Eddy van der Maarel and Janet Franklin. Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
- Seabloom E.W., Borer E.T., Buckley Y.M., et al. Plant Species' Origin Predicts Dominance and Response to Nutrient Enrichment and Herbivores in Global Grasslands // Published in Nature Communications. 2015. Vol. 6. Article 7710. P. 1–8.
- Sheley, R.L., Jacobs J.S., Carpinelli M.F. Distribution, biology, and management of diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) and spotted knapweed (*Centaurea maculosa*) // Weed Technology. 1998. Vol. 12. P. 353–362.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. Habitat destruction and the extinction debt // Nature. 1994. Vol. 371. P. 65–66.
- Tognetti P.M., Chaneton E.J., Omacini M., Trebino H.J., León J.C. Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old - field succession on set - aside farmland in Argentina // Biological Conservation. 2010. Vol. 143. P. 2494–2503
- Watson A.K., Renny A.J. The biology of Canadian weeds. 6. *Centaurea diffusa* and *C. maculosa* // Can. J. Plant Sci. 1974. Vol. 54. P. 687–701.

THE RATIO OF THE FREQUENCY OF OCCURRENCE OF MONO- AND POLYDOMINANT COMMUNITIES IN SYNANTHROPIC VEGETATION WITH DIFFERENT PARTICIPATION OF ALIEN SPECIES

© 2023 Akatov V.V.^{a, *}, Akatova T.V.^b, Eskina T.G.^b, Sazonets N.M.^a, Chefranov S.G.^a

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

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

e-mail: *akatovmgti@mail.ru

If the invasion of alien species into the vegetation cover leads to an increase in the area of monodominant communities, then this may have negative consequences for native plant species in the long term. We compared the frequency of occurrence of communities with the dominance of alien species, with the dominance of native species, as well as polydominant communities, in 71 sites of synanthropic vegetation in the vicinity of the settlements of the Republic of Adygea and the Krasnodar Territory (Russia). The results showed that sites with a higher frequency of alien species dominance are characterized by a predominantly lower frequency of native species dominance, as well as a lower occurrence of polydominant communities, and, accordingly, a higher occurrence of monodominant communities in general. At the same time, the peculiarities of the biology of alien plant species reaching a high coverage in the studied areas suggest that this is due, rather, to the ability of alien species to quickly populate disturbed (open) habitats than to displace native species from closed grass stands. Therefore, the influence of the factor assessed by us on the floristic richness of synanthropic vegetation in the study area can be considered as limited. However, in other regions of the world, as follows from the publications known to us, it can be significant.

Key words: synanthropic vegetation, projective cover, frequency of dominance, alien dominants, native dominants, polydominant communities.

О ФАКТЕ ОБНАРУЖЕНИЯ ОБЛЕПИХОВОЙ МУХИ – *RHAGOLETIS BATAVA OBSCURIOSA* KOL. НА ТЕРРИТОРИИ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 Баринов С.Н.^{а, *}, Баринаева М.О.^{б, **}

^а Ивановское региональное отделение общественно-государственного объединения «Всероссийское физкультурно-спортивное общество «Динамо», г. Иваново, 153002, Россия

^б ФГБОУ ВО «Ивановский государственный университет», г. Иваново, 153025, Россия
e-mail: *barinowsergei@mail.ru; **nayka@list.ru

Поступила в редакцию 31.10.2022. После доработки 27.07.2023. Принята к публикации 26.08.2023

В работе представлен обзор факта обнаружения на территории Ивановской области облепиховой мухи – *Rhagoletis batava obscuriosa* Kol., которая с 2018 г. фиксируется в дикорастущих популяциях, а с 2022 г. – в садовых насаждениях облепихи крушиновидной *Hippophae rhamnoides* (L., 1753). Данный вид представляет угрозу эффективного возделывания облепихи в регионе.

Ключевые слова: абиотические факторы, интродукция, натурализация, инвазии, облепиха крушиновидная, вредители, облепиховая муха.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-13-18

Введение

Облепиха в качестве ценной плодовой культуры получила массовое распространение в Европейской части России после периода 1950–1960 гг., когда были получены сорта, пригодные для её культивирования в данном регионе. Первые сорта облепихи были получены сотрудниками Алтайской опытной станции. Значительный объём работ по созданию сортов облепихи вёлся в Ботаническом саду МГУ, Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии [Скалий, 2007], экспериментальном плодопитомническом хозяйстве во Владимирской обл. [Никонов, 1982] и других научных учреждениях. В результате этих работ был выведен целый ряд сортов, приспособленных к климатическим условиям средней полосы России. Таким образом, были созданы предпосылки для распространения облепихи и на территорию Ивановской обл. Вслед за облепихой стал распространяться и целый ряд вредителей данной культуры, одним из которых является облепиховая муха *Rhagoletis batava obscuriosa* Kol. В России она впервые была выявлена в 1950-е гг. на юге Западной Сибири, как в естественных зарослях, так и в промышленных плантациях

этой культуры [Гатин, 1963; Прокофьев, 1970, 1987]. В насаждениях облепихи Центрального и Центрально-Чернозёмного регионов России данный вредитель распространился в начале XXI в. [Дроздовский, 2002; Богомолова, 2009; Фефелов, Хомутова, 2012], в Московской обл. с 2001 г. [Наумова, 2010], отмечен в европейских странах [Шалкевич, 2014; Stalazs, Balalaikins, 2017]. Облепиховая муха способна полностью уничтожить урожай [Шаманская, 2014 б, 2021], следовательно, её распространение представляет собой угрозу эффективного возделывания облепихи, что делает актуальным сбор и анализ сведений по фактам обнаружения данного вредителя.

Целью настоящей работы является описание и анализ факта обнаружения облепиховой мухи на территории Ивановской обл.

Задачами данного исследования являются установление условий появления облепиховой мухи на территории Ивановской обл., определение временного интервала между появлением на территории региона облепихи и появлением облепиховой мухи, установление фазы процесса инвазии и выявление факторов, ограничивающих распространение данного вида.

Материал и методика

Исследования проведены в Пучежском районе на северо-востоке Ивановской обл., входящей в Центральный регион России. Фактически место исследования находится на стыке Северо-Западного (Костромская обл.), Центрального (Ивановская обл.) и Волго-Вятского (Нижегородская обл.) регионов и располагается в непосредственной близости к Горьковскому водохранилищу. Регион расположен в центре Нечернозёмной зоны Европейской территории России между $56^{\circ}21'$ и $57^{\circ}45'$ с. ш. и $39^{\circ}23'$ и $43^{\circ}53'$ в. д. Места обнаружения облепиховой мухи располагаются в окрестностях населённого пункта Беляево ($57^{\circ}08'95''$ с. ш., $43^{\circ}02'93''$ в. д.) и непосредственно в с. Сеготь ($57^{\circ}08'25''$ с. ш., $43^{\circ}01'65''$ в. д.).

Зимние температуры на территории периодически опускаются до -36°C . Средняя многолетняя сумма активных температур выше $+10^{\circ}\text{C}$ колеблется около 2000°C . Количество тепла, получаемого от солнца за год, составляет около 88 ккал на 1 см^2 площади. Атмосферных осадков выпадает в среднем за год 550–600 мм. Радиационный баланс за год положительный и составляет около 28 ккал/

см^2 [Доклад..., 2022]. По району исследования пролегает изотерма января -12.0°C и изотерма июля $+18.5^{\circ}\text{C}$.

При определении этапов процесса инвазии чужеродных видов (облепихи и облепиховой мухи) применяли схему, предложенную ещё Л.А. Зенкевич [1940] и в дальнейшем существенно дополненную А.Ф. Карпевич [1975] и др. Для всех групп организмов выделяют следующий ряд: «вселение – натурализация – интеграция» («arrival – establishment – integration») [Vermeij, 1996], таким образом, процесс инвазии применительно к биоценозам завершается натурализацией [Карпевич, 1975] или по иной терминологии – интеграцией [Moyle, Light, 1996], и исследователи считают эту схему универсальной для всех групп организмов [Биологические инвазии..., 2004]. Места обнаружения облепиховой мухи представлены на карте-схеме районов исследования (рис. 1).

В ходе анализа факта обнаружения чужеродного вида осуществляли изучение литературных источников по тематике исследования. Обнаружение вредителя производили по наличию личинок в поражённых ягодах. Для

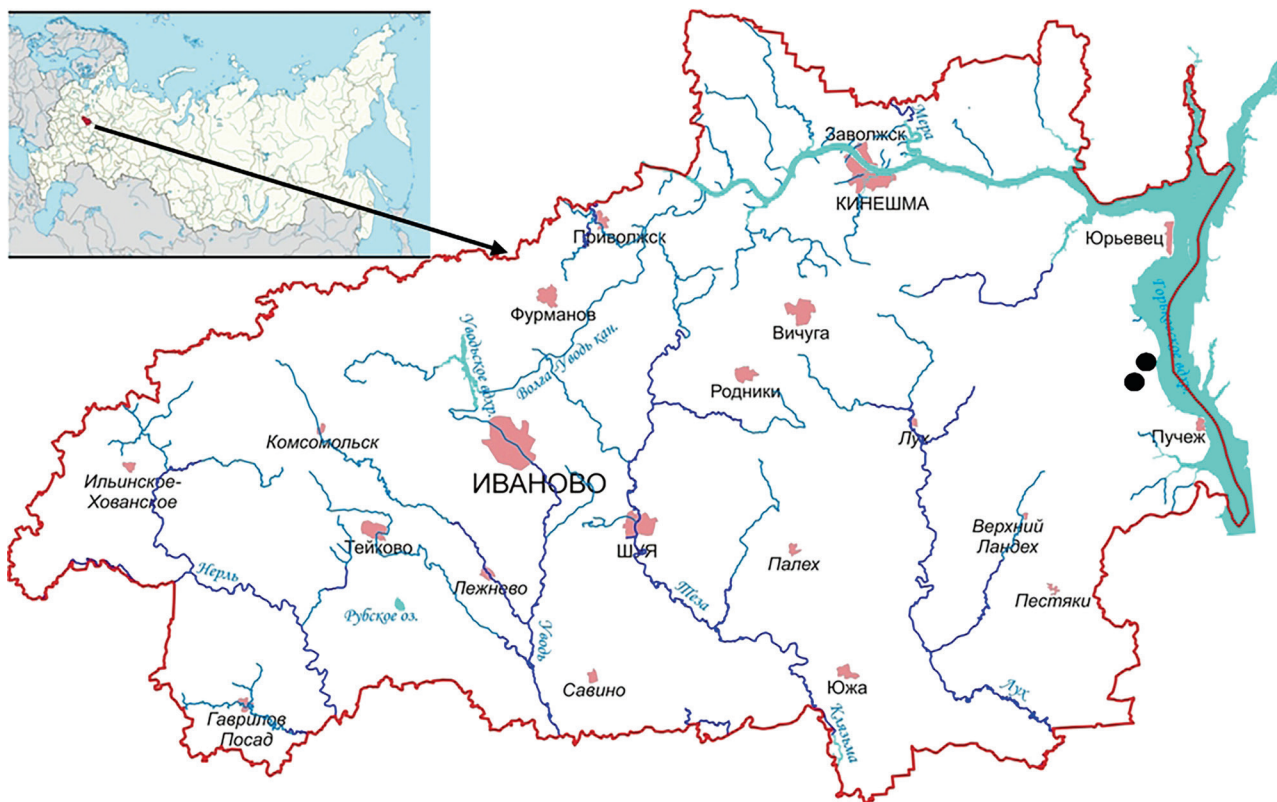


Рис. 1. Карта-схема районов исследования. ● – места обнаружения облепиховой мухи.

оценки потенциала размножения облепиховой мухи нами был проведён расчёт суммы активных температур (более +10 °С) в период 2018–2022 гг.

Результаты и их обсуждение

За последние годы облепиха как плодовая культура широко распространилась по многим областям Северо-Западного, Волго-Вятского и Центрального регионов России, на стыке которых и находится Ивановская обл. В Ивановской обл. в 2007 г. она отмечена как дичающее интродуцированное растение [Борисова, 2007], однако в любительском садоводстве на территории региона она появилась значительно раньше. Облепиха на территории региона разводится как пищевое, лекарственное и декоративное растение. В основном она культивируется на территории частных подворий и садово-огороднических некоммерческих товариществ (СНТ). Многие из них в настоящее время заброшены и, соответственно, облепиха дичает, образуются также её значительные самосевные заросли. По крайней мере, в 1990-е гг. единичные экземпляры облепихи уже присутствовали в садовых насаждениях в районе исследования и обнаружения облепиховой мухи. Таким образом, между началом вселения облепихи и вселением облепиховой мухи прошло не менее 20 лет.

Регионом-донором для облепихи крушиновидной является Центральноазиатский регион [Сенатор и др., 2017]. Облепиха крушиновидная для Московской обл. приводится как эргазиофитофит (дичающие культивируемые виды) и эпекофит (виды, которые натурализовались только в растительных единицах, сформированных человеком, таких как луга, сорная флора или рудеральная растительность, но прочно натурализовались здесь) [Майоров и др., 2020]. В литературе понятие «эпекофит» аналогично «invasive plants» [Rušek et al., 2004; Виноградова и др., 2010]. Вид занесён в «Black»-лист инвазивных растений России. Отнесён к видам, активно натурализующимся в естественных и полусредственных местообитаниях [Сенатор и др., 2017], успешно натурализовался в различных антропогенных экотопах (придорожных лу-

говинах, пустырях, строительных участках и др.) и внедрился в природные сообщества [Борисова, 2021].

Для облепихи нами было подтверждено проявление способности к регулярному размножению на территории региона и преодоление барьеров на пути расселения из мест интродукции. Было отмечено значительное по площади освоение прибрежной полосы Горьковского водохранилища в районе исследования, где она образовала естественный очаг ленточной формы. Следовательно, облепиха постепенно захватывает биотопы (ландшафты), свойственные её произрастанию в нативном ареале, где она обитает преимущественно на дренированных почвах лёгкого механического состава – галечниках по берегам горных рек или песчано-аллювиальных наносах в поймах равнинных рек. Таким образом, регистрируется освоение естественных экосистем и, вероятно, в дальнейшем облепиха может быть отнесена к инвазивным видам региона.

В 2018 г. во время сбора ягод на территории самосевных зарослей нами было обнаружено поражение плодов облепиховой мухой. По результатам анализа литературных источников было установлено, что это первый факт обнаружения облепиховой мухи на территории Ивановской обл. Облепиховая муха первоначально была зарегистрирована в 2018 г. только в дикорастущей группировке облепихи, расположенной на песчаной косе в устье р. Сеготь. Парцелла представляет собой загущенную поросль облепихи, под которой практически отсутствует травяной покров. Все растения облепихи расположены с восточной стороны косы, примыкающей к Горьковскому водохранилищу. Данные заросли сформировались в результате того, что большое количество ягод было выброшено волнами водохранилища на песчаную косу. Точная дата образования популяции не зафиксирована, но не менее 20 лет назад. Наблюдается обильное плодоношение растений, причём цвет, размер, расположение и время созревания ягод существенно различаются на разных растениях. Подобные заросли облепихи имеются в устьевых участках и ряда других рек Пучежского района. В



Рис. 2. Плоды облепихи сорта Подарок саду, поражённые личинками облепиховой мухи.

2022 г. личинки облепиховой мухи уже были обнаружены в садовых посадках (сорт Подарок саду) на территории с. Сеготь (рис. 2). Следовательно, зафиксирована способность облепиховой мухи к регулярному размножению, что соответствует стадии натурализации. Таким образом, данный вредитель является инвазионным видом второго порядка, специализирующимся на определённом виде-хозяине, при этом часть куколок остаётся в почве на повторную зимовку.

Степень поражаемости растений болезнями и вредителями базируется на треугольнике взаимоотношений хозяин – паразит – внешняя среда. Динамика изменений в данном треугольнике влияет на ход развития эпизоотий [Ван дер Планк, 1981]. Поэтому необходимо определить факторы, негативно влияющие на численность облепиховой мухи. К таковым относятся следующие ограничивающие факторы. Во-первых, это климатические условия. В отдельные годы численность вредителя снижается в 2–6 раз при длительном (до 2–3 недель) затоплении облепихи паводковыми водами, а также при сильном охлаждении поверхностного слоя почвы в малоснежные зимы [Шаманская, 2014]. Основным и решающим фактором в распространении и активном развитии данного вредителя в период вегетации растений облепихи является температура воздуха в летний период. Периодические резкие похолодания, продолжительные сильные дожди и другие неблагоприятные климатические факторы, снижая активность жизнедеятельности и эффективность размножения мух, существенно влияют на динамику их численности. Так, данные, полученные для

Центрально-Нечернозёмной зоны России в результате исследования, проведённого в 2015–2017 гг. на территории Всероссийского селекционно-технологического института садоводства и питомниководства, показали, что сумма эффективных температур выше +10 °С к началу вылета мух колеблется от 252.1 °С до 319 °С, а сам вылет происходит, как правило, в начале лета [Зейналов, 2018]. В условиях г. Барнаула, по данным М.А. Прокофьева [1987], среднее значение суммы температур (активных температур выше +10 °С), необходимое для реактивации пупариев, составляет 312 °С при отклонении ± 67.5 °С. Сроки начала вылета взрослых насекомых тесно связаны с температурным режимом в предшествующий период [Косачев, 2003; Шаманская, 2014 а]. По данным метеостанции № 27355 в н.п. Юрьевец, ближайшей к точке обнаружения нами облепиховой мухи, в период исследования с 2018 по 2022 г., сумма активных температур (более +10 °С) достигала величины в 312 °С в третьей декаде мая или в первой декаде июня, что позволяет мухам осуществлять вылет имаго в июне. Таким образом, в ходе всех пяти лет исследования температура в весенне-летний период была благоприятной для развития облепиховой мухи. Во-вторых, разная степень устойчивости сортов к облепиховой мухе. Так исследователями отмечено, что наиболее устойчивыми сортами являются сорта с поздним сроком (2–3 декада сентября) созревания плодов [Скалий, 2007; Богомолова, 2009; Шаманская, 2014 а] и мелкоплодные сорта [Шаманская, 2014 а]. В-третьих, разреженное распределение растений с отсутствием под ними травяного по-

крова [Скалий, 2007]. В-четвёртых, ряд биотических факторов. Так в отдельные годы заражённость пупариев наездником *Ophis rhaгоleticollis* Sachт. достигает 70% [Шаманская, 2014 а]. Также совершенно очевидно, что отсутствие плодоношения облепихи относится к ингибирующим факторам, однако следует учесть, что часть куколок способна оставаться в почве на повторную зимовку. Таким образом, в загущенных самосевных зарослях с высоким уровнем разнообразия форм облепихи с разным обилием плодоношения по годам и различными сроками созревания ягод, формируются наиболее оптимальные условия для поддержания жизненного цикла вредителя. Следовательно, натурализация облепихи, являющейся в данном случае видом-хозяином, с высокой долей вероятности способствовала интенсификации эпизоотий облепиховой мухи в регионе.

Заключение

Даётся описание и анализ факта обнаружения облепиховой мухи на территории Ивановской обл. Натурализовавшаяся на территории области облепиховая муха наносит существенный ущерб, как культурным посадкам облепихи, так и ее дикорастущим зарослям. Временной интервал между вселением на территорию региона облепихи и первым обнаружением облепиховой мухи составляет не менее 20 лет. Изучение особенностей внедрения инвазионных видов в состав природных сообществ и оценка их дальнейшего распространения важны для прогноза и поиска путей управления процессами инвазии чужеродных видов в фауну региона, а также для разработки стратегии сохранения биологического разнообразия.

Финансирование работы

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

- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Богомоллова Н.И. Устойчивость сортов и форм облепихи к облепиховой мухе *Rhagoletis batava obscuriosa* Kol. в условиях средней полосы России // Аграрный вестник Урала. 2009. № 10 (64). С. 27–30.
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Ивановский гос. ун-т, 2007. 187 с.
- Борисова Е.А. Интродуцированные виды деревьев и кустарников в озеленении г. Иваново // Труды по интродукции и акклиматизации растений. Ижевск: Удмуртский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, 2021. Вып. 1. С. 429–433.
- Ван дер Планк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир, 1981. 236 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.
- Гатин Ж.И. Облепиха // М.: Сельхозиздат, 1963. 157 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ивановской области в 2021 г. Иваново, 2022. 157 с.
- Дроздовский Э.М. Ареал распространения облепиховой мухи расширяется // Защита и карантин растений. 2002. № 5. С. 58.
- Зейналов А.С. Особенности биоэкологии облепиховой мухи *Rhagoletis batava* Hering в Центрально-Нечернозёмной зоне России // Российская сельскохозяйственная наука. 2018. № 3. С. 18–21.
- Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюллетень МОИП. 1940. Т. 49, вып. 1. С. 19–32.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая пром-сть, 1975. 431 с.
- Косачев И.А. Некоторые проблемы выращивания облепихи крушиновой в Алтайском крае // Проблемы устойчивого развития садоводства Сибири: Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию НИИСС им. М.А. Лисавенко. Барнаул, 2003. С. 88–94.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 576 с.
- Наумова Л.В. Вредители облепихи в Московской области // Актуальные проблемы размножения садовых культур и пути их решения / ВНИИС им. И.В. Мичурина. Мичуринск, 2010. С. 173–177.

- Никонов В.М. Гусь-Хрустальный: Очерки о прошлом и настоящем города. Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1982. 144 с.
- Прокофьев М.А. Вредители облепихи // Облепиха в культуре: Сб. матер. Всероссийского совещания. Барнаул, 1970. С. 91–93.
- Прокофьев М.А. Защита садов Сибири от вредителей. М.: Россельхозиздат, 1987. 236 с.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С. Инвазионные и потенциально инвазионные растения среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 57–69.
- Скалий Л.П. Облепиха: Пособие для садоводов любителей. М.: Ниола-Пресс; ЮНИОН-паблик, 2007. 240 с.
- Фефелов В.А., Хомутова Н.Е. Облепиховая муха – новый опасный вредитель облепихи в средней полосе России // Современные проблемы интродукции, селекции и технологий возделывания древовидных нетрадиционных садовых культур / ВНИИС им. И.В. Мичурина. Мичуринск, 2012. С. 153–157.
- Шалкевич М.С. VI конференция Международной ассоциации по облепихе «Облепиха – свежий взгляд на технологию, здоровье и окружающую среду» // Плодоводство. 2014. № 26 (1). С. 498–501.
- Шаманская Л.Д. Облепиховая муха. Биоэкология. Меры борьбы с вредителем / Под ред. В.И. Усенко. Барнаул: ИП Колмогоров И.А., 2014 а. 44 с.
- Шаманская Л.Д. Проблемы и перспективы защиты облепихи от основных вредителей // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2014 б. № 1. С. 44–50.
- Шаманская Л.Д. Облепиховая муха (*Rhagoletis Batava obscuriosa* Kol.) и оптимизация защитных мероприятий в Алтайском крае // Плодоводство и ягодоводство России. 2021. С. 93–101.
- Moyle P.B., Light T. Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? // Ecology. 1996. Vol. 77. No. 6. P. 1666–1670.
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirscher J. Alien plant in checklist and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // Taxon. 2004. Vol. 53. No. 1. P. 131–143.
- Stalazs A., Balalaikins M. Country Checklist of *Rhagoletis Loew* (Diptera: Tephritidae) for Europe, with Focus on *R. Batava* and Its Recent Range Expansion // Proceedings of The Latvian Academy of Sciences. Section B. 2017. Vol. 71. P. 103–110.
- Vermeij G.J. An agenda for invasion biology // Biological conservation. 1996. Vol. 78. P. 3–9.

ABOUT THE FACT OF FINDING OF BUCKTHORN FLY – *RHAGOLETIS BATAVA OBSCURIOSA* KOL. ON THE TERRITORY OF IVANOVO REGION

© 2023 Barinov S.N.^{a, *}, Barinova M.O.^{b, **}

^a Ivanovo regional branch of the public-state association
«All-Russian physical culture and sports society Dynamo», Ivanovo, 153002, Russia

^b Ivanovo State University, Ivanovo, 153025, Russia
e-mail: *barinowsergei@mail.ru; **nayka@list.ru

The paper presents an overview of the fact of the revelation of the buckthorn fly – *Rhagoletis batava obscuriosa* Kol. on the territory of Ivanovo region, which since 2018 has been recorded in wild populations, and since 2022 in garden plantings of buckthorn buckthorn *Hippophae rhamnoides* (L., 1753). This species poses a threat to the effective cultivation of buckthorn in the region.

Key words: abiotic factors, introduction, naturalization, invasions, buckthorn buckthorn, pests, buckthorn fly.

ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *ACER NEGUNDO* L. НА ПРОТЯЖЕНИИ ТРАНССИБИРСКОЙ МАГИСТРАЛИ

© 2023 Виноградова Ю.К.*, Галкина М.А.**

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276, Россия
e-mail: *gbsad@mail.ru, **mawa.galkina@gmail.com

Поступила в редакцию 28.04.2023. После доработки 01.07.2023. Принята к публикации 02.08.2023

Изучение внутривидовой изменчивости чужеродных растений имеет решающее значение для выявления закономерностей их микроэволюции во вторичном ареале и прогнозирования возможности дальнейшего расселения и способности внедряться в естественные фитоценозы. До сих пор остаётся неясным, как из первоначально генетически обеднённой инициальной инвазионной популяции формируется таксон с ареалом, превосходящим по площади естественный ареал вида, и, следовательно, приспособленный к более широкому спектру эколого-климатических условий. Клён ясенелистный *Acer negundo* L. является в этом отношении замечательным объектом исследования. Вторичный ареал этого североамериканского вида охватывает все регионы нашей планеты, за исключением Антарктиды. В России он расселился от Калининграда до Владивостока, сформировал инвазионные популяции во всех восьми Федеральных округах и включён в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов страны. Внутривидовая изменчивость его биоморфологических признаков изучена нами ранее, а результаты исследования генотипической изменчивости представлены в настоящей статье. Обследованы инвазионные популяции *A. negundo*, расположенные вдоль Транссибирской магистрали от Москвы до Владивостока (9288 км). Выделена ДНК из 38 образцов, собранных по ходу Транссиба во Владимирской и Костромской областях, Республике Татарстан, Пермском крае, Новосибирской области, Красноярском крае, Амурской области и Приморском крае. По ядерному участку ДНК ITS 1–2 образцы клёна ясенелистного из российской части вторичного ареала продемонстрировали очень высокое сходство между собой, но со 100%-й бутстреп-поддержкой отличаются от образца из естественного ареала. По хлоропластному высоковариабельному участку trnL–trnF образцы разделились на две клады, не имеющие чёткой корреляции с географическим происхождением образца. Отдельные субклады с высокой бутстреп-поддержкой образовали растения: 1) из Татарстана (из Казани и Нижнекамска), 2) из Перми и Новосибирска, 3) образцы из Красноярска. Сеть гаплотипов, построенная по участку trnL–trnF, также продемонстрировала генетическое своеобразие образцов из Татарстана. Выдвинута гипотеза о расселении по Транссибирской магистрали (а возможно, и по всей России) только нескольких генотипов *A. negundo*, обладающих высокой степенью инвазионной активности. Другие генотипы, в том числе попавшие на территорию бывшей Российской империи ранее, не проявили способности внедряться в естественные фитоценозы и встречаются довольно редко.

Ключевые слова: клён ясенелистный, *Acer negundo*, генотипическая изменчивость, гаплотип, Транссибирская магистраль.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-19-29

Введение

Клён ясенелистный *Acer negundo* L. завезён в Европу из Северной Америки не позднее 1680 г. [Виноградова и др., 2022]. Через сто лет, в начале XIX в., он стал в европейских странах очень популярным растением: его высаживали в частных садах, городских аллеях, парках, применяли для формирования защитных насаждений, в том числе вдоль дорог, а также для лесопосадок. Последняя волна активной интродукции вида наступила

после Второй Мировой войны, при этом в большинство стран клён завозили повторно и широко использовали для лесопосадок и защитных лесополос [Mędrzycki, 2011].

В настоящее время в Европе, где сформировались первые инициальные инвазионные популяции *A. negundo*, он встречается практически повсеместно и натурализовался в 26 странах [Lambdon et al., 2008]. Кроме того, этот вид расселился по всему миру, включая Азию, Южную Америку и Австралию.

В России преднамеренная интродукция *Acer negundo* так же, как и в Европе в целом, проводилась неоднократно. По сведениям С.Я. Соколова [1957], в 1796 г. в ботаническом саду Санкт-Петербурга уже имелись взрослые экземпляры клёна. Однако в открытом грунте растения семенного происхождения не выживали, поскольку испытывались только образцы из южной части естественного ареала [Уханов, 1950]. Но в 1879 г. Э.Л. Регель получил семена *A. negundo* из северных районов Канады. Деревья, выросшие из этих семян, отличались более слабым ростом и тонкими ветвями фиолетового оттенка и оказались вполне выносливыми [Воейков, 1908]. Два таких экземпляра Р.И. Шредер вырастил в Москве и описал под названием *A. negundo boreale*, указав, что они обильно плодоносят [Шредер, 1899]; американские авторы дерева со сходными морфологическими признаками относили к *A. n. var. violaceum* (Kirchn.) Jaeg. [Rehder, 1949]. В настоящее время деревья клёна с тонкими красноватыми ветвями изредка встречаются почти по всей России в садах и парках, но в спонтанных инвазионных популяциях не найдены [Виноградова и др., 2022].

Третьим источником посадочного материала *A. negundo* был Скриверский дендропарк, в котором в 1893 г. М. Сиверс заложил плантацию из семян, выписанных из провинции Манитоба (Канада), и в начале XX в. клён ясенелистный широко внедрялся в декоративные посадки северо-западных регионов Российской империи [Мауринь, 1970].

В это же время *A. negundo* стали активно использовать и в лесничествах южных областей Европейской России. Так, в рамках проекта по восстановлению и улучшению естественных условий в степной полосе (1893–1898 гг.) под руководством В.В. Доучаева его высаживали в составе лесозащитных полос в Воронежской обл.

В 1896–1897 гг. клён ясенелистный попал на Урал и в Сибирь. С 1897 г. он выращивался в Свердловской обл. в питомнике при Талицкой лесной школе, и уже в 1909 г. его стали массово высаживать в городские парки [Луговых, 1959]. В Сибири интродукция вида происходила, в основном, благодаря

садоводам-любителям, которые везли посадочный материал из европейской части России. Он был среди первых древесных пород, высаженных в 1896 г. в саду Комиссарова на правом берегу Иртыша в 30 км южнее Омска [Крылов, Салатова, 1955]. С 1896 по 1914 г. клён высаживали в сады и парки крупных сёл и городов Алтайского края, в том числе Барнаула. С 1926 г. была организована закладка государственных агролесомелиоративных питомников в Рубцовске и Славгороде, а в 1931 г. – в Ключах, Родино, Волчихе и Благовещенке; в 1928 г. материал из этих питомников был использован для насаждений лесополос Алтайского края [Эбель и др., 2016].

Использовался клён и для озеленения городов Дальнего Востока, где введён в культуру в 1906–1907 гг. С.И. Еловицким [Василюк, Таранкова, 1970]. В 1940-е гг. *A. negundo* был высажен в Уссурийске [Коляда, 2011, 2016]. Массовое появление его в Приморском крае связано со строительством Большого Владивостока (1960–1965) и сменой места получения посадочного материала [Виноградова и др., 2021].

Столь активное высаживание привело к ускользанию клёна ясенелистного из культуры и к его последующему дичанию. Первые упоминания о размножении вида самосевом относятся к 1920-м гг. Поначалу он внедряется в антропогенно нарушенные биотопы, со временем формирует крупные ценопопуляции рядом с населёнными пунктами и в поймах и, наконец, успешно внедряется в естественные климаксовые сообщества, вытесняя аборигенные виды растений. В настоящее время на территории России *A. negundo* относится к 100 наиболее опасным инвазионным видам [Самые..., 2018]. Он распространён от Калининградской области до Приморского края и включен в списки инвазионных видов административных субъектов всех 8 Федеральных округов РФ, причем в 7 из них он является видом-трансформером 1 категории статуса [Сенатор, Виноградова, в печати].

Таким образом, семена и саженцы *A. negundo* ввозили в Россию несколько раз и из разных частей ареала, и, вследствие этого, интродуцированные деревья обладают широким диапазоном генотипической из-

менчивости. Однако известно, что инвазионная активность характеризует скорее не вид, а генотип [Виноградова и др., 2013], и во вторичном ареале в России эволюция приспособительных признаков уже затронула 13–15 поколений данного вида, если учесть, что клён начинает плодоносить на 6–7-м году жизни. Будет ли генотипическая вариабельность не интродуцированных, а локальных спонтанных популяций клёна достаточно велика? Проявляет себя как инвазионный один генотип *A. negundo* или несколько? Насколько отмеченная ранее биоморфологическая неоднородность образцов различного географического происхождения [Виноградова и др., 2022] соотносится с амплитудой генотипической изменчивости?

Для решения этих вопросов мы изучали генотипическую вариабельность клёна ясенелистного, произрастающего вдоль Транссибирской магистрали, которая является одним из главных транспортных коридоров России и вектором расселения не только аборигенных, но и (в основном) чужеродных растений. Ранее нами было установлено, что он успешно приспособился к специфическим экологическим условиям железных дорог и произрастает по Транссибирской магистрали от Москвы до Владивостока. Несмотря на проводимую реконструкцию железной дороги и массовое применение гербицидов, семена клёна способны прорасти на железнодорожном полотне, и ювенильные экземпляры отмечены нами более чем в трети (112 из 295) геоботанических описаний. Возможно, этот вид уже сформировал генотипы, устойчивые к химическим реагентам. В Европейской части России численность и проективное покрытие его довольно высоки, по мере продвижения в сибирские, более континентальные регионы, эти показатели снижаются, а затем по мере усиления влияния муссонного климата, вновь возрастают [Виноградова и др., 2022]. В отличие от железных дорог южного направления в Европейской России, в полосе отчуждения по Транссибирской магистрали клён ясенелистный намеренно не высаживали, поэтому участие этого инвазионного вида в придорожных естественных фитоценозах относительно невелико. Это дало возможность с высокой долей

вероятности предположить, что он появляется на Транссибе не с прилегающих к железной дороге территорий, а в результате случайного переноса семян на далёкие расстояния (Long-Distance Dispersal, LDD).

Цель настоящего исследования – оценка генотипической изменчивости инвазионных популяций клёна ясенелистного, расселяющегося вдоль Транссибирской магистрали.

Материалы и методы

Собраны листья с деревьев клёна, произрастающих на различных участках Транссибирской магистрали в восьми административных субъектах РФ от Владимирской обл. до Приморского края (табл. 1).

Выделение ДНК проводилось из гербарного материала (листьев) СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Всего была выделена ДНК из 38 образцов *A. negundo* (табл. 1, рис. 1). В анализ включены также 2 образца из базы данных GenBank (табл. 1), собранные в штате Калифорния, США [Vargas-Rodriguez et al., 2020] и рассматриваемые в качестве внешней группы.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Biorad T-100 (США). Для ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1–2 (ITS 1–2) использовались праймеры nnc18s10 (прямой) и c26A (обратный) при температуре отжига 58 °С. Для хлоропластного высоковариабельного некодирующего межгенного спейсера trnL–trnF применялись праймеры С (прямой) и F (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 62 °С [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнена в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проведено на автоматическом секвенаторе в ЗАО «Синтол». Обработка нуклеотидных последовательностей проведена в программе BioEdit. Последовательности включены в международную базу данных GenBank, номера для каждого образца представлены в таблице (табл. 1). Далее были построены филогенетические деревья в программе SplitsTree методом невзвешенного парного среднего (UPGMA) и сеть гаплотипов в программе TCS.

Таблица 1. Характеристика образцов *Acer negundo*, собранных вдоль различных участков Транссибирской магистрали и в её окрестностях и использованных для молекулярно-генетического анализа.

№ образца	Регион	Место сбора, координаты	Коллектор, год	Участок ДНК	
				ITS	trnL–trnF
A0	США	Калифорния		MN027941.1	
A00	США				KX277732
A1	Пермский край	г. Пермь, берег Камы 58.0184° с. ш. 56.2429° в. д.	М.А. Галкина, А.В. Стогова, 2022	OQ645300	OQ659475
A2b		г. Пермь, откос между ст. Пермь-2 и пл. 1436 км 58.0050° с. ш. 56.1779° в. д.		OQ645301	
A3a		г. Пермь, ст. Комсомольская 58.0384° с. ш. 56.1055° в. д.		OQ645302	OQ659476
A3b				OQ645303	
A4	Новосибирская обл.	г. Новосибирск, ул. Железнодорожная 55.0475° с. ш. 82.9057° в. д.	В.Н. Зеленкова, А.Ю. Курской, М.Ю. Третьяков, 2022	OQ645304	OQ659477
A5		г. Новосибирск, ул. Станционная 54.9961° с. ш. 82.8128° в. д.		OQ645305	OQ659478
A6		г. Новосибирск, пр. Виктора Ващука 55.0232° с. ш. 82.9093° в. д.		OQ645306	OQ659479
A7		г. Новосибирск, ст. Иня- Восточная 55.1094° с. ш. 83.0017° в. д.		OQ645307	OQ659480
A8	Красноярский край	г. Красноярск, ст. Красноярск-Северный. Емельяновский р-н 56.0731° с. ш. 92.9351° в. д.	В.Н. Зеленкова, А.Ю. Курской, М.Ю. Третьяков, 2022	OQ645308	OQ659481
A9		г. Красноярск, ст. Базаиха 56.0234° с. ш. 93.0927° в. д.		OQ645309	OQ659482
A10		ст. Зыково 55.9547° с. ш. 93.1582° в. д.		OQ645310	
A11	Республика Татарстан	г. Нижнекамск 55.6857° с. ш. 51.8215° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022	OQ645311	OQ659483
A12a	Пермский край	г. Кунгур 57.4413° с. ш. 57.0038° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022	OQ645312	OQ659484
A12b				OQ645313	OQ659485
A12c				OQ645314	OQ659486
A13c	Пермский край	г. Чайковский 56.7811° с. ш. 54.1411° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022		OQ659487

A14a	Республика Татарстан	г. Казань 55.7745° с. ш. 48.9888° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022	OQ645315	OQ659488
A14b				OQ645316	OQ659489
A15a	Владимирская обл.	г. Гороховец 56.2089° с. ш. 42.6812° в. д.	М.М. Серебряный, И.Е. Серебряная, 2022		OQ659490
A15c					OQ659491
A16c	Костромская обл.	г. Кострома 57.7603° с. ш. 40.9320° в. д.	М.М. Серебряный, И.Е. Серебряная, 2022	OQ645317	OQ659492
A18b	Приморский край	г. Владивосток, ст. Санаторная 43.230693° с. ш. 131.980356° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645318	OQ659493
A18c				OQ645319	OQ659494
A19a	Амурская обл.	г. Завитинск, ст. Завитая 50.117154° с. ш. 129.450888° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645320	OQ659495
A19b				OQ645321	OQ659496
A19c					OQ659497
A20a	Амурская обл.	г. Белогорск, ст. Белогорск 50.920492° с. ш. 128.461242° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645322	OQ659498
A20b					OQ659499
A20c				OQ645323	OQ659500
A21a	Амурская обл.	ст. Серышево 51.092502° с. ш. 128.382136° в. д.	О.В. Котенко, 2022		OQ659501
A22a	Амурская обл.	ст. Магадочи 53.453548° с. ш. 125.810726° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645324	OQ659502
A22b					OQ659503
A22c				OQ645325	OQ659504
A23a	Амурская обл.	ст. Екатеринославка 50.372287° с. ш. 129.104857° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645326	OQ659505
A23b				OQ645327	
A23c				OQ645328	OQ659506
A24a	Амурская обл.	ст. Свободный 51.392546° с. ш. 128.138297° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645329	OQ659507
A24b				OQ645330	

Результаты

Ядерный участок ДНК, ITS 1–2, демонстрирует очень высокое сходство всех образцов *Acer negundo*, собранных вдоль Транссиба от Костромы до Владивостока (рис. 2) и одновременно их отличие от использованного в качестве внешней группы образца из Генбанка *A. negundo* var. *californicum*, отделившегося со 100%-й бутстреп-поддержкой.

Что касается хлоропластного высоковариабельного участка trnL–trnF (рис. 3), исследованные образцы разделились на две крупные клады. В первую вошла преобладающая часть образцов, а во вторую – образцы из Новосибирска, Перми, Нижнекамска и Казани. В некоторых случаях внутривидовые различия были не менее значительными, чем межвидовые: так, разделились по двум субкладам образцы из Амурской обл. и

из Кунгура. Некоторая корреляция с географическим происхождением образцов всё же наблюдается: отдельную субкладу с высокой бутстреп-поддержкой образовали растения из Татарстана (из Казани и Нижнекамска), вторая субклада объединяет особи из Перми и Новосибирска, а третья небольшая субклада – образцы из Красноярска.

По участку trnL–trnF построена сеть гаплотипов (рис. 4). Всего выделилось 14 гаплотипов, 9 из которых очень близки к центральному. В отдельный гаплотип (№ 11) выделились образцы из Новосибирска и Перми. Гаплотипы №№ 12–14 представлены всего одним образцом каждый: A14a (Казань), A14b (Казань), A11 (Нижнекамск). В целом, результаты совпадают с данными анализа UPGMA, и достоверные различия позволяют выделить как генетически своеобразные



Рис. 2. Филогенетическое дерево по нуклеотидным последовательностям участка ITS 1–2 для образцов *Acer negundo* из различных частей ареала.

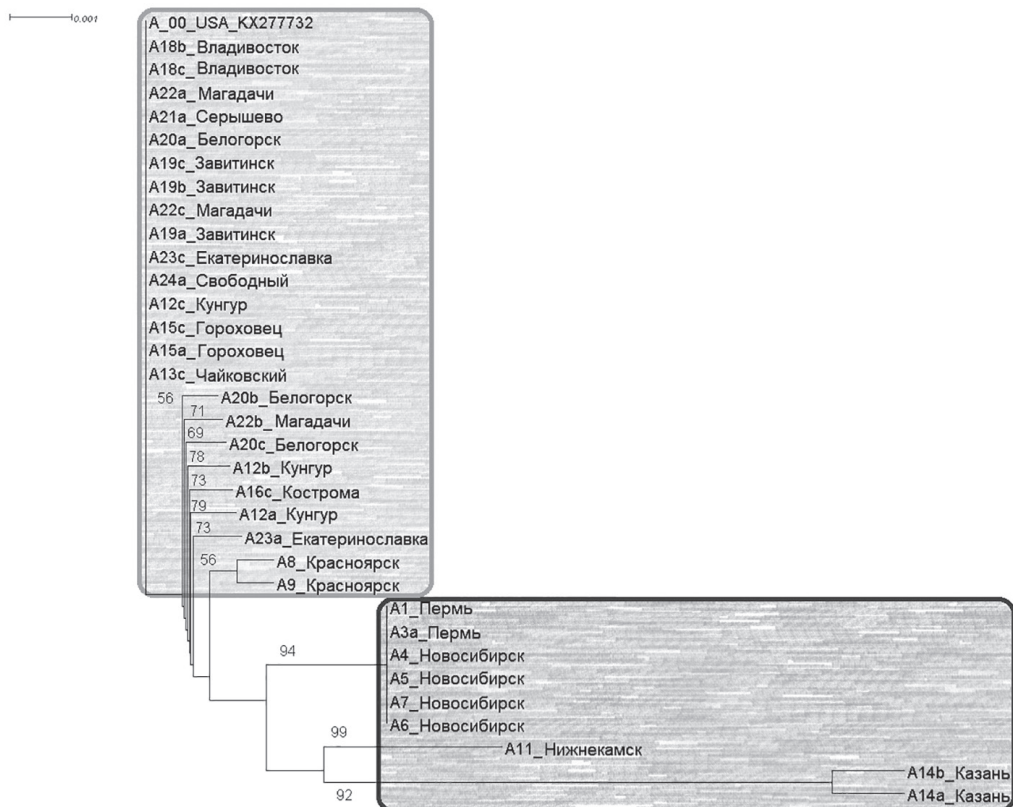


Рис. 3. Филогенетическое дерево по нуклеотидным последовательностям участка trnL–trnF для образцов *Acer negundo* из различных регионов вторичного ареала.

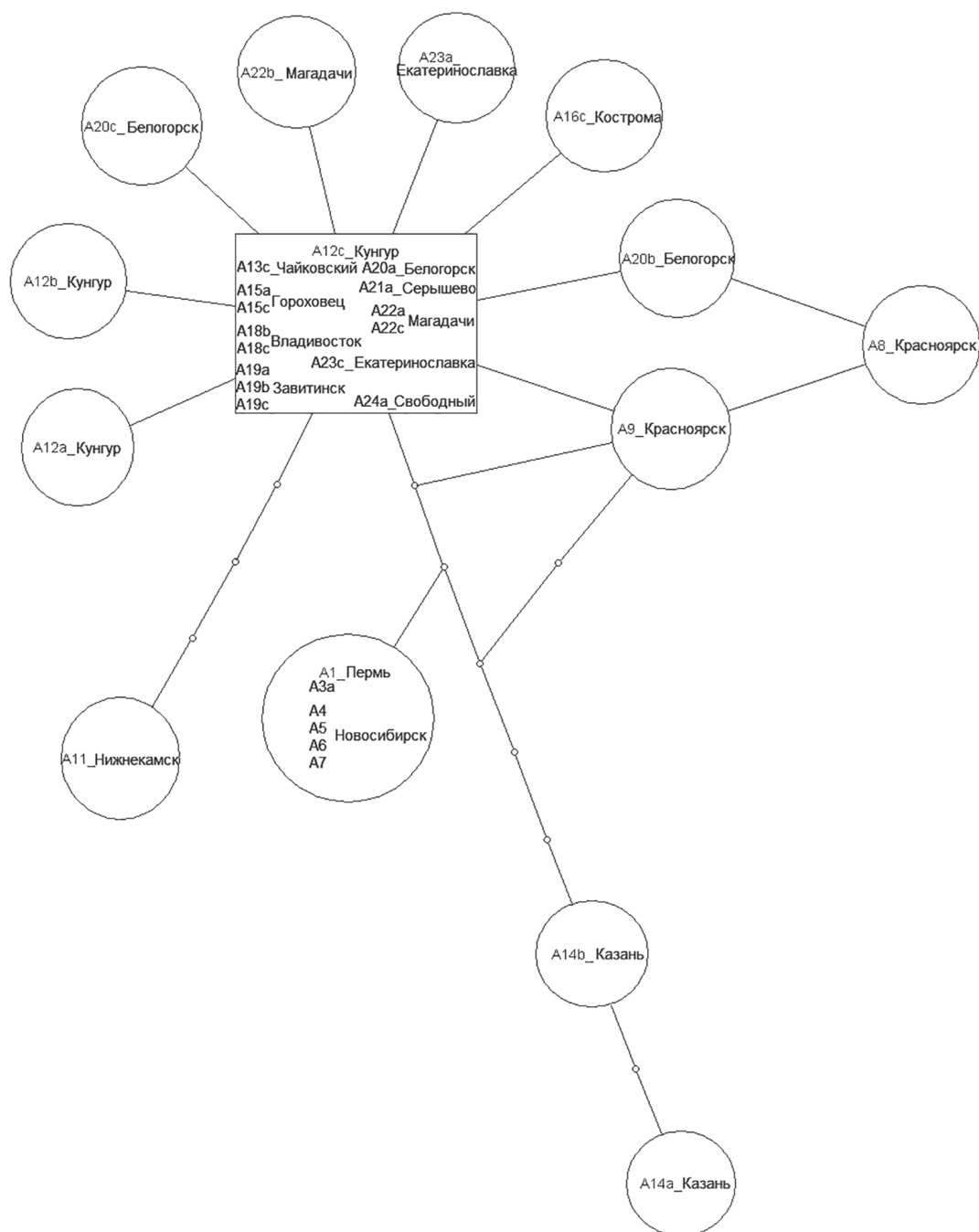


Рис. 4. Сеть гаплотипов образцов *Acer negundo*, собранных на разных участках Транссибирской магистрали, построенная на основе хлоропластного участка ДНК trnL–trnF.

только популяции из Казани, Нижнекамска, а также из Перми и Новосибирска.

Обсуждение

По ядерному участку ДНК образцы клёна ясенелистного из российской части вторичного ареала со 100%-й бутстреп-поддержкой отделились от образцов из естественного ареала, что демонстрирует сильное влияние «эффекта основателя» на микроэволюцию чужеродных растений. К сожалению, в Генбанке

не содержатся данные по образцам *A. n.* var. *violaceum*. Тем не менее, вполне определённо можно говорить об отсутствии вклада генов калифорнийских популяций в генофонд *A. negundo*, сформировавшийся во вторичном ареале в России.

Высокое сходство инвазионных популяций клёна ясенелистного по ядерному участку ДНК свидетельствует о наличии единого (или, по крайней мере, немногочисленных) инвазионного генотипа «на все случаи жизни».

ни» [Baker, 1955], который оказался способным внедриться в естественные фитоценозы как в Европейской России, так и в Сибири, и на Дальнем Востоке. Для чужеродных видов, размножающихся агамным способом, эта стратегия является основной [Виноградова, 1992], но для перекрёстноопыляющегося *A. negundo* она несколько неожиданна. Таким образом, наши данные поддерживают ту точку зрения, которая утверждает, что не для всех видов необходимым условием успешной инвазии является высокое генетическое разнообразие в популяциях растений [Poulin et al., 2005; Culley, Hardiman, 2009].

При анализе хлоропластного высоковариабельного участка *trnL-trnF* отмечена некоторая корреляция с географическим происхождением образцов. Отдельные субклады с высокой бутстреп-поддержкой образовали растения: 1) из Татарстана (из Казани и Нижнекамска), 2) из Перми и Новосибирска, 3) образцы из Красноярска. Вероятно, генетическая неоднородность (хотя и низкая) особей, произрастающих по Транссибирской магистрали, связана с тем, что в некоторых немногочисленных случаях семена клёна проникли на Трансиб из преднамеренно сделанных в окрестностях железной дороги посадок, и на этих участках магистрали *A. negundo* появился в результате «ухода из культуры».

Выводы

Инвазия *A. negundo* на Дальний Восток осуществлялась не напрямую из Северной Америки, как это можно было бы предположить, а из европейской части России.

Высокое сходство популяций этого вида по ядерному участку ДНК свидетельствует о наличии немногих высокоинвазионных генотипов (а возможно и единственного генотипа!), которые были сопряжены с расселением вида по Транссибирской магистрали от Москвы до Владивостока.

Различия по нуклеотидным последовательностям хлоропластного участка *trnL-trnF* подтверждают продвижение клёна ясенелистного по Трансибу преимущественно путём «дальнего расселения» (long-distance dispersal), то есть инвазия его носит скачкообразный характер. Однако в единичных слу-

чаях инвазионные популяции могут сформироваться из семенного материала, попавшего на железную дорогу из близлежащих искусственных посадок.

Благодарности

Авторы выражают благодарность коллегам А.В. Стоговой, В.К. Тохтарю, М.Ю. Третьякову, В.Н. Зеленковой, А.Ю. Курскому, О.В. Котенко за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№122042600141-3), а также при поддержке Минобрнауки России ЦКП «Гербарий ГБС РАН», грант № 075-15-2021-678.

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

- Василюк В.К., Таранкова Т.И. Первые итоги интродукции лиственных древесно-кустарниковых пород в Ботаническом саду // Деревья, кустарники, многолетники для озеленения юга Дальнего Востока. Владивосток, 1970. С. 5–26.
- Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р. Изменчивость таксонов рода *Bidens* L. и проблема гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 2–16.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) 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.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Костина М.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 218 с.
- Воейков А.Д. О натурализации древесных пород // Лесной журн. 1908. Вып. 7. С. 14–17.
- Коляда Н.А. Адвентивные виды в древесной урбанофлоре г. Усурийска (Приморский край) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2011. № 4. С. 78–83.
- Коляда Н.А. Определение степени инвазионной опасности североамериканских древесных растений на юге Дальнего Востока России // Изв. Самарского научного центра РАН. 2016. № 2. С. 105–108.
- Крылов Г.В., Салатова Н.Г. Озеленение городов и рабочих посёлков Западной Сибири. Новосибирск: ВНИТОЛес, 1955. 56 с.
- Луговых П.В. Аклиматизация древесных и кустарниковых растений на Урале // Бюл. Гл. ботан. сада. 1959. Вып. 34. С. 24–29.
- Мауринь А.М. Опыт интродукции древесных растений в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1970. 257с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной науки (в печати).
- Соколов С.Я. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений // Тр. БИНа. Сер. 6. 1957. № 5. С. 10–32.
- Уханов В.В. Клёны Северной Америки в районе Ленинграда и возможности их культуры в Европейской части СССР // Тр. БИНа. Сер. 4. 1950. № 1. С. 20–57.
- Шредер Р. Указатель растений дендрологического сада Московского сельскохозяйственного института. М.: Товарищество И.Н. Кушнеров и Ко, 1899. 148 с.
- Эбель А.Л. и др. Чёрная книга флоры Сибири / 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.
- Baker H.G. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution* 1955. Vol. 9. P. 347–349.
- Culley T., Hardiman N. The role of intraspecific hybridization in the evolution of invasiveness: a case study of the ornamental pear tree *Pyrus calleryana* // *Biological Invasions*. 2009. Vol. 11. P. 1107–1119.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. No. 2. P. 101–149.
- Mędrzycki P. 2011. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Acer negundo* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS // (www.nobanis.org). Date of access 15.04.2023.
- Poulin J., Weller S., Sakai A. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // *Divers Distrib*. 2005. Vol. 11. P. 241–247.
- Rehder A. *Manual of cultivated trees and shrubs*. 2nd ed. N.-Y.: The MacMillan comp., 1949. 996 p.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Molecular Biology*. 1985. No. 5. P. 69–76.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III // *American Journal of Botany*. 2007. Vol. 94. No. 3. P. 275–288.
- Vargas-Rodriguez Y.L., Urbatsch L.E., Caraman-Castro V. Taxonomy and phylogenetic insights for Mexican and Central American species of *Acer* (Sapindaceae) // *The Journal of the Torrey Botanical Society*. 2020. Vol. 147, No. 1. P. 49–86. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-19-00011.1>

GENOTYPIC VARIABILITY OF *ACER NEGUNDO* L. ALONG THE TRANS-SIBERIAN RAILWAY

© 2023 Vinogradova Yu.K.*, Galkina M.A.**

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russia
e-mail: *gbsad@mail.ru, **mawa.galkina@gmail.com

The study of intraspecific variability of alien plants is crucial for revealing the patterns of their microevolution in the secondary distribution range and predicting the possibility of further dispersal and the ability to invade natural plant communities. It is still unclear how a genetically impoverished initial invasive population forms a taxon with a range exceeding the natural range of the species and, therefore, adapted to more diverse ecological and climatic conditions. Boxelder, *Acer negundo* L., is a remarkable object of study in this respect. The secondary distribution range of this North American species covers all regions of our plane excluding Antarctica. In Russia it spread from Kaliningrad to Vladivostok, formed invasive populations in all eight Federal Districts and was included in the TOP 100 of the most aggressive invasive species of the country. The intraspecific variability of its biomorphological characters was studied by us earlier, and the results of the study of genotypic variability are presented in this article. Invasive populations of *A. negundo* located along the Trans-Siberian Railway from Moscow to Vladivostok (9288 km) were examined. We isolated DNA from 38 specimens collected along the Trans-Siberian railway in Vladimir and Kostroma Regions, Republic of Tatarstan, Perm Region, Novosibirsk Region, Krasnoyarsk Territory, Amur Region, and Primorskiy Territory. By the ITS 1–2 nuclear DNA site, specimens of *Acer negundo* from the Russian part of the secondary distribution range showed very high similarity with each other, but with 100% bootstrap support separated from specimens from the natural distribution range. According to the chloroplast high-variable trnL–trnF site, the specimens were divided into two clades that weakly correlated with the geographical origin of the specimen. Separate subclades with high bootstrap support are formed by the plants: 1) from Tatarstan (Kazan and Nizhnekamsk), 2) from Perm and Novosibirsk, and 3) samples from Krasnoyarsk. The haplotype network constructed at the trnL–trnF site also demonstrated the genetic specificity of the samples from Tatarstan. We hypothesized that only a few genotypes of *A. negundo* with a high degree of invasive activity were dispersed along the Trans-Siberian Railway (and possibly throughout all Russia). Other genotypes, including those that entered the territory of the former Russian Empire earlier, have not shown the ability to invade natural plant communities and occur rather rarely.

Key words: boxelder, *Acer negundo*, genotypic variability, haplotype, Trans-Siberian railway.

МОДЕЛИРОВАНИЕ СКОРОСТИ УВЕЛИЧЕНИЯ ПЛОЩАДИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. И *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER

©2023 Далькэ И.В.*, Чадин И.Ф.**

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
Сыктывкар, 167982, Россия
e-mail: *dalke@ib.komisc.ru; **chadin@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023. После доработки 21.07.2023. Принята к публикации 02.08.2023

На основе разработанной агент-ориентированной модели и эмпирических данных доказана значимость анемохории для переноса мерикарпиев гигантских борщевиков на дальние дистанции (до 55 м от материнского растения). Использование клеточного автомата для моделирования роста площади ценопопуляций растений позволило выявить влияние погодных условий, численности и пространственного распределения растений борщевика в период начала вторжения на скорость инвазии. Верификация результатов работы клеточного автомата на основе спутниковых снимков и полевых наблюдений показала значимый уровень соответствия теоретических расчётов и наблюдаемых результатов. Определены параметры логистических функций, описывающих изменение площади ценопопуляций гигантских инвазионных борщевиков. Ретроспективный анализ спутниковых изображений модельных участков, начиная с 1990-х гг., показал ежегодный рост площадей зарослей борщевиков на 20% в экспоненциальной фазе роста численности ценопопуляции. Значительная вариабельность скорости инвазии (от 5 до 70% в год), зависела от начальных условий и этапа вторжения, режимов использования и экологической ёмкости доступных участков.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, гигантские борщевики, анемохория, агент-ориентированная модель, клеточный автомат, спутниковые изображения, скорость инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-30-47

Введение

Исследования экологических особенностей видов *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, признанных инвазионными на большей части территории Европы, показали, что оба вида могут считаться экологическими двойниками по целому ряду признаков индивидуального развития, структуры и динамики популяций [Půšek et al., 2007; Dalke et al., 2015; Chadin et al., 2021; Захожий и др., 2022; Dalke, Chadin, 2023]. По мнению некоторых авторов, при интродукции крайне сложно было бы собрать мерикарпии исключительно одного вида в местах совместного произрастания *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*, так как основной признак, различающий два этих вида – степень рассечённости долей листьев, практически невозможно использовать в период плодоношения [Půšek et al., 2007]. Другие авторы [Эбель и др., 2018, с. 1065]

отмечают, что «...использование названия *Heracleum sosnowskyi* для выращиваемых в культуре и одичавших растений «гигантского борщевика» довольно условно».

Полученные недавно данные свидетельствуют, что большая часть растений гигантских борщевиков, произрастающая на территории Республики Коми и Мурманской обл. относятся к виду *H. mantegazzianum* [Shadrin et al., 2023]. Высока вероятность того, что отнесение этих растений к виду *H. sosnowskyi* является результатом либо начальной ошибочной идентификации вида, либо неосознанной преимущественной селекции растений *H. mantegazzianum* в процессе интродукции, или сочетанием этих двух факторов. Мурманская обл. (коллекция Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН им. Н.А. Аврорина) и Республика Коми (коллекция Ботанического сада ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) являлись источниками семян для

интродукции гигантских борщевиков под названием *Heracleum sosnowskyi* в другие регионы СССР. В рамках настоящей работы не проводилась специальная идентификация по морфологическим и (или) молекулярно-генетическим признакам растений гигантских инвазионных видов рода борщевик. Далее эти растения упоминаются в работе как «*H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*», «гигантские инвазионные виды борщевиков», «гигантские борщевики».

Оценка скорости увеличения площадей, занятых ценопопуляциями гигантских борщевиков является принципиальной как для решения практических задач по контролю численности этих видов, так и для решения теоретических вопросов экологии инвазий. Опубликованные до настоящего времени оценки скорости инвазии этих видов носят предварительный характер и требуют уточнения.

Распространение пропагул является первой стадией расселения и движущей силой биологической инвазии [Richardson et al., 2000; Pyšek, Hulme, 2005; Soons, Ozinga 2005; Mayer, Albrecht 2008; Pyšek, Richardson 2008]. Гигантские инвазионные борщевики осуществляют захват новых территорий только за счёт распространения своих пропагул – мерикарпиев. Эти виды не способны к вегетативному размножению и их распространение целиком зависит от урожая плодов и переноса их на новые территории при помощи ветра, водных потоков, преднамеренных или неосознанных действий человека [Левина, 1957; Clegg, Grace, 1974; Jongejans, Telenius, 2001; Müllerová et al., 2005; Nehrbass et al., 2007; Jongejans et al., 2008; Trottier et al., 2017; Wojewódzka et al., 2019; Кривошеина и др., 2020].

В настоящее время распространение гигантских инвазионных видов борщевика происходит преимущественно за счёт естественных агентов: воздушными и водными потоками. Прекращение выращивания этих растений в качестве декоративных или кормовых культур, признание их инвазионного статуса минимизировали преднамеренное их расселение человеком. Большая часть вторичного ареала этих видов расположена на равнинных территориях, часто заросли этих

видов встречаются на такой дистанции от водотоков, которую нельзя объяснить гидрохорией. Преобладающим способом распространения пропагул гигантских инвазионных борщевиков является их перенос воздушными потоками.

Скорость и направление ветра, действующие на мерикапий в течение времени его падения до поверхности земли, определяют дистанцию и направление его переноса. Разработанная нами механистическая модель анемохорного распространения мерикарпиев гигантских борщевиков [Chadin et al., 2021] позволила пересмотреть роль ветра в их расселении и объяснить наблюдения за экстремальными дистанциями переноса мерикарпиев борщевиков до 50 м [Кондратьев и др., 2015] и 100 м [Ochsmann, 1996], линейную скорость распространения ценопопуляций растений до 26.7 м/год и динамику увеличения количества локалитетов борщевиков [Pyšek, Prach, 1993; Müllerová et al., 2005].

Описанная нами механистическая модель открыла возможность разработки агент-ориентированной модели переноса пропагул инвазионных видов борщевика с учётом метеоусловий конкретной местности, разнообразия конечной скорости падения пропагул и высоты генеративных растений. Результаты работы агент-ориентированной модели, в свою очередь, могут быть использованы для разработки имитационной модели – клеточного автомата, которая позволит описать динамику процесса увеличения площади ценопопуляций инвазионных видов борщевиков и определить факторы, влияющие на скорость захвата этими видами новых территорий.

Целью настоящей работы было моделирование динамики увеличения площади ценопопуляций инвазионных видов борщевика и оценка адекватности результатов моделирования с использованием данных дистанционного зондирования Земли.

В задачи настоящей работы входило:

1) Разработать с использованием механистической модели [Chadin et al., 2021] агент-ориентированную модель для расчёта вероятности переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков на дистанции и в направлениях, определяемых на основе метеоданных.

3) Создать имитационную модель (клеточный автомат) для оценки скорости изменения площади ценопопуляций инвайдеров на основе фактических данных о погодных условиях.

3) Оценить адекватность моделирования динамики изменения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков на основе сопоставления выходных данных имитационной модели и сведений, полученных при анализе данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ), доступных в программе Google Earth Pro.

Методы исследования

1. Агент-ориентированная модель определения дистанции и направления переноса плодов инвазионных видов борщевиков воздушными потоками. Для определения вероятности переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков ветром на заданные расстояние и направление была создана агент-ориентированная модель, основанная на модели, описанной в работе [Chadin et al., 2021]. Направление и скорость ветра, температуру воздуха получили из архива метеоданных на сайте «Расписание погоды» [2023].

На основе эколого-географического анализа распространения инвазионных борщевиков [Захожий и др., 2022] и фенологических наблюдений было установлено, что при достижении суммы активных температур с основанием 10 °C ($САТ_{10}$) значения около 1100 °C борщевика готовы к расселению мерикарпиев. Эти сведения использовали для расчёта даты созревания мерикарпиев на основе метеорологических данных за конкретный год.

В предварительных опытах было установлено, что мерикарпии борщевиков на одном и том же зонтике имеют различные требования к скорости ветра для их отрыва от соцветия. Для каждой скорости ветра в диапазоне от 0 м/с до 15 м/с задавали долю мерикарпиев, которая отрывалась от зонтика. Часть плодов (до 60%) опадала при минимальных скоростях ветра 1–2 м/с. При умеренном ветре (5–7 м/с) от зонтика отрывалось 75–85% плодов. При скорости ветра более 15 м/с все мерикарпии отрывались от зонтика. Исходное ко-

личество мерикарпиев на зонтике принимали равным 5000 шт., опираясь на эмпирические данные [Dalke et al., 2015].

После определения количества мерикарпиев (N), которые должны были быть оторваны от зонтика при заданной скорости ветра, N раз проводили вычисления дистанции и направления их переноса. Для каждого из N мерикарпиев случайным образом выбирали конечную скорость падения и высоту расположения зонтика из массива данных, опубликованных в работе [Chadin et al., 2021]. Указанные шаги повторяли до исчерпания исходного количества плодов.

Выходные данные агент-ориентированной модели содержали:

1) Сведения о дистанции переноса каждого из 5000 мерикарпиев для каждого года и каждой метеостанции;

2) Сводную статистику о дистанциях переноса 50% и 99% мерикарпиев, максимальных дистанциях, на которые переносятся воздушными потоками семена для каждого года для каждой метеостанции;

3) Набор данных о вероятности переноса семян на каждую из дистанций от 0 м до максимальной из рассчитанных дистанции с шагом 1 метр с учётом направлений ветра.

Алгоритмы агент-ориентированной модели были реализованы на языке R [Chadin et al., 2023c].

2. Имитационная модель (клеточный автомат) скорости увеличения площади ценопопуляций. Для количественной оценки скорости захвата растениями новых площадей использовали модель клеточного автомата с набором правил:

1) Решётка (поле) была ограничена размерами 100 на 100 ячеек. Площадь одной ячейки имитировала реальную площадь земной поверхности площадью 1 м².

2) Ячейка могла быть свободной (равна 0) или занятой. Занятая ячейка имела значение равное целому положительному числу. Это число увеличивалось на каждом шаге работы клеточного автомата и отражало число лет, которые эта ячейка остаётся занятой борщевиком.

3) Один шаг цикла работы клеточного автомата имитировал один календарный год.

Каждая занятая ячейка (то есть имевшая значение равное или более 1) увеличивала своё значение на единицу на каждом шаге.

4) Ячейка оказывала влияние на состояние соседних ячеек, если её значение было не менее 3. Это условие отражало переход инвазионных борщевиков к репродукции не ранее третьего года жизни [Pergl et al., 2006; Далькэ и др., 2023].

5) Вероятность перехода ячейки из состояния 0 (ячейка свободна) в состояние 1 (ячейка занята растением первого года жизни) определялась расстоянием и направлением до ближайшей ячейки, имеющей значение 3 или более.

6) Наборы данных, содержавшие вероятность перехода ячейки из состояния 0 в состояние 1 в зависимости от расстояния и направления до ближайшей ячейки, имеющей значение 3 и более, были получены с помощью описанной выше агент-ориентированной модели. Ячейки, находившиеся в любом направлении на расстоянии 2 и менее метра от ячеек, имеющих значение 3 и более переходили в состояние 1 с вероятностью равной 1.

7) Количество шагов определялось наличием свободных ячеек на поле. Цикл работы клеточного автомата останавливался, если все ячейки поля имели значения 3 и более.

Алгоритм работы клеточного автомата был реализован на Python [Chadin et al., 2023b]. Результаты выполнения отдельных запусков скрипта объединяли и усредняли.

Динамику увеличения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков, рассчитанную по результатам работы клеточного автомата, описывали логистической функцией [Perrins et al., 1993]:

$$S = a + \frac{K}{1 + e^{-r(t-m)}} \quad (1)$$

где S – площадь, занятая ценопопуляцией, m^2 ; t – год, r – собственная скорость роста, K – асимптотическое значение (доступная для роста ценопопуляции площадь), m – точка перегиба, a – пересечение с осью S .

Подбор параметров логистической модели выполняли в среде R [R Core Team, 2022].

Результаты, полученные в ходе работы клеточного автомата, использовали для рас-

чёта показателей ежегодной абсолютной скорости роста площади (*Areal rate of spread* – ARS) и относительной скорости роста площади (*Relative growth rate of spread* – $RGRS$) ценопопуляций инвазионных борщевиков. ARS выражается в единицах площади ($m^2/год$) и даёт представление о фактических размерах территорий, захватываемых инвазионным видом за год. ARS оценивали по угловому коэффициенту линейной функции:

$$S_t = ARS \times t + S_{start} \quad (2)$$

где S_t – площадь ценопопуляции в момент времени t , m^2 ; t – шаг работы клеточного автомата (год жизни ценопопуляции); ARS – абсолютная скорость роста площади ценопопуляции, $m^2/год$; S_{start} – начальная площадь ценопопуляции (при $t = 0$), m^2 .

$RGRS$ – это скорость роста площади ценопопуляции в единицу времени в пропорции к её размеру в данный момент времени (экспоненциальный рост). $RGRS$ является безразмерной величиной, которая применима для оценки начальных этапов вторжения. Этот показатель позволяет сравнивать скорости захвата новых территорий между разнородными участками. Данную величину рассчитывали на основе экспоненциальной функции:

$$S_t = S_{start} e^{(RGRS \times t)} \quad (3)$$

где S_t – площадь ценопопуляции в момент времени t , m^2 ; t – шаг работы клеточного автомата (год жизни ценопопуляции); $RGRS$ – относительная скорость роста площади ценопопуляции, m^2/m^2 в год; S_{start} – начальная площадь ценопопуляции (при $t = 0$), m^2 .

Расчёт ARS и $RGRS$ проводили за период времени, который прошёл от начала инвазии (старт работы клеточного автомата) до начала периода, когда наблюдали снижение скорости роста площади ценопопуляций борщевиков.

Использование экспоненциальной функции для оценки инвазионных процессов [Higgins, Richardson, 1996] и в частности для определения прироста площади зарослей борщевиков было основано на допущениях: 1) ценопопуляции гигантских борщевиков находились в благоприятных для роста эколого-климатических условиях [Захожий и др.,

2022]; 2) потенциальная площадь модельного участка, пригодная для обитания инвайдеров (S_{pot}), была достаточно велика, то есть растения могли длительное время осуществлять экспансию, увеличивая свою численность до наступления ограничения ресурсов среды [Миркин, Наумова, 2011]; 3) участки не подвергались кардинальным изменениям, таким как, вспашка, посевы, строительные работы (оценка на основе визуальной дешифровки доступных спутниковых изображений участков).

3. Определение скорости увеличения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков на основе данных дистанционного зондирования Земли. Для оценки адекватности имитационного моделирования проводили количественную оценку изменений площадей ценопопуляций инвазионных борщевиков на основании временных серий спутниковых снимков земной поверхности. Благодаря габитусу (высота растений до 3–5 м, длина листьев до 3 м) инвазионные борщевики хорошо различимы на аэрофотоснимках и спутниковых изображениях [Müllerova et al., 2005; Далькэ и др., 2018]. В период цветения (июнь – июль) соцветия крупных особей выделяются белым цветом, а в периоды плодоношения и расселения мерикарпиев (июль – сентябрь) – коричневыми оттенками, что позволяет визуально выделять на сним-

ках местности участки их массового роста.

Участки местности с зарослями растений выбирали на основе опубликованных данных [Chadin et al., 2017; Далькэ и др., 2018; Захой и др., 2022] и открытых ресурсов iNaturalist.org [2023]. При критическом анализе сведений о находках инвазионных борщевиков предпочтение было отдано участкам, которые мы верифицировали при визуальной оценке пространственно-привязанных фотографий, доступных в режиме панорамы местности картографических сервисов Google Maps [2023] и Яндекс.Карты [2023]. После проверки участков на присутствие зарослей гигантских борщевиков были просмотрены все доступные архивные спутниковые изображения территорий с помощью программы Google Earth Pro [2023]. Данная программа использует комбинацию спутниковых изображений из различных источников, включая Landsat, Sentinel-2, Terra, Aqua, DigitalGlobe и GeoEye. Встроенные возможности сервиса Google Earth Pro позволили фиксировать географические координаты выбранного участка, месяц проведения съёмки и очерчивать границы участков, занятых высокорослыми борщевиками. Для каждого участка выбирали наиболее чёткий спутниковый снимок, обрисовывали границы ценопопуляции растений одним полигоном для единой заросли или в виде отдельных полигонов для разрозненных зарослей (рис. 1). В результате на 41

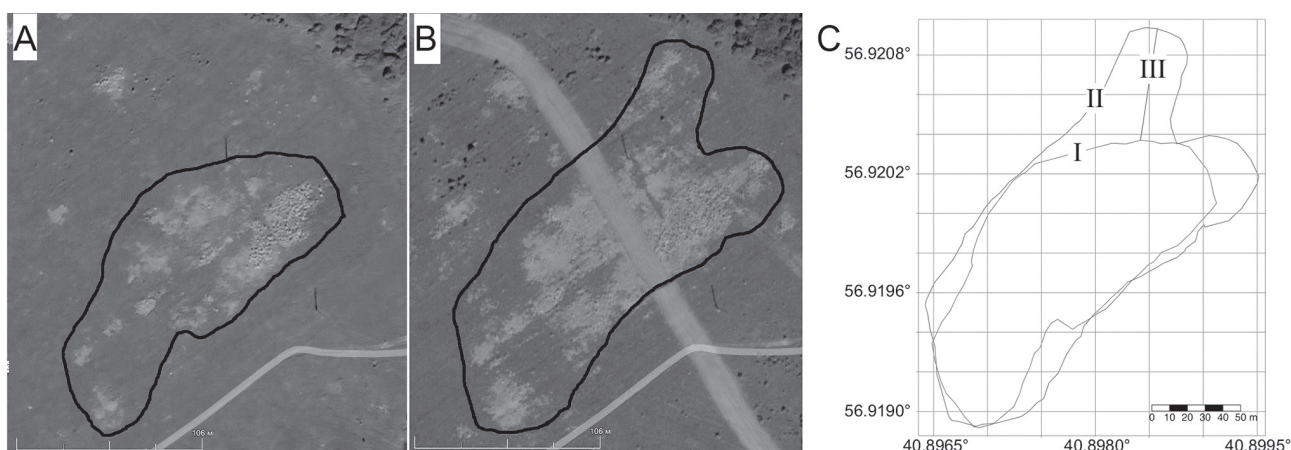


Рис. 1. Визуализация результатов работы алгоритма для расчёта максимальной дистанции сдвига границы ценопопуляций инвазионных борщевиков на участке № 16. А – границы зарослей в 2013 г., В – границы зарослей в 2016 г., С – схема расчёта дистанции сдвига границы зарослей с 2013 по 2016 г. I – граница зарослей в 2013 г., II – граница зарослей в 2016 г., III – дистанция максимального смещения границы зарослей с 2013 по 2016 г. На рисунке отображена градусная сетка, значения широты и долготы приведены в форме десятичных градусов.

участке на временных сериях спутниковых снимков было оцифровано около 900 полигонов с инвайдерами. Полученные геопространственные данные сохраняли в формате KML. Помимо анализа спутниковых снимков на 13 участках провели верификацию наличия гигантских борщевиков полевым маршрутным методом.

Полученный объём данных охватывал период с 2004 по 2021 г. Участки были выделены на территории Российской Федерации (Архангельская, Владимирская, Ивановская, Ленинградская, Московская, Свердловская, Ярославская области, Пермский край, Республика Коми, Республика Удмуртия) и Республики Болгария (Смолянская область) (рис. 2, табл. 1). Наибольшая протяжённость участков массового зарастания борщевиками достигала 800 м, растения произрастали вблизи населённых пунктов, на открытых местах, по окраинам дорог и полей.

Площадь полигонов определяли в среде R [R Core Team, 2022] с применением пакета

«sf» [Rebesma, 2018]. Визуализацию выполняли с помощью пакета «tmap» [Tennekes, 2018]. Исходный код скрипта, реализующий описанный ниже алгоритм доступен в репозитории Zenodo [Chadin et al., 2023a].

Алгоритм обработки полигонов:

- 1) Каждый полигон сохраняли в отдельный файл в формате KML.
- 2) Полигону присваивали номер участка, месяц и год спутникового снимка, на основе которого он был получен.
- 3) Пересекающиеся полигоны с одного участка, имеющие одинаковые значения года и месяца объединяли, проводили операцию слияния полигонов.
- 4) Полигоны собирали в группы, отвечающие следующим условиям: полигоны имеют одинаковый номер участка; полигоны пересекаются; полигоны различаются годом.
- 5) Группы, содержащие только один полигон, удаляли из анализа
- 6) Рассчитывали площади полигонов. Полигоны, площадь которых уменьшилась при

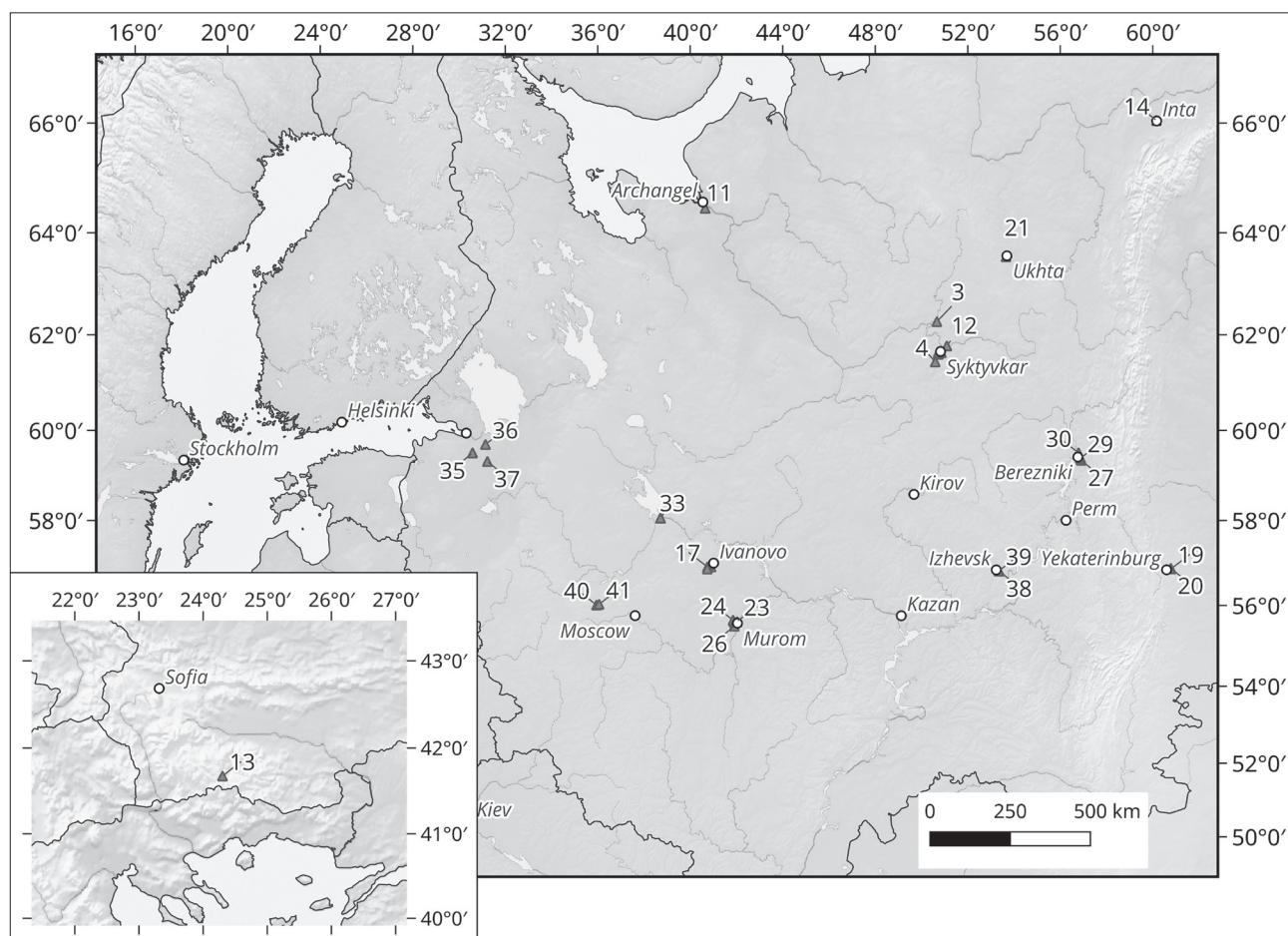


Рис. 2. Модельные участки (номера) массового роста инвазивных борщевиков.

Таблица 1. Описание модельных участков

Участок	Регион	Широта (° с. ш.)	Долгота (° в. д.)	Расстояние до ближайшего водотока, м	Период наблюдения, годы
1	Республика Коми	61.6456	50.7323	477	2012–2020
2	Республика Коми	61.6382	50.8323	1538	2006–2020
3	Республика Коми	62.2685	50.6621	402	2013–2016
4	Республика Коми	61.4476	50.5913	1168	2014–2020
5	Республика Коми	61.6405	50.857	1304	2014–2017
6	Республика Коми	61.6099	50.7293	842	2006–2017
7	Республика Коми	61.6043	50.7274	443	2013–2020
8	Республика Коми	61.6175	50.7327	425	2013–2021
9	Республика Коми	61.6444	50.7651	154	2006–2021
10	Республика Коми	61.6425	50.7207	225	2006–2018
11	Архангельская область	64.4603	40.6436	636	2011–2013
12	Республика Коми	61.7776	51.0906	438	2010–2013
13	Болгария, Смолянская область	41.6767	24.3009	106	2013–2020
14	Республика Коми	66.0472	60.1622	135	2013–2020
15	Ивановская область	56.9218	40.8975	4051	2011–2016
16	Ивановская область	56.9817	40.8718	3067	2004–2021
17	Ивановская область	56.9207	40.7417	4034	2011–2021
18	Ивановская область	56.8717	40.7346	864	2011–2018
19	Свердловская область	56.8752	60.7898	437	2016–2017
20	Свердловская область	56.8893	60.7773	1291	2014–2018
21	Республика Коми	63.5451	53.6508	274	2011–2020
22	Владимирская область	55.6014	41.8957	771	2012–2020
23	Владимирская область	55.6108	42.0241	1093	2013–2021
24	Владимирская область	55.645	41.8511	360	2013–2016
25	Владимирская область	55.5801	41.9253	608	2013–2021
26	Владимирская область	55.4991	41.9059	525	2013–2021
27	Пермский край	59.3498	56.9039	1353	2011–2019
28	Пермский край	59.3969	56.8824	993	2013–2018
29	Пермский край	59.396	56.8761	670	2011–2021
30	Пермский край	59.5142	56.7881	2827	2012–2020
31	Пермский край	59.3907	56.8715	647	2011–2021
32	Ярославская область	58.0526	38.7196	3812	2004–2021
33	Ярославская область	58.0558	38.7112	3857	2014–2021
34	Ленинградская область	59.5153	30.5877	1891	2007–2020
35	Ленинградская область	59.5087	30.5795	2971	2018–2021
36	Ленинградская область	59.6969	31.1438	212	2010–2019
37	Ленинградская область	59.3241	31.2262	376	2014–2018
38	Удмуртская республика	56.8246	53.3542	580	2011–2018
39	Удмуртская республика	56.8276	53.3457	474	2011–2021
40	Московская область	56.0127	35.9472	1167	2013–2021
41	Московская область	56.0302	36.0567	685	2016–2021

увеличении значения в поле «Год», удаляли из анализа

7) Для оставшихся полигонов в каждой из групп определяли максимальное линейное смещение границы полигона с использованием следующего алгоритма:

– Выбирали полигоны I и II, которые относятся к одной группе (то есть пересекаются, расположены на одном участке, различаются по годам). Полигон I – полигон с меньшей площадью. Полигон II – полигон с большей площадью (рис. 1).

– Определяли координаты центроида полигона I.

– Определяли координаты центроида полигона II.

– Определяли дистанцию между центроидом полигона I и вершинами полигона II.

– Определяли координаты наиболее удалённой от центроида полигона I вершины полигона II (точка X).

– Определяли минимальную дистанцию между точкой X и границей полигона I.

Для описания инвазии высокорослых борщевиков на каждом участке использовали следующие показатели: площадь ценопопуляций в каждый доступный год наблюдения (S , м²), время пребывания растений на участке (Dt , годы), линейная скорость изменения границы ценопопуляций (*Linear rate of spread* – LRS , м / год), абсолютная (ARS , м²/год) и относительная скорость роста площади ценопопуляции ($RGRS$, м²/м² в год).

Потенциально пригодную для зарастания гигантскими борщевиками площадь модельного участка (S_{pot} , м²) определяли как полигон, ограниченный ближайшими препятствиями для рассеивания их мерикарпиев – кустарники, лес, жилые и сельскохозяйственные постройки, крупные дорожные сети. Линейную скорость распространения границы ценопопуляций (LRS , м/год) рассчитывали как дистанцию смещения границы полигонов в пределах каждого участка в разные годы (рис. 1). Для этого на участке определяли дистанцию (м) между границами вложенных полигонов в разные годы наблюдений (годы имеющих спутниковых снимков). Затем дистанцию (м) относили к разнице лет (годы) между датированными снимками и усредняли серию LRS ,

полученных на одном участке в разные годы. Величину ARS определяли по уравнению (2), а $RGRS$ по уравнению (3). Долю территории, которая занята инвайдерами, рассчитывали как отношение конечной площади полигона на наиболее позднем снимке участка (S_{end} , м²) к общей площади участка, пригодного для вторжения (S_{pot} , м²).

Для обсуждения полученных результатов мы рассчитали идентичные показатели биологической инвазии (S_{start} , S_{end} , Dt , LRS , ARS , $RGRS$) растений *H. mantegazzianum* на территории Чешской Республики. Для этого использовали опубликованные первичные данные [Müllerová et al., 2005] с условием, что начало периода вторжения отсчитывали с года, когда на снимках местности впервые были отмечены гигантские борщевики.

Оценка данных скорости увеличения площадей ценопопуляций с помощью критерия Шапиро – Уилка показала, что их распределение отличалось от нормального. Для их описания помимо среднего арифметического использовали медиану, максимум и минимум. В таблицах после знака «±» приведено стандартное отклонение.

Результаты

1. Результаты работы агент-ориентированной модели. Согласно расчётам, во всех 22 изученных локациях половина всего урожая мерикарпиев переносилась ветром на дистанцию около 2 м (табл. 2). Основная часть (99%) мерикарпиев расселялась в радиусе от 16 до 22 м (в среднем 18 ± 2 м). Наибольшие различия между выбранными для моделирования географическими точками выявлены по максимальной дистанции переноса мерикарпиев: от 31 до 55 м (в среднем 43 ± 6 м).

Полученный массив данных о дистанциях и направлениях переноса мерикарпиев воздушными потоками использовали для расчета вероятности переноса семян на каждую из дистанций от 0 м до максимальной из рассчитанных дистанции с шагом 1 м с учётом направления ветра.

2. Результаты работы модели клеточного автомата.

Таблица 2. Дистанции переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков воздушными потоками, рассчитанные на основе агент-ориентированной модели для метеостанций аэропортов Европы

Метеостанции аэропортов	Период, годы	N	Дистанция, в пределах которой осыпается указанная доля мерикарпиев, м			Максимальная дистанция, м*
			50%	99%	100%	
Мурманск	2013–2020	8	2.0 ± 0.1	16 ± 1	29 ± 2	31
Сыктывкар	2013–2020	7	2.1 ± 0.1	16 ± 1	30 ± 3	34
Калуга, Угрюмово	2016–2020	5	2.1 ± 0.1	18 ± 2	33 ± 2	35
Нижний Новгород	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	17 ± 1	32 ± 3	36
Череповец, Ботово	2014–2020	7	2.1 ± 0.1	17 ± 2	31 ± 4	38
Курск	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 1	33 ± 4	38
Петрозаводск	2016–2020	4	2.1 ± 0.1	19 ± 1	35 ± 4	39
Архангельск	2013–2020	7	2.1 ± 0.1	17 ± 2	31 ± 5	40
Казань	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 1	38 ± 4	43
Пермь, Большое Савино	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 2	34 ± 4	43
Бургас	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 1	41 ± 2	43
Москва, Шереметьево	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	19 ± 3	36 ± 4	44
Чебоксары	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	19 ± 2	37 ± 5	44
Бегишево	2013–2020	8	2.2 ± 0.4	19 ± 1	38 ± 5	46
Санкт-Петербург	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 2	40 ± 5	46
София	2013–2020	8	2.1 ± 0.0	21 ± 2	41 ± 4	47
Калининград	2013–2020	8	2.1 ± 0.0	21 ± 1	40 ± 3	47
Ярославль	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 3	35 ± 8	48
Псков	2013–2020	7	2 ± 0.2	17 ± 5	34 ± 10	49
Варна	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 2	42 ± 6	49
Тромсё, Лангнес	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 2	42 ± 6	50
Лондон	2013–2020	8	2.2 ± 0.1	22 ± 1	45 ± 6	55

Примечание. N – количество лет, за которые были получены метеорологические данные; * – строки таблицы отсортированы по возрастанию максимальной дистанции.

Анимированная иллюстрация работы клеточного автомата, имитирующего рост площади зарослей инвазионных борщевиков на основе данных о погоде из аэропорта Софии доступна на Zenodo [Dalke, Chadin, 2023]. Динамика увеличения площади ценопопуляции борщевиков на основе клеточного автомата хорошо описывалась логистической функцией (рис. 3).

Для оценки скорости захвата территории борщевиками использовали шесть вариантов (табл. 3) начальных состояний решётки и наборов данных о вероятности перехода ячейки из состояния 0 в состояние 1 (набор правил перехода).

Сравнение значения параметра r , отражающего скорость увеличения площади ценопопуляции, показало (табл. 4), что различия в максимальных дистанциях переноса ме-

рикарпиев воздушными потоками (табл. 2) оказали незначительное влияние на скорость разрастания ценопопуляции. Наиболее высокая скорость r при этом была рассчитана для условий метеостанции аэропорта Казани, хотя этот район исследований занимал промежуточное положение по величине максимальной дистанции переноса мерикарпиев борщевиков воздушными потоками: Сыктывкар: 30 ± 3 м, Казань 38 ± 4 м, София: 41 ± 4 м.

Если зарастание свободного участка началось из нескольких точек (в нашем случае смоделировано распространение инвазионных борщевиков из 100 случайно расположенных ячеек решётки, или 1% территории), то скорость увеличения площади инвайдеров возрастала в несколько раз (табл. 4 – варианты № 4–6, рис. 4).

Таблица 3. Варианты начальных состояний решётки клеточного автомата и наборов правил перехода

Набор правил перехода	Начальное состояние решётки	
	Центральная ячейка решётки имеет значение 1	100 ячеек, расположенных в случайном порядке, имеют значение 1
По метеоданным аэропорта Сыктывкар	Вариант 1	Вариант 4
По метеоданным аэропорта Казань	Вариант 2	Вариант 5
По метеоданным аэропорта София	Вариант 3	Вариант 6

Реализация различных вариантов заполнения решётки клеточного автомата (табл. 3) до периода снижения скорости роста площади ценопопуляций вследствие уменьшения экологической ёмкости модельного участка показала, что величина *ARS* и *RGRS* зависела от начального распределения растений на участке (начальное состояние решётки). В случае расселения единичного растения из центра участка средние значения *ARS* составили от 290 до 326 м²/год, а *RGRS* от 0.123 до 0.130 м²/м² год, то есть 12–13% в год (табл.

5). Случайное расположение растений на старте обеспечило увеличение абсолютной скорости роста площадей ценопопуляций в 4–5 раз, а относительной скоростей инвазии в 3 раза. Рост скорости зарастания привёл соответственно к снижению времени, необходимого для практически полного вторжения борщевиков на участках, с 25 до 7 лет. Таким образом, на основе результатов клеточного автомата показано, что увеличение плотности растений борщевиков (от 0.01% до 1% от общей ёмкости участка) в начале инвазии

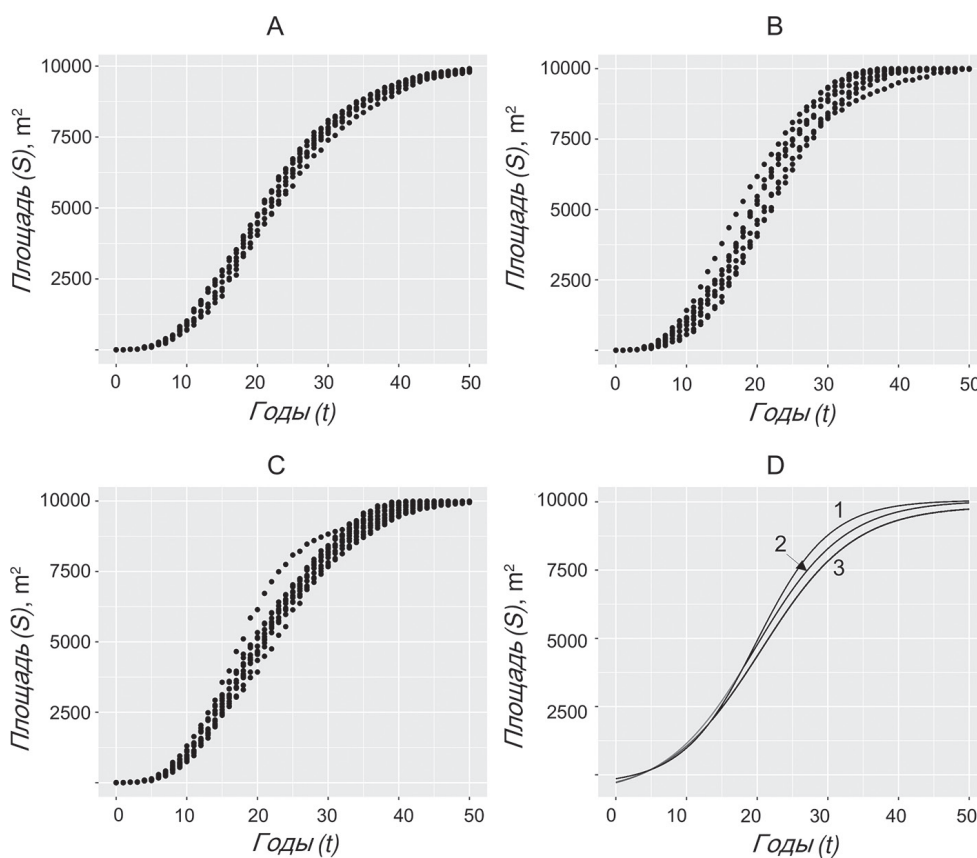


Рис. 3. Динамика увеличения площади ценопопуляции инвазионных борщевиков по результатам работы клеточного автомата на основе метеоданных аэропортов городов Сыктывкара, Казани, Софии. Размер решётки (поля): 100×100 ячеек (10 000 м²). Исходная конфигурация занятых ячеек – занята одна ячейка в центре решётки. Обозначения: Сыктывкар, 8 повторностей (А); Казань, 9 повторностей (В); София, 12 повторностей (С); логистические кривые 1–3, параметры которых подобраны на основе распределений А, В и С, соответственно (D).

Таблица 4. Параметры логистических моделей, описывающих результаты работы клеточного автомата

Вариант	Количество шагов (лет)*	Количество повторностей	Параметр	Значение параметра	Стандартная ошибка	Процент учтённой дисперсии
Вариант 1	55 ± 3	8	a	-718	54	99.8
			K	10570	74	
			r	0.152	0.002	
			m	20.5	0.1	
Вариант 2	45 ± 4	9	a	-356	71	99.4
			K	10420	103	
			r	0.194	0.005	
			m	19.9	0.1	
Вариант 3	48 ± 3	12	a	-740	65	99.6
			K	10790	92	
			r	0.159	0.003	
			m	19.8	0.1	
Вариант 4	16 ± 2	42	a	-692	79	99.5
			K	10700	90.52	
			r	0.642	0.011	
			m	4.26	0.03	
Вариант 5	17 ± 2	42	a	-687	62	99.7
			K	10710	71.87	
			r	0.626	0.009	
			m	4.41	0.03	
Вариант 6	17 ± 2	42	a	-726	73	99.5
			K	10720	82.85	
			r	0.623	0.010	
			m	4.37	0.03	

Примечание. * – количество шагов (лет) до полного занятия всей решётки (поля) растениями в возрасте 3 лет и более. Параметры моделей (a , K , r , m) статистически значимы при p -value < 0.0001 для всех вариантов.

приводило к существенному росту скорости их вторжения. Наибольшая абсолютная скорость увеличения площади зарослей (ARS) составила 1500 м²/год, а относительная скорость ($RGRS$) достигла 36% в год.

3. Скорость увеличения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков на основе данных дистанционного зондирования Земли (ДДЗЗ). Согласно доступным в программе Google Earth Pro [2023] спутниковым снимкам (табл. 1), период наблюдений в среднем составил 8 ± 4 года. За этот период ценопопуляции инвазионных борщевиков увеличили свою площадь (медианное значение) в 4 раза (табл. 6).

Границы выделенных на спутниковых снимках ценопопуляций борщевиков (LRS)

ежегодно смещались на 13 м (медиана), а площадь их зарослей (ARS) увеличивалась на 4540 м²/год (медиана). Относительная скорость роста площади ценопопуляций ($RGRS$) составила 0.2 м²/м² год, то есть, борщевики ежегодно увеличивали площадь своих зарослей на 20% (табл. 6). Экстраполяция экспоненциальной функции относительной скорости роста борщевиков ($RGRS$) к началу координат показала, что на модельных участках небольшие по площади ценопопуляции растений появились около 1990 г. (медианное значение). Размах расчётных значений даты начала вторжения составил от 1940 г. (за десятилетие до начала активных работ по интродукции кавказских видов борщевиков в умеренной зоне) до 2012 г. Этот размах обусловлен значительной погрешностью в рас-

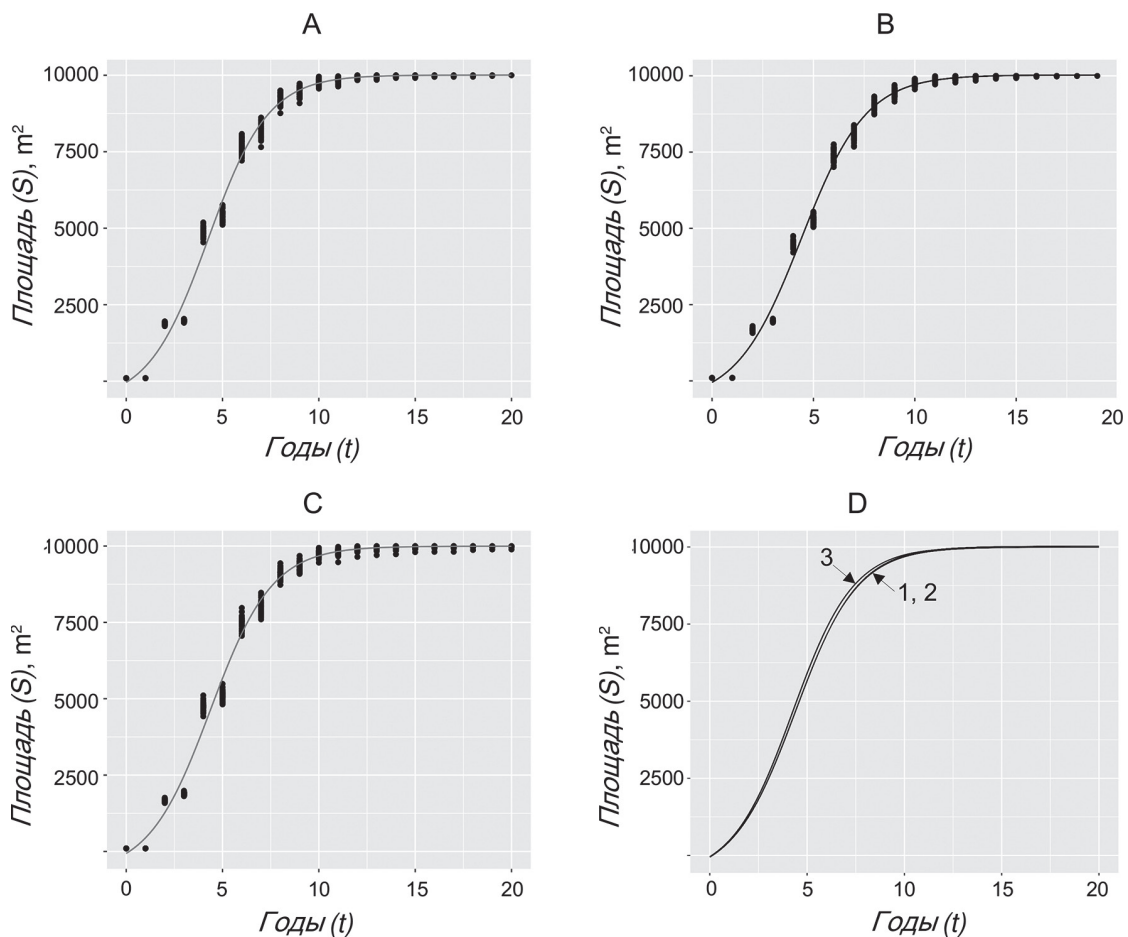


Рис. 4. Динамика увеличения площади ценопопуляции инвазионных борщевиков по результатам работы клеточного автомата на основе метеоданных аэропортов городов: Сыктывкара, Казани, Софии. Размер решётки (поля): 100×100 ячеек ($10\,000\text{ м}^2$). Исходная конфигурация занятых ячеек – занято 100 ячеек в случайном порядке. Обозначения: Сыктывкар, 42 повторности (А); Казань, 42 повторности (В); София, 42 повторности (С); логистические кривые 1–3, параметры которых подобраны на основе распределений А, В и С, соответственно (D).

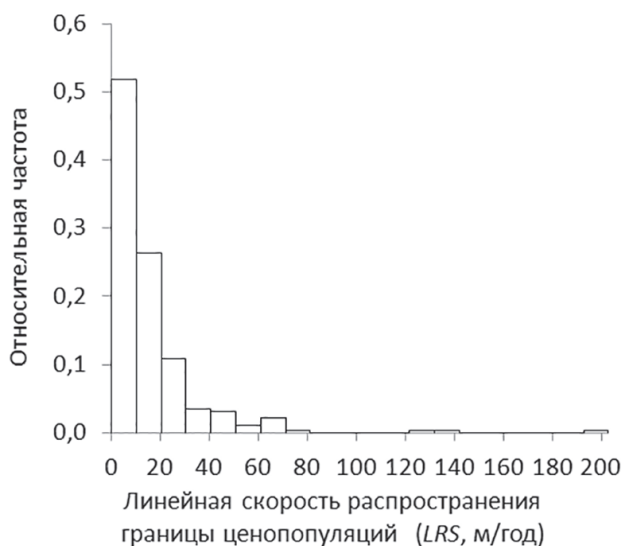


Рис. 5. Распределение линейной скорости распространения границы ценопопуляций инвазионных борщевиков на модельных участках (LRS , м / год) по результатам оценки пар полигонов, которые относились к одной группе: пересекались, располагались на одном участке и различались по годам ($N = 288$).

чѐтах, отражающей большую разнородность в исходных данных и ограниченное количество спутниковых снимков.

На исследуемых участках около 78% значений LRS не превышали 10 м / год, а 17% случаев приходилось на сдвиги границ ценозов в диапазоне от 10 до 20 м / год (рис. 5). Именно на такие дистанции разлетаются около 99% мерикарпиев гигантских борщевиков (табл. 2). Смещения границы ценозов (LRS) от 50 м / год до 200 м / год наблюдали в 5% случаях. Эти явления можно объяснить редкими событиями дальнего первичного переноса до 1% мерикарпиев (табл. 2).

Обсуждение

Организация наблюдений за естественной динамикой увеличения площадей ценопопуляций инвазионных растений практически нереализуемая задача. Специальные

Таблица 5. Параметры линейной и экспоненциальной моделей, описывающих результаты работы клеточного автомата в период до снижения скорости роста площади ценопопуляций инвазионных борщевиков

Вариант	Диапазон шагов (лет) для оценки параметров моделей	Количество повторностей	Параметр	Значение параметра	Стандартная ошибка	Процент учтённой дисперсии
Вариант 1	1–25	8	ARS	290	5	94.1
			RGRS	0.125	0.003	97.7
Вариант 2	1–25	9	ARS	326	7	90.4
			RGRS	0.130	0.004	96.6
Вариант 3	1–25	12	ARS	316	5	93.4
			RGRS	0.123	0.003	96.7
Вариант 4	1–7	42	ARS	1502	29	92.9
			RGRS	0.347	0.007	96.5
Вариант 5	1–7	42	ARS	1475	23	94.9
			RGRS	0.356	0.007	97.4
Вариант 6	1–7	42	ARS	1488	28	92.9
			RGRS	0.358	0.008	96.4

Примечание. ARS – абсолютная скорость роста площади ценопопуляций рассчитана по угловому коэффициенту линейной функции (уравнение 2); RGRS – относительная скорость роста площади ценопопуляций рассчитана на основе экспоненциальной функции (уравнение 3).

Таблица 6. Площади и скорости распространения ценопопуляций (ЦП) инвазионных борщевиков по данным спутниковых изображений

Показатели	По нашим данным, n = 41	По данным Müllerová et al., 2005, n = 9*
S_{start} , м ²	<u>10937</u> 506 – 45073	<u>5078</u> 68 – 14099
S_{end} , м ²	<u>41461</u> 2309 – 196850	<u>39774</u> 4711 – 111351
Dt, годы	<u>7</u> 1 – 17	<u>23</u> 9 – 39
LRS, м / год**	<u>13</u> 4 ± 70	<u>8</u> 4 – 27
ARS, м ² /год	<u>4540</u> 254 – 42681	<u>1032</u> 181 – 3365
RGRS, м ² /м ² год	<u>0.20</u> 0.04 – 0.66	<u>0.10</u> 0.05 – 0.52
t_0 **, год	<u>1990</u> 1940 – 2012	–

Примечание. В числителе приведена медиана, в знаменателе – минимум и максимум; S_{start} – площадь ЦП в начале периода учёта; S_{end} – площадь ЦП в конце периода учёта; Dt – время пребывания ЦП на участках; LRS – линейная скорость распространения границы ЦП; ARS – абсолютная скорость увеличения площади ЦП; RGRS – относительная скорость увеличения площади ЦП; t_0 – год начала инвазии на участке ($S_{ЦП} = 50$ м²); * – отсчёт начала периода инвазии начинали с года, когда на снимках местности впервые были идентифицированы гигантские борщевики; ** – t_0 рассчитали на основе экспоненциальной функции роста площади ЦП с учётом RGRS. Проверк обозначает, что данные отсутствуют.

мероприятия по сбору данных о площадях зарослей или хотя бы находок инвазионных видов организуются уже после того, как про-

цесс инвазии резко ускоряется. Временные серии спутниковых снимков также имеют ограниченные возможности выявлять (реги-

стрировать) ранние этапы инвазии даже для таких крупноразмерных видов, образующих сплошные заросли, как *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*. Заросли этих видов часто испытывают преднамеренное или косвенное воздействие человека, связанное либо с целенаправленным уничтожением растений, либо хозяйственным освоением территории.

Разработанная нами серия моделей позволила решить задачу определения естественной динамики увеличения площади ценопопуляций гигантских борщевиков посредством анемохории. Результаты работы клеточного автомата хорошо описываются известной теоретической зависимостью, описывающей рост численности популяции – логистической кривой. Имитационное моделирование позволило выявить параметры логистической модели. Время необходимое для увеличения площади сплошных зарослей гигантских борщевиков от 1 м² до 100 000 м² при использовании только ветра в качестве агента для переноса пропагул занимает от 45 до 58 лет. Резкое увеличение скорости роста площади ценопопуляции в этих условиях происходит примерно на 20-й год (рис. 3, табл. 4).

Применение агент-ориентированной модели позволило получить данные о возможности переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков на дистанции до 31–55 м в зависимости от погодных-климатических условий того или иного региона, что подтверждают опубликованные наблюдения [Ochsmann, 1996; Кондратьев и др., 2015]. Результаты моделирования показали явную недооценённость вклада анемохории в расселение мерикарпиев инвазионных борщевиков на большие расстояния.

Сравнение не только дистанций переноса мерикарпиев, но и спектра наиболее вероятных направлений их расселения в трёх географически удалённых районах позволило предположить, что разнообразие направлений ветра вносило существенный вклад в скорость увеличения площади ценопопуляции инвайдера. Ветер, дующий в границах одного коридора (даже в противоположных направлениях), сокращал возможность попадания мерикарпиев на свободные участки (ячейки клеточного автомата), лежащие вне

этого коридора, что приводило к замедлению скорости инвазии.

Скорость роста площади ценопопуляции значительно возрастает, если в качестве исходных условий допустить наличие пропагул гигантских борщевиков на 1% от модельной территории, разбросанных в случайном порядке. Смоделированный нами случай часто встречается на практике. Относительно небольшое количество выживших растений после сплошной обработки механическими (кошение, дискование) или химическими средствами уничтожения зарослей инвазионных видов борщевиков могут быстро приводить к их восстановлению.

Логистическая модель адекватно описывала время, необходимое для захвата инвазионным борщевиком заданной площади. Наибольшую погрешность этой модели можно оценить в 10 лет для участка площадью 1 га в середине экспоненциальной фазы роста (рис. 3). Анализ временных серий дистанционных снимков позволил не только доказать адекватность результатов моделирования, но и сделать дополнительные наблюдения за процессом инвазии гигантских борщевиков в конце XX и начале XXI веков.

Теоретические величины увеличения площади ценопопуляций зарослей гигантских борщевиков в абсолютных единицах от 290 до 1502 м²/год, рассчитанные в условиях исключительно анемохорного распространения мерикарпиев хорошо описывают реальные события, зафиксированные на четверти изученных временных серий дистанционных снимков. Более высокие скорости увеличения площади (*ARS*), наблюдаемые на других участках, могут быть объяснены отличиями исходного состояния участков, которые также были нами смоделированы.

Показатель относительной скорости роста гигантских борщевиков (*RGRS*) на экспоненциальной фазе увеличения площади был более консервативным. По результатам работы клеточного автомата, теоретические величины *RGRS* (от 12% до 36%) соответствовали значениям *RGRS*, рассчитанным по данным спутниковых изображений (около 20%). Диапазоны абсолютной и относительной скоростей роста площадей борщевиков,

представленные в настоящем исследовании, подтверждаются данными по скорости инвазии *H. mantegazzianum* в Центральной Европе [Рыšek, Prach, 1993; Müllerová et al., 2005].

Результаты наших оценок линейного распространения мерикарпиев инвазионных борщевиков укладываются в шкалу средних скоростей локального расселения инвазионных видов от 2 до 370 м / год [Рыšek, Hulme, 2005]. Линейное смещение границы ценопопуляций борщевиков поддерживается за счёт устойчивой плотности генеративных особей и регулярного плодоношения растений начиная с третьего года жизни [Pergl et al., 2006; Далькэ и др., 2023]. Зафиксированные нами сдвиги границ зарослей борщевиков до 13 м / год, *LRS* инвайдеров около 11 м / год в Чехии [Müllerová et al., 2005], увеличение количества их локалитетов вдали от прибрежных местообитаний [Рыšek, Prach, 1993] можно объяснить расселением мерикарпиев с помощью ветра [Chadin et al., 2021].

Результаты моделирования хорошо согласуются с сообщениями о начале одичания высокорослых борщевиков на территории РСФСР в 1970-е гг. и активном их расселении на заброшенных сельскохозяйственных угодьях в 1990-е гг. [Озерова и др., 2017]. Учитывая максимальный календарный возраст инвазионных борщевиков в диапазоне 8–14 лет [Болотова, 1974; Pergl et al., 2006; Далькэ и др., 2023], можно утверждать, что на территории обширного вторичного ареала в их ценопопуляциях устойчиво поддерживается непрерывный поток поколений [Рыšek, Prach, 1993; Müllerová et al., 2005; Chadin et al., 2017; Озерова, Кривошеина, 2018; Захожий и др., 2022; Арёпова и др., 2021]. В регионах, где виды рода *Heracleum* культивировали во второй половине XX в., ценопопуляции борщевиков занимают от 2 до 6% от общей площади населённых пунктов [Далькэ и др., 2018]. По нашим данным, около трети модельных участков в настоящее время практически полностью захвачены, а на остальных участках поддерживается высокая скорость вторжения гигантских борщевиков, характерная для экспоненциальной фазы их расселения.

Представленная в настоящей работе модель не учитывает возможность переноса

пропагул гигантских борщевиков на расстояния до нескольких сотен метров за счёт их перемещения по снежному насту [Кривошеина и др., 2020], водными потоками [Trottier et al., 2017] или под воздействием человека. Тем не менее, эти явления могут быть включены в алгоритм работы описанного клеточного автомата.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ «Моделирование потенциальных ареалов инвазионных видов *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum mantegazzianum* на территории Восточной Европы» (20-54-18002 Болг_a) и НИОКТР «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (Рег. № 1021062311434-4-1.6.11).

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

- Арёпова Л.А., Арёпов Е.И., Казаков С.Г. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на южной границе вторичного ареала в европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. №. 2. С. 2–15.
- Болотова Е.С. Продолжительность жизни борщевика Сосновского в условиях культуры в центральной зоне Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР (Ежегодник). Сыктывкар, 1974. С. 54–59.
- Далькэ И.В., Захожий И.Г., Чадин И.Ф. Распространение борщевика Сосновского и мероприятия по его ликвидации на территории МО ГО «Сыктывкар» (Республика Коми) // Вестник Института биологии. 2018. № 3 (205). С. 2–13. URL: [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3\(205\).1](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3(205).1)
- Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н., Зрайченко Е.С., Бобров Ю.А. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на севере // Экология. 2023. № 3. С. 1–8. DOI: 10.31857/S0367059723030022

- Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 55–70. DOI:10.35885/1996-1499-15-1-55-70.
- Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларикова Ю.С. Физиолого-экологические механизмы инвазивного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА. 2015. Вып. 2. С. 36–49.
- Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Петросян В.Г. Распространение семян борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в зимний период // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. №. 3. С. 22–31.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 358 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Краткий курс общей экологии. Часть 1: Экология видов и популяций: Учебник. Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. 206 с.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С.78–87.
- Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек восточно-европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.
- Расписание погоды (Электронный ресурс) // (https://rp5.ru). Проверено 22.06.2023.
- Эбель А.А., Зыкова Е.Е., Михайлова С.С., Черногринов П.П., Эбель Т.Т. Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae) в Сибири // Экология и география растений и растительных сообществ: Матер. IV Межд. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2018. С. 1065–1070.
- Яндекс.Карты (Электронный ресурс) // (https://yandex.ru/maps). Проверено 22.06.2023.
- Chadin I., Dalke I., Tishin D., Zakhochiy I., Malyshev R. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind // PeerJ. 2021. 9:e11821 https://doi.org/10.7717/peerj.11821
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. Determination of the areas of giant hogweed stands according to remote sensing of the earth. Determination of parameters of logistic models describing the results of the cellular automaton, simulating the growth of the area of giant hogweed stands. [Data set] // Zenodo. 2023a. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7672824
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. Python script for simulating the area growth of *Heracleum mantegazzianum* with cellular futomata. [Data set] // Zenodo. 2023b. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7672987
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R. Individual Based Model for Calculating Distance and Direction of *Heracleum Mantegazzianum* Seeds Dispersal by Wind. [Data set] // Zenodo. 2023c. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7673455
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R., Madi E., Kuzivanova O., Kirillov D., Elsakov V. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. Vol. 77. P. 71–80. https://doi.org/10.3897/phytokeys.77.11186
- Clegg L.M., Grace J. The distribution of *Heracleum mantegazzianum* (Somm. & Levier) near Edinburgh // Transactions of the Botanical Society of Edinburgh. 1974. Vol. 42. No. 2. P. 223–229. https://doi.org/10.1080/03746607408685282
- Dalke I., Chadin I. Illustration of a cellular automaton simulating of the invasive hogweed stand area growth based on weather data from Sofia airport. [Data set] // Zenodo. 2023. https://doi.org/10.5281/zenodo.7767469
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. Vol. 10. P. e0142833. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833
- Google Earth Pro (Электронный ресурс) // (https://www.google.com/intl/ru/earth/versions). Проверено 22.06.2023.
- Google Maps (Электронный ресурс) // (https://www.google.ru/maps). Проверено 22.06.2023.
- Higgins S.I., Richardson D.M. A review of models of alien plant spread // Ecological modelling. 1996. Vol. 87. No. 1–3. P. 249–265. https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00022-4
- iNaturalist (Электронный ресурс) // (https://www.inaturalist.org/people/rivr). Проверено 22.06.2023.
- Jongejans E., Skarpaas O., Shea K. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2008. Vol. 9. No. 3–4. P. 153–170. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.005
- Jongejans E., Telenius A. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae) // Plant Ecology. 2001. Vol. 152. P. 67–78. https://doi.org/10.1023/A:1011467604469
- Mayer F., Albrecht H. Dispersal strategies: are they responsible for species success in arable ecosystems? // Perspectives for agroecosystem management. Balancing Environmental and Socio-Economic Demands. Elsevier. 2008. P. 257–278. https://doi.org/10.1016/B978-044451905-4.50010-6
- Müllerová J., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. Aerial photographs as a tool for assessing the regional dynamics of the invasive plant species *Heracleum mantegazzianum* // Journal of Applied Ecology. 2005. Vol. 42. No. 6. P. 1042–1053. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01092.x
- Nehrbass N., Winkler E., Müllerová J., Pergl J., Pyšek P., Perglová I. A simulation model of plant invasion: long-distance dispersal determines the pattern of spread

- // Biological Invasions. 2007. Vol. 9. P. 383–395. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9040-6>
- Ochsmann J. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) in Deutschland Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie // Feddes Repertorium. 1996. Vol. 107. No. 7. P. 557–595. <https://doi.org/10.1002/fedr.19961070701>
- Pebesma E.J. Simple features for R: standardized support for spatial vector data // The R Journal. 2018. Vol. 10. No. 1. P. 439–446.
- Pergl J., Perglová I., Pyšek P., Dietz H. Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges // American Journal of Botany. 2006. Vol. 93. No. 7. P. 1018–1028.
- Perrins J., Fitter A., Williamson M. Population Biology and Rates of Invasion of Three Introduced Impatiens Species in the British Isles // Journal of Biogeography. 1993. Vol. 20. No. 1. P. 33. DOI: 10.2307/2845737
- Pyšek P., Cock M.J., Nentwig W., Ravn H.P. Master of all traits: can we successfully fight giant hogweed // Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). 2007. P. 297–312. <https://doi.org/10.1079/9781845932060.0297>
- Pyšek P., Hulme P.E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process // Ecoscience. 2005. Vol. 12. No. 3. P. 302–315. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-302.1>
- Pyšek P., Prach K. Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe // Journal of Biogeography. 1993. Vol. 20. No. 4. P. 413–420.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? // In: Nentwig W. (ed.) Biological Invasions. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). Berlin; Heidelberg: Springer, 2008. Vol. 193. P. 87–125. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7
- R Core Team A Language and Environment for Statistical Computing / R Core Team. – Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. // URL: <https://www.R-project.org/>
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. Vol. 6. No. 2. P. 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Shadrin D.M., Dalke I.V., Zakhochiy I.G., Shilnikov D.S., Kozhin M.N., Chadin I.F. The use of DNA barcoding for the identification of giant hogweeds in the European North-East of Russia // bioRxiv 2023.02.21.529251. <https://doi.org/10.1101/2023.02.21.529251> (preprint).
- Soons M.B., Ozinga W.A. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? // Diversity and Distributions. 2005. Vol. 11. No. 2. P. 165–172. <https://www.jstor.org/stable/3246705>
- Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // Journal of Statistical Software. 2018. Vol. 84. No. 6. P. 1–39. DOI: 10.18637/jss.v084.i06
- Trottier N., Groeneveld E., Lavoie C. Giant hogweed at its northern distribution limit in North America: Experiments for a better understanding of its dispersal dynamics along rivers // River Research and Applications. 2017. Vol. 33. No. 7. P. 1098–1106. <https://doi.org/10.1002/rra.3149>
- Wojewódzka A., Baczyński J., Banasiak Ł., Downie S.R., Czarnocka-Cieciura A., Gierek M., Frankiewicz K., Spalik K. Evolutionary shifts in fruit dispersal syndromes in Apiaceae tribe Scandiceae // Plant Systematics and Evolution. 2019. Vol. 305. P. 401–414. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01579-1>

MODELLING OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. AND *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER COENOPOPULATION AREA INCREASE RATE

©2023 Dalke I.V.*, Chadin I.F. **

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar, 167982, Russia
e-mail: *dalke@ib.komisc.ru; **chadin@ib.komisc.ru

On the basis of developed individual-based model and empirical data the importance of anemochory for the dispersal of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* over long distances (up to 55 m from the parent plant) was proved. The use of cellular automata for modelling of the plant coenopopulation area increase allowed to reveal the influence of weather condition, number and spatial distribution of hogweed plants in the period of the beginning of introduction on the rate of invasion. Verification of the results of the cellular automaton work based on satellite images and field observations showed a significant level of compliance of theoretical calculations and observed results. The logistic functions parameters describing the change in the area of giant invasive hogweed stands were determined. A retrospective analysis of satellite images of model plots, starting from the 90s of the 20th century, showed an annual increase in the area of hogweed coenopopulations by 20% in the exponential population growth phase. A significant variability in the rate of invasion (from 5% to 70% per year) depended on the initial conditions and stage of invasion, usage modes and ecological capacity of the available sites.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, giant hogweed, anemochory, individual-based model, cellular automaton, satellite images, invasion rate.

РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (ТОКУНАГА, 1906) – ВСЕЛЕНЦА В АЗОВСКОЕ МОРЕ

© 2023 Дикарева Ю.Д.*, Рябушко В.И.

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, 299011, Россия
e-mail: *dikareva.julija@rambler.ru

Поступила в редакцию 16.06.2023. После доработки 29.07.2023. Принята к публикации 26.08.2023

В результате проведённой работы впервые изучены размерно-весовые характеристики вида-вселенца в Азовское море – двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Связь между аллометрическими показателями моллюска (размеры и масса) аппроксимировали степенной функцией. Максимальный коэффициент детерминации отмечен для степенной зависимости общей массы анадары от ширины её раковины, а минимальный – от высоты раковины. Максимальный коэффициент детерминации получен для степенной зависимости сырой массы мягких тканей анадары от длины её раковины, а минимальный – от ширины раковины. Отношение сухой и сырой массы мягких тканей равно 0.16. При сравнении разных мест обитания анадары в Чёрном, Азовском и Эгейском морях отмечено, что садковое содержание моллюсков в водах с умеренной солёностью является наиболее благоприятным условием для их максимального роста.

Ключевые слова: вид-вселенец, двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis*, линейные и весовые характеристики, уравнения регрессии, Азовское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-48-54

Введение

Родиной двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* являются тёплые воды Индо-Пацифики, побережья Японии, Малайзии, Кореи, Индонезии и севера Австралии. В Чёрное море анадару завезли с балластными водами судов, а с 1980 г. моллюск начал колонизировать весь черноморский регион [Золотарев, Золотарев, 1987], в частности воды Болгарии [Zenetos et al., 2010]. Анадара обитает в илистых, глиняных или песчаных грунтах, на глубине 3–60 м, в которые может закапываться [Маринов, 1990; Sahin et al., 2009; Ревков, 2015; Ревков, Щербань, 2017]. В Азовском море *A. kagoshimensis* впервые найдена в 1989 г. в северной части Казантипского залива [Чихачев и др., 1994] и уже к 1997 г. моллюск полностью заселил и южную часть на глубинах до 11 м, завершив колонизацию Азово-Черноморского бассейна [Анистратенко, Халиман, 2006]. Ранее этот вид анадары имел название *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789), но его систематическое положение было уточнено с использованием ге-

нетических методов – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) [Krapal et al., 2014]. Большая продолжительность жизни и высокая численность, ценный элементный состав и биохимические свойства делают анадару перспективным объектом конхиокультуры [Furuta et al., 1977].

Известно, что исследование структуры поселений гидробионтов является одной из ключевых задач гидробиологии. Такие интегральные популяционные параметры, как размерная и весовая структура гидробионтов, могут характеризовать экологические условия обитания животных, в частности моллюсков. Поэтому цель настоящей работы – изучение размерно-весовых характеристик *Anadara kagoshimensis* из Азовского моря с учётом зависимости общей массы и массы мягких тканей от длины, высоты и ширины раковины.

Материалы и методы

Для исследования размерно-весовых характеристик *A. kagoshimensis* выбрали бухту



Рис. 1. Карта-схема места отбора проб анадары *Anadara kagoshimensis* в бухте Татарская (Азовское море).

Татарская (45°26'51" с. ш., 35°50'46" в. д.), расположенную вблизи Казантипского заповедника в Азовском море (рис. 1), с благоприятными для данного вида условиями обитания. Живую анадару собирали сразу после шторма на песчаном берегу бухты в октябре 2022 г. Температура воды в море составляла 15 °С, солёность – 14.83 ‰. Собрано 150 экз. моллюсков с длиной раковин от 21.8 до 41.1 мм и индивидуальной массой от 3.9 до 23.0 г.

Для анализа размерных характеристик у моллюсков определяли следующие линейные параметры с помощью цифрового штангенциркуля ШЦ-1 «Зубр» (точность 0.01 мм):

- длину раковин (L) по наибольшему расстоянию от макушки до противоположного края;

- высоту раковин (H) по наибольшему расстоянию от одного края раковины до противоположного края;

- ширину раковин (C) по наибольшему расстоянию от одного края самых выпуклых частей раковины до противоположного края (рис. 2).

Общую массу анадары вместе с мантийной жидкостью и гемолимфой измеряли с помощью электронных весов «ОНАУС» (точность 0.01 г.). Затем створки моллюсков открывали и извлекали ткани. Ткани промокали фильтровальной бумагой, взвешивали и высушивали в сушильном шкафу при температуре 105 °С до постоянной массы. Изучение размерно-весовых характеристик осуществляли с помощью стандартных гидробиологических методов, статистическую обработку данных проводили в программе

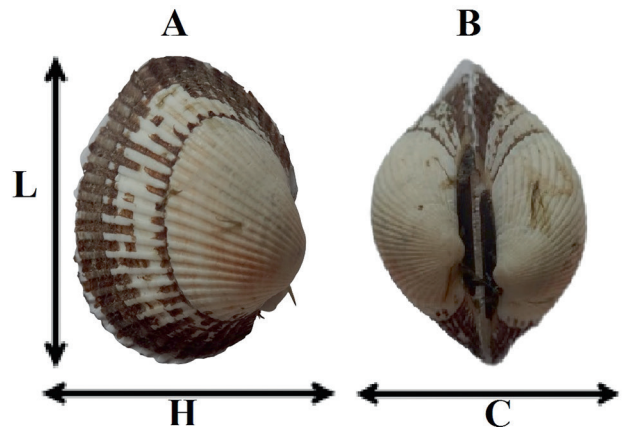


Рис. 2. Раковина *Anadara kagoshimensis*: А – вид сбоку, L – длина, H – высота; В – вид сверху, C – ширина.

«Excel». Связь между аллометрическими показателями *A. kagoshimensis* (размеры и масса) аппроксимировали степенной функцией: $Y = a \times X^b$, где Y и X – исследуемые параметры моллюска, a – коэффициент пропорциональности при X = 1, b – степенной коэффициент.

Результаты и обсуждение

Зависимость общей массы моллюска от длины, высоты и ширины его раковины хорошо описывается степенными функциями (уравнения 1–3) с высокими коэффициентами детерминации (R^2 , n=150):

$$W_{\text{общ.}} = 0.0011 L^{2.648}, R^2 = 0.899 \quad (1)$$

$$W_{\text{общ.}} = 0.0009 H^{2.921}, R^2 = 0.851 \quad (2)$$

$$W_{\text{общ.}} = 0.0054 C^{2.473}, R^2 = 0.967 \quad (3)$$

где W общ. – общая масса моллюска, г; L – длина раковины, мм; H – высота раковины, мм; C – ширина раковины, мм (рис. 3).

Таким образом, максимальный коэффициент детерминации отмечен для степенной зависимости общей массы анадары от ширины её раковины, а минимальный – от высоты раковины.

Зависимость сырой массы мягких тканей моллюска от длины, высоты и ширины её раковины хорошо описывается степенными функциями (уравнения 4–6) с высокими коэффициентами детерминации (R^2 , n=150):

$$W_{\text{сыр.}} = 0.00008 L^{2.950}, R^2 = 0.930 \quad (4)$$

$$W_{\text{сыр.}} = 0.00007 H^{3.232}, R^2 = 0.869 \quad (5)$$

$$W_{\text{сыр.}} = 0.001 C^{2.493}, R^2 = 0.818 \quad (6)$$

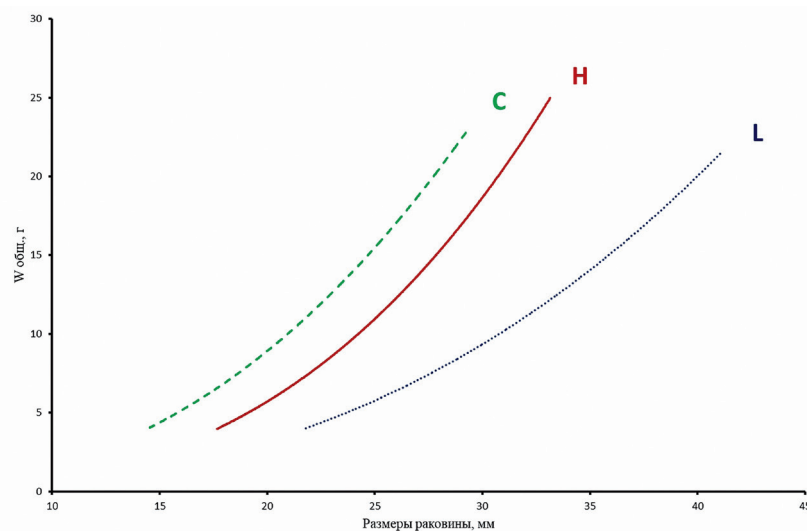


Рис. 3. Зависимость общей массы ($W_{\text{общ.}}$) от длины (L), высоты (H) и ширины (C) раковины *Anadara kagoshimensis*.

где $W_{\text{сыр.}}$ – сырая масса мягких тканей моллюска, г; L – длина раковины, мм; H – высота раковины, мм; C – ширина раковины, мм (рис. 4).

Таким образом, максимальный коэффициент детерминации отмечен для степенной зависимости сырой массы мягких тканей анадары от длины её раковины, а минимальный – от ширины раковины. Сухая ($W_{\text{сух.}}$) и сырая массы мягких тканей ($W_{\text{сыр.}}$) находятся в соотношении: $W_{\text{сух.}} = 0.16 W_{\text{сыр.}}$

На рост моллюсков влияют разнообразные факторы. Так, ранее приведены сведения о росте *Anadara tuberculosa* и *A. similis* из экологического мангрового заповедника Каяпас-Матахе (Эквадор) в зависимости от пола

и сезона [Flores, Licandeo, 2010]. Отмечено, что в субпопуляциях моллюсков в течение всего года преобладали самки, которые были крупнее самцов. Кроме того зафиксировано, что длина раковины самок в дождливый сезон статистически выше, чем в сухой сезон. Причём у самцов такая зависимость не выявлена.

Полученные в статье результаты можно сравнить с данными других авторов, изучающих анадару в Средиземноморском бассейне [Вялова, 2011; Пиркова, 2012; Acarli et al., 2012; Жаворонкова, Золотницкий, 2014; Жаворонкова, Брода, 2017]. Большая часть исследований данного вида связана с изучением особенностей роста и условиями обитания

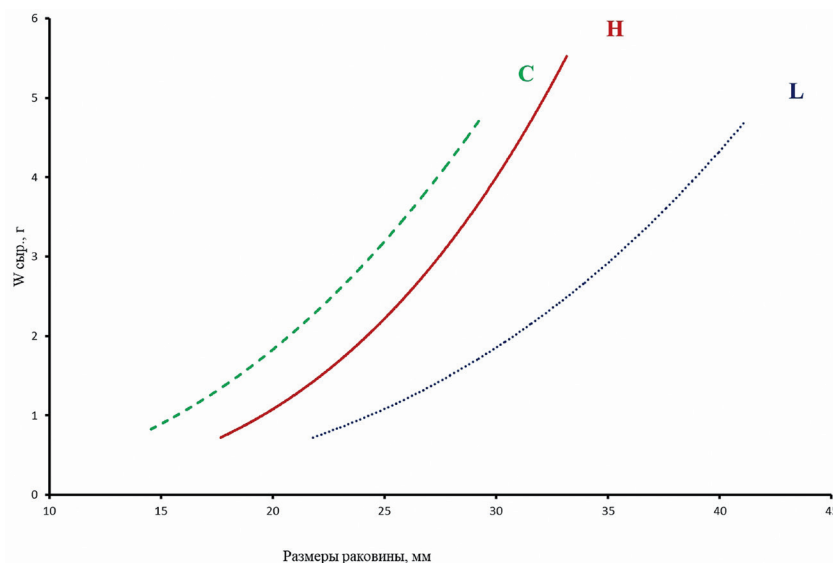


Рис. 4. Зависимость сырой массы мягких тканей ($W_{\text{сыр.}}$) от длины (L), высоты (H) и ширины (C) раковины *Anadara kagoshimensis*.

моллюсков. Экспериментально установлены параметры роста анадарты в северо-западной и северо-восточной части Чёрного моря и определены зависимости морфометрических показателей моллюсков [Чикина и др., 2003; Шурова, Золотарёв, 2007; Финогенова, Данилова, 2009].

Первые работы по выращиванию анадарты в подвесной культуре начались в 2007 г. в районе мыса Кикинейз, Крым, Чёрное море [Вялова, 2011]. Описаны линейный и весовой рост в первые три года жизни при садковом выращивании в бухте Карантинной (Чёрное море) в зависимости от возраста и репродуктивного цикла [Пиркова, 2012]. Показано, что максимальная скорость роста моллюсков происходит в первый год жизни (1.33 мм/мес.), а к трём годам она уменьшается вдвое (0.67 мм/мес.). Наряду с этим были представлены модели роста раковины в длину, высоту и ширину, а также получены зависимости общей массы, массы сырых мягких тканей от линейных размеров раковины в виде уравнений степенной функции.

Зависимость высоты и выпуклости створок от длины характеризуется положительной аллометрией, взаимосвязь длины раковины и массы моллюска описана отрицательной аллометрией, близкой к изометрии [Вялова, 2011; Жаворонкова, Золотницкий, 2014]. В эксперименте, проведённом в Керченском проливе, линейный рост анадарты в

зависимости от массы тела описан уравнением Бергаланфи [Жаворонкова, Брода, 2017]. Отмечено, что скорость роста коррелирует с температурой воды.

Однако в литературе отсутствуют сведения о сравнении размерно-весовых характеристик *A. kagoshimensis*, обитающей в Азовском море, с аналогичными данными для других регионов. Для этого были построены графики зависимости общей массы моллюска от длины раковины из разных мест обитания (рис. 5): Азовское море, Чёрное море в районе бухты Карантинной [Пиркова, 2012], Керченский пролив [Жаворонкова, Золотницкий, 2014] и Эгейское море [Acarli et al., 2012].

В работе А.В. Пирковой (2012) анадарты содержали в садках на мидийно-устричной ферме. Здесь увеличение массы моллюсков с ростом длины раковины наиболее существенное: $W_{\text{общ.}} = 1.2 \cdot 10^{-3} L^{2.666}$ ($R^2 = 0.808$) (рис. 5 А). Возможно, это связано с тем, что ферма расположена в открытом море в условно-чистом районе, где происходит непрерывная циркуляция воды, лучше кормовая база и кислородные условия, отсутствуют естественные враги. Места обитания вида в бухте Татарская Азовского моря также можно считать относительно чистыми, поскольку моллюсков отбирали вблизи Казантипского заповедника. Здесь они живут в рыхлом грунте – оптимальном местообитании анадарт, которые предпочитают зарываться в песок. По

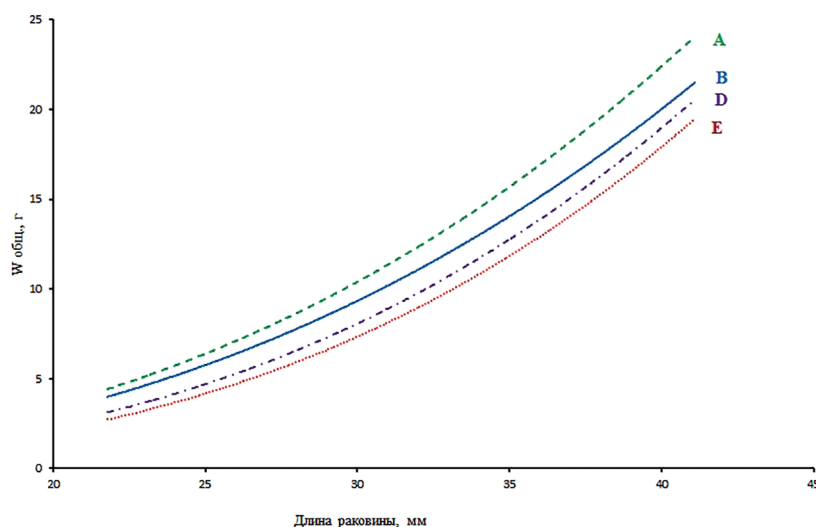


Рис. 5. Зависимость общей массы ($W_{\text{общ.}}$) от длины раковины (L) *Anadara kagoshimensis* для разных мест обитания: А – Чёрное море [Пиркова, 2012]; В – Азовское море, оригинальные данные; D – Керченский пролив [Жаворонкова, Золотницкий, 2014]; E – Эгейское море [Acarli et al., 2012].

нашим данным, увеличение массы с ростом длины раковины также происходит с высокой скоростью (уравнение 1) (рис. 5 В).

В Керченском проливе масса моллюска при одинаковой длине раковины меньше: $W_{\text{общ.}} = 3.36 \cdot 10^{-4} L^{2.966}$ ($R^2 = 0.982$), чем у анадары, собранной в бухте Татарская (рис. 5 В и D). Возможно, это связано с тем, что пролив подвержен значительной антропогенной нагрузке и условия обитания моллюсков ухудшаются. В Эгейском море (Измир, Турция) при выращивании анадары в подвесной культуре отмечены самые низкие показатели роста моллюсков: $W_{\text{общ.}} = 0.1972 L^{3.0948}$ ($R^2 = 0.96$) [Acarli et al., 2012] (рис. 5 E). Следует отметить, что солёность воды при выращивании анадары в этом регионе изменялась от 33.4 до 43.8 ‰ и была в 2–3 раза выше, чем в Азово-Черноморском бассейне. Остальные условия обитания моллюсков были схожими с другими регионами. Можно предположить, что именно солёность в наибольшей степени влияет на размерные и весовые характеристики анадары. Так, максимальная масса моллюска (24 г) отмечена в Чёрном море при средней солёности воды 17 ‰. Анадара относится к эвригалинным моллюскам, но наиболее благоприятная среда обитания для неё – воды с умеренной солёностью.

Выводы

В результате проведённой работы впервые установлены размерно-весовые характеристики двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* – вселенца в Азовское море. Результаты представлены в виде степенных уравнений с высокими коэффициентами детерминации. Максимальный коэффициент отмечен для зависимости общей массы анадары от ширины её раковины, а минимальный – от высоты створок. При описании зависимости массы мягких тканей от линейных параметров максимальный коэффициент обнаружен для зависимости с длиной раковин, а минимальный – с шириной створок. При сравнении разных мест обитания анадары в Чёрном, Азовском и Эгейском морях отмечено, что садковое содержание моллюсков в водах с умеренной солёностью является наиболее благоприятным условием для их мак-

симального роста. Полученные результаты имеют практическое значение для развития конхиокультуры, поскольку позволяют определить массу мягких тканей анадары по линейным размерам моллюска без его предварительного вскрытия.

Благодарности

Авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику отдела аквакультуры и морской фармакологии ФИЦ ИнБЮМ, кандидату биологических наук, Пирковой Анне Васильевне за консультации.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме ФИЦ ИнБЮМ: «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» № гос. регистрации 121030300149-0.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.
- Вялова О.Ю. Ростовые, морфометрические и биохимические характеристики анадары *Anadara inaequalis* в Чёрном море (акватория Голубого Залива, ЮБК) // В сб.: Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. 2011. С. 189–192.
- Жаворонкова А.М., Брода М.А. О некоторых закономерностях линейного роста моллюска анадары (*Anadara inaequalis* Bruguière, 1789) Керченского пролива // Труды ЮгНИРО. 2017. Т. 54. С. 110–115.
- Жаворонкова А.М., Золотницкий А.П. Характеристика аллометрического роста двустворчатого моллюска анадары (*Anadara inaequalis*) Керченского пролива // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2014. № 10. С. 128–133.

- Золотарёв В.Н., Золотарёв П.Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Чёрного моря // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297. № 2. С. 501–502.
- Маринов Т.М. Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря // София: Изд-во Болгарской академии наук, 1990. 195 с.
- Пиркова А.В. Рост двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* (Bivalvia) в Чёрном море при садковом выращивании // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: Материалы VII Междунар. конф., Керчь, 20–23 июня 2012 г. Керчь: ЮгНИРО, 2012. Т. 2. С. 73–78.
- Ревков Н.К. Недавний вселенец и перспективный объект аквакультуры в Чёрном море двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): особенности развития поселений у берегов Крыма // Материалы VIII Всес. конф. по пром. беспозвоночным (Калининград, 2–5 сент. 2015 г.). Калининград, 2015. С. 254–257.
- Ревков Н.К., Щербань С.А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // Экосистемы. 2017. № 9. С. 47–56.
- Финогенова Н.Л., Данилова М.М. Пищевой спектр и масс-размерные соотношения двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* в Чёрном море // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2009. № 20. С. 279–284.
- Чикина М.В., Колочкина Г.А., Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Экология моря. 2003. № 64. С. 72–77.
- Чихачёв А.С., Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. 1994. Т. 3. С. 40–45.
- Шурова Н.М., Золотарёв В.Н. Структура популяций морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2007. № 15. С. 556–566.
- Acarli S., Lok A., Yigitkurt S. Growth and Survival of *Anadara inaequalis* (Bruguière, 1789) in Sufa Lagoon, Izmir (Turkey) // Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh. 2012. Vol. 64. P. 1–7. <https://doi.org/10.46989/001c.20623>.
- Flores L., Licandeo R. Size composition and sex ratio of *Anadara tuberculosa* and *Anadara similis* in a mangrove reserve from the northwest of Ecuador // Revista de Biología Marina y Oceanografía. 2010. Vol. 3. P. 541–546. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572010000300021>.
- Furuta H., Ohe M., Kajita A. Subunit Structure of Hemoglobins from Erythrocytes of the Blood Clam, *Anadara broughtonii* // J. Biochem. 1977. Vol. 82. No. 6. P. 1723–1730.
- 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 Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2014. Vol. 57. No. 1. P. 9–12. <https://doi.org/10.2478/travmu-2014-0001>.
- Sahin C., Emiral H., Okumus I., Gozler A.M., Kalaycu F., Hacimurtezaoglu N. The benthic exotic species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguière, 1789: Bivalve) and Rapane Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of Animal and Veterinary Advances. 2009. Vol. 8. No. 2. P. 240–245.
- Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M.E., Garcia Raso J.E., Bianchi C.N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Frogliani C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos-espla A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M.C., Streftaris N. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution // Medit. Mar. Sci. 2010. Vol. 11. No. 2. P. 381–493. <https://doi.org/10.12681/mms.87>.

SIZE AND WEIGHT CHARACTERISTICS OF THE BIVALVE MOLLUSC *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) – THE ALIEN SPECIES IN THE SEA OF AZOV

© 2023 Dikareva J.D.*, Ryabushko V.I.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russian Federation
e-mail: *dikareva.julija@rambler.ru

For the first time the research focuses on studying the size and weight characteristics of the alien species in the Sea of Azov – bivalve mollusc *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). The relationship between allometric parameters of the mollusc (size and weight) were approximated by the power function. The maximal coefficient of determination is found for the power dependence of the total weight of the anadara on the width of the shell, with minimum coefficient of determination depending on the height of the shell. The maximum coefficient of determination is obtained for the power dependence of the raw weight of soft tissues of anadara on the length of its shell, with the minimum coefficient of determination depending on the width of the shell. The ratio of dry and raw weight of soft tissues is 0.16. Under comparison of the different environmental areas of anadara in the Black, Aegean seas and the Sea of Azov, the hatchery housing of mollusks in waters with moderate salinity is found to be the most favorable condition for their maximal growth.

Key words: invader species, bivalve mollusc *Anadara kagoshimensis*, size and weight characteristics, regression equations, Sea of Azov.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *MACROSACCUS ROBINIELLA* (CLEMENS, 1859) и *OBOLODIPLOSI* *ROBINIAE* HALDEMAN, 1847 БЛИЗ г. ВОРОНЕЖА

© 2023 Ермолаев И.В.^{а, *}, Ефремова З.А.^б, Абдулхакова А.А.^с

^а Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130, Россия

^б Стейнхардт Музей Естественной истории, Тель-Авивский университет, Тель-Авив, 69978, Израиль

^с Удмуртский государственный университет, Ижевск, 426034, Россия

e-mail: *ermolaev-i@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.04.2023. После доработки 12.07.2023. Принята к публикации 08.08.2023

Впервые приводятся сведения об обнаружении *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) и *Obolodiplosis robiniae* Haldeman, 1847 (Diptera, Cecidomyiidae) на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника. Показаны некоторые особенности биологии местной популяции *M. robiniella*.

Ключевые слова: Lepidoptera, Gracillariidae, *Macrosaccus robiniella*, Diptera, Cecidomyiidae, *Obolodiplosis robiniae*.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-55-60

Введение

Робиния ложноакациевая *Robinia pseudo-acacia* Linnaeus, 1753 – североамериканское дерево из семейства Fabaceae, широко распространённое по всем континентам. В Европе растение начали выращивать в культуре с начала XVII в. [Соколов, Шипчинский, 1958]. В результате натурализации робиния широко распространилась и даже стала доминирующим растением в лесах Центральной Европы [Vítková et al., 2017]. Дерево отличается засухо- и солеустойчивостью, быстрым ростом и формированием мощной корневой системы на любых типах почвы. Возможность давать корневые отпрыски позволяет виду быстро захватывать значительные площади произрастания [Соколов, Шипчинский, 1958]. За последние пятьдесят лет на территории Европы наблюдают случайный завоз насекомых-фитофагов *R. pseudoacacia* из первичного ареала растения. Исследование формирования механизмов регуляции численности и распространения инвазионного растения трофически специализированными инвазионными видами насекомых-фитофагов представляет значительный теоретический и практический интерес.

Белоакациевая нижнесторонняя моль-пестрянка *Macrosaccus robiniella* (Clemens,

1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) была завезена в Европу с Североамериканского континента в 1983 г. Впервые моль была обнаружена в Швейцарии [Whitebread, 1990]. Дальнейшее формирование вторичного ареала минёра шло преимущественно в восточном направлении (рис. 1) В 2005 г. *M. robiniella* впервые нашли на территории РФ в г. Брянске [Мартынов, Никулина, 2016], в 2010 г. – в Краснодарском крае [Гниненко и др., 2011], в 2019 г. – по всему Предкавказью [Мартынов и др., 2020]. Особенности биологии *M. robiniella* на территории РФ изучены слабо. В Центральной Европе минёр даёт от 2 до 3 генераций [Šefrová, 2002].

Белоакациевая листовая галлица *Obolodiplosis robiniae* Haldeman, 1847 (Diptera, Cecidomyiidae) – североамериканский вид, монофаг рода *Robinia*. В 2003 г. вид попал в Италию [Duso, Skuhrava, 2003] и за двадцать лет образовал популяции во всех странах Европы [Левченко, Мартынов, 2019]. Одновременно произошло формирование азиатской части вторичного ареала галлообразователя: в 2002 г. вид был обнаружен в Японии и Южной Корее [Kodoi et al., 2003], в 2004 – в Китае [Yang et al., 2006], в 2005 – в Приморском крае РФ [Федотова и др., 2022] (рис. 2).

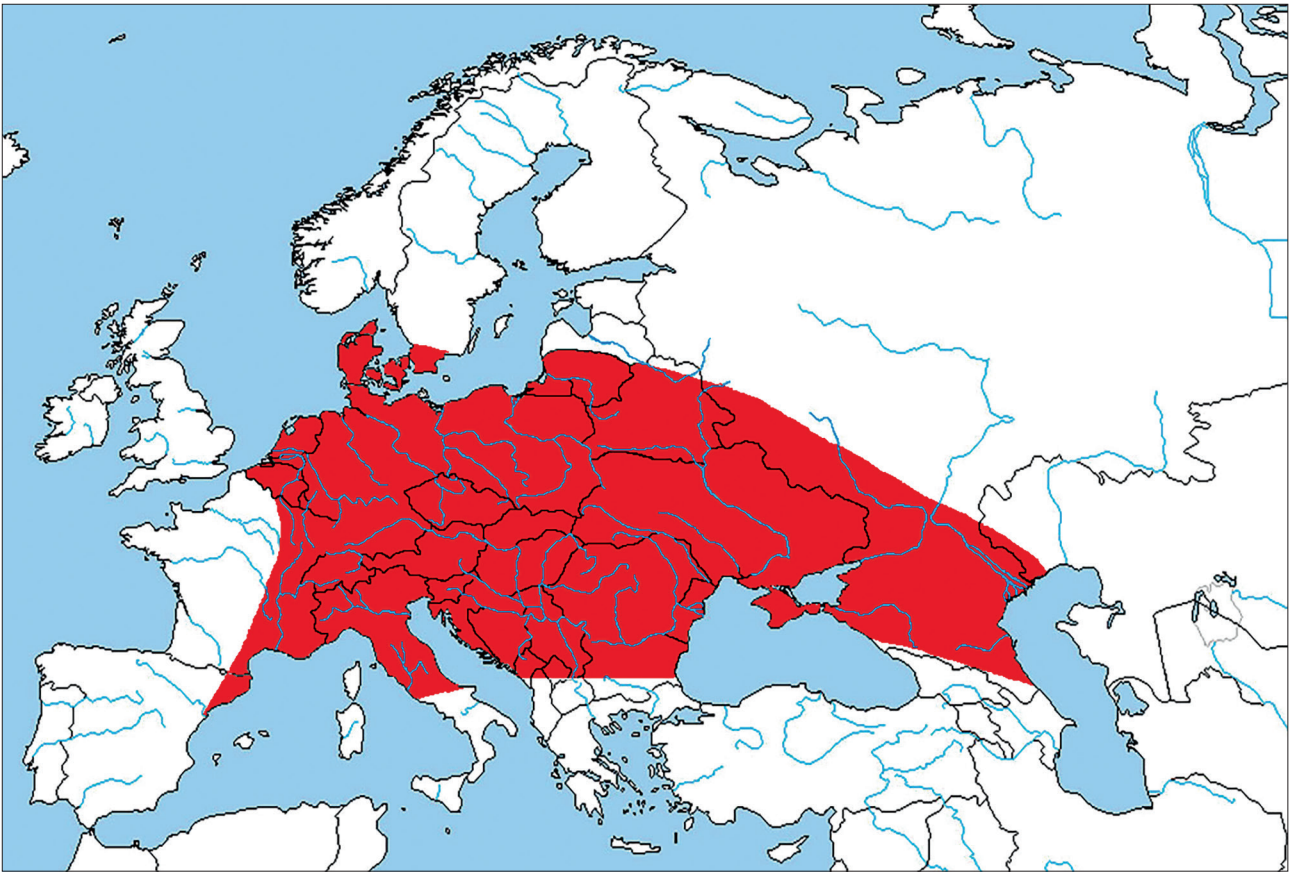


Рис. 1. Вторичный ареал белоакациевой нижнесторонней моли-пестрянки *Macrosaccus robiniella* (по данным на 2022 г.).

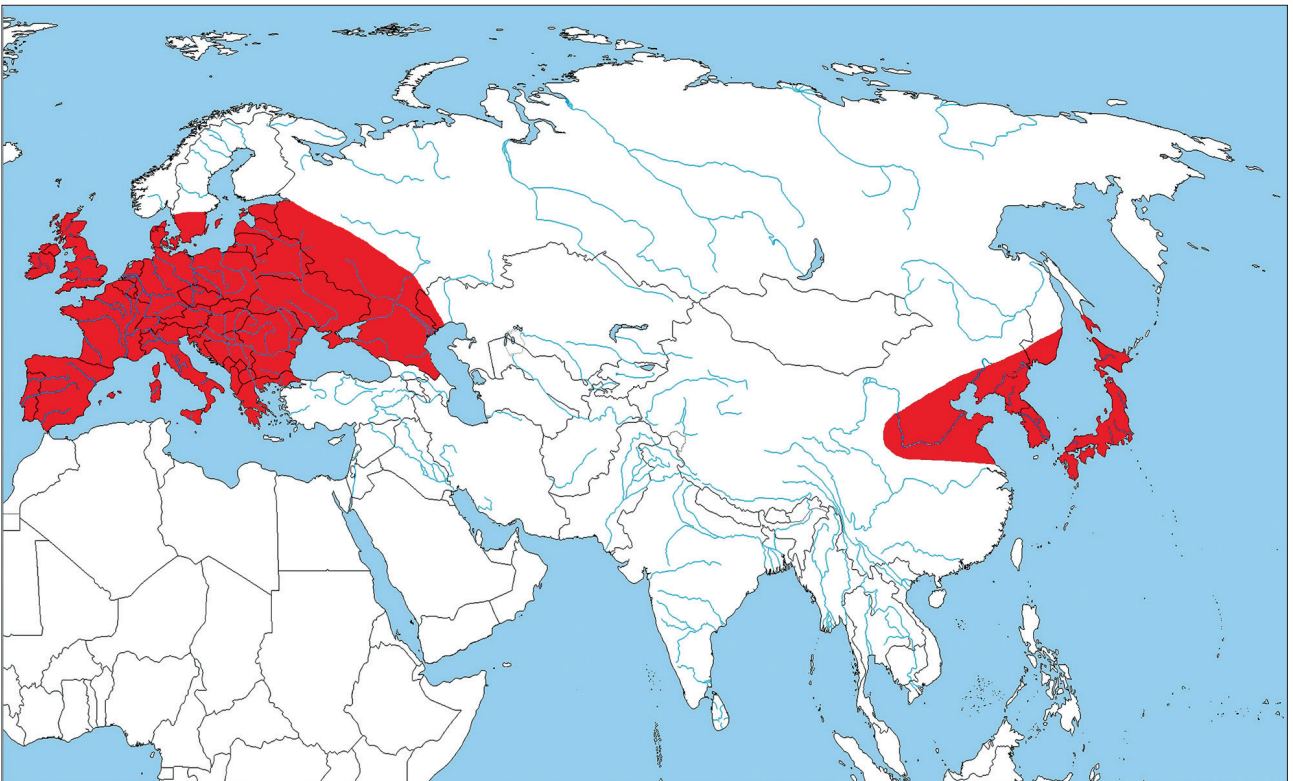


Рис. 2. Вторичный ареал белоакациевой листовой галлицы *Obolodiplosis robiniae* (по данным на 2022 г.).

На территории европейской части РФ галлица была впервые отмечена в Краснодарском крае [Гниненко, Главендекич, 2010]. На примере популяции Донбасса показано, что галлица даёт от 2 до 3 генераций [Левченко, Мартынов, 2019].

В настоящей работе приведены первые сведения о встречаемости *M. robiniella* и *O. robiniae* на территории севернее г. Воронежа, показаны некоторые особенности биологии *M. robiniella*.

Материал и методика

Исследование проведено во второй половине августа 2022 г. в парках, аллеях и центральных улицах г. Воронежа и дендропарке Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В.М. Пескова (51°88' с. ш., 39°65' в. д.).

Правильность определения *M. robiniella* подтверждена С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН), *O. robiniae* – З.А. Федотовой (Всероссийский институт защиты растений РАН).

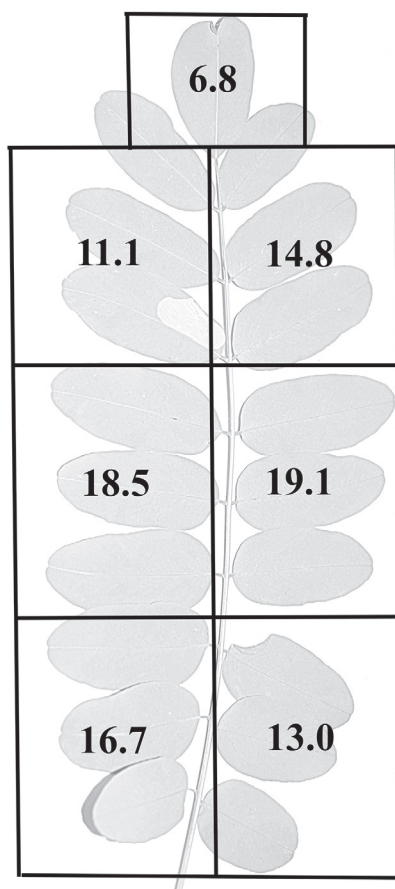


Рис. 3. Особенности распределения мин *M. robiniella* по сложному листу робинии *R. pseudoacacia*, в %.

Особенности распределения мин *M. robiniella* оценили на примере 102 сложных листьев *R. pseudoacacia*, несущих указанное повреждение. Каждый сложный лист был сфотографирован с помощью камеры Sony α65. Вследствие значительного варьирования парных листочков на сложном листе (от 6 до 12 пар) при описании распределения повреждений минёра выделяли 7 участков: верхушечный лист, верхние, средние, нижние группы левых и правых листочков (рис. 3). Площадь мины измерили с помощью программы ImageJ. Для этого были сканированы (с разрешением 300 dpi) 60 листочков с минами, содержащими коконы куколок.

Для исследования комплекса паразитоидов *M. robiniella* с 20 деревьев собрали более 50 листьев робинии с минами. Мины (80 шт.) вырезали ножницами и поместили в пластиковый бокс. Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории. Выведенные паразитоиды были определены З.А. Ефремовой.

Результаты и их обсуждение

Целенаправленные поиски *Macrosaccus robiniella* и *Obolodiplosis robiniae*, проведённые нами во второй половине августа 2022 г. в зелёных насаждениях г. Воронежа, показали отсутствие этих инвазионных видов в городе. Несмотря на это оба вида были обнаружены северо-восточнее Воронежа в дендропарке Воронежского государственного природного биосферного заповедника. Повреждённость (количество листьев, несущих определённый тип повреждения от их общего количества) робинии минёром *Macrosaccus robiniella* составила около 5%, повреждённость галлообразователем *O. robiniae* – менее 1% листьев. Повреждений других филофагов отмечено не было. Поскольку плотность *O. robiniae* была крайне низкой, удалось изучить только популяцию *M. robiniella*.

Плотность заселения робинии 1 мина на сложный лист была отмечена в 58.5% случаев, плотность в 2, 3, 4 и 5 мин на сложный лист – 26.4, 11.3, 2.8, 1.0%, соответственно. При этом минёр предпочитал листочки со средней части сложного листа (рис. 3). Средняя площадь мины составила $141.6 \pm 5.1 \text{ мм}^2$ ($14.2 \pm 0.8\%$ от

листочка). Общую мину формируют до трёх гусениц. Интересно, что в более южных популяциях *M. robiniella* количество гусениц в одной мине может достигать 7–8 шт. [Антюхова, Мешкова, 2011]. Среднее количество гусениц в мине для воронежской популяции было 1.5 ± 0.1 шт. Таким образом, каждая гусеница выедает в среднем 98.2 ± 2.9 мм².

В условиях полевой лаборатории выход молей осенней генерации *M. robiniella* происходил с 23 августа по 3 сентября 2022 г. (с максимумом 29 августа), а паразитоидов – с 28 августа по 7 сентября (с максимумом 29–30 сентября). Выживаемость минёра составила 82.5%. Общая смертность была 17.5%. При этом смертность от неизвестных причин составила лишь 2.5%, а от паразитоидов – 15%.

Комплекс паразитоидов воронежской популяции *M. robiniella* включал три вида наездников: *Pnigalio agraulis* (Walker, 1839), *Pediobius saulius* (Walker, 1839), *Minotetrastichus frontalis* Nees, 1834 (Eulophidae). Доминировал *M. frontalis*. Кроме того, был выведен одиночный представитель рода *Chrysocharis* Foerster, 1856 (Eulophidae). Все выявленные виды паразитоидов являются полифагами, перешедшими на питание *M. robiniella* с других видов аборигенных минирующих насекомых.

Pnigalio agraulis – первичный эктопаразитоид личинок и куколок насекомых-минёров [Bouček, Askew, 1968]. Вид атакует *M. robiniella* в Швейцарии [Girardo et al., 2007], Италии [Hellrigl, 2001], Сербии [Stojanović, Marković, 2005] и России [Гниненко и др., 2014].

Pediobius saulius – первичный, реже вторичный одиночный эндопаразитоид личинок и куколок насекомых-минёров [Bouček, Askew, 1968]. В качестве паразитоида *M. robiniella* был отмечен ранее в Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016], Сербии [Stojanović, Marković, 2005], Италии [Gibogini et al., 1996], Венгрии [Melika et al., 2006], Румынии [Fodor, Hâruga, 2009] и России [Гниненко и др., 2014].

Minotetrastichus frontalis – гregarный личиночно-кукольный эктопаразитоид [Yefremova, Mishchenko, 2012]. Вид успешно паразитирует на *M. robiniella* в Швейцарии

[Girardo et al., 2007], Чехии [Girardo et al., 2007], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016], Италии [Hellrigl, 2001], Хорватии [Matošević, Melika, 2012], Сербии [Stojanović, Marković, 2005], Венгрии [Melika et al., 2006], Румынии [Ureche, 2006] и России [Гниненко и др., 2014].

Результаты обследования Воронежского государственного природного биосферного заповедника свидетельствуют о начальном этапе формирования местных популяций *M. robiniella* и *O. robiniae* на этой территории и необходимости ведения дальнейшего мониторинга за их состоянием.

Благодарности

Выражаем благодарность С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН) и З.А. Федотовой (Всероссийский институт защиты растений РАН) за проверку правильности определения видовой принадлежности видов.

Финансирование работы

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств авторов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них 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 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

Аимбетова С.И., Ермолаев И.В. Паразитоиды четырёх инвазионных видов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) г. Братиславы // Вестник Удмуртского

- университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26, вып. 1. С. 105–111.
- Антохова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративных древесно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь, 2011. 204 с.
- Гниненко Ю.И., Главендекич М. Рекомендации по выявлению белоакациевой листовой галлицы *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera, Cecidomyiidae). Пушкино: Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, 2010. 23 с.
- Гниненко Ю.И., Костюков В.В., Кошелева О.В. Новые инвазионные насекомые в лесах и озеленительных посадках Краснодарского края // Защита и карантин растений. 2011. № 4. С. 49–50.
- Гниненко Ю.И., Костюков В.В., Кошелева О.В., Щербачков Н.А., Наконечная И.В., Гунашева З.М. Паразиты белоакациевой паректопы (*Parectopa robinella* Clemens) и белоакациевой моли-пестрянки (*Phyllonorycter robinella* Clemens) в России // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы междунар. научно-практич. конф. «Инновационные технологии применения биологических средств защиты растений в производстве органической сельскохозяйственной продукции». 16–18 сентября 2014 г., Краснодар. Вып. 8. Краснодар, 2014. С. 126–132.
- Левченко И.С., Мартынов В.В. К изучению биологии белоакациевой листовой галлицы *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman, 1847) (Diptera: Cecidomyiidae) в Донбассе // Промышленная ботаника. 2019. Вып. 19. № 3. С. 98–109.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12 (1). С. 41–51.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2. № 2. С. 99–122.
- Соколов С.Я., Шипчинский, Н.В. Робиния – *Robinia L.* // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Покрытосеменные. Семейства Бобовые – Гранатовые. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 147–152.
- Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Гасангаджиева А.Г. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) Дагестана: фауна, биология и распространение // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17. № 3. С. 35–53.
- Bouček Z., Askew R.R. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris. 1968. 260 p.
- Duso C., Skuhrava M. First record of *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera, Cecidomyiidae) galling leaves of *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae) in Italy and Europe // Frustula Entomologica. 2003. Vol. 25 (38). P. 117–122.
- Fodor E., Hăruța O. Niche partition of two invasive insect species, *Parectopa robinella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and *Phyllonorycter robinella* (Clem.) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Research Journal of Agricultural Science. 2009. Vol. 41 (2). P. 261–269.
- Gibogini B., Alma A., Arzone A. Ricerche bio-etologiche su imenotteri della biocenosi di *Phyllonorycter robinellus* (Clemens) (Lepidoptera Gracillariidae) // Bollettino di Zoologia agraria e Bachicoltura. 1996. Vol. 28 (1). P. 13–22.
- 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.
- Hellrigl K. Neue Erkenntnisse und Untersuchungen über die Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Gredleriana – Naturmuseum Südtirol. 2001. Bd. 1. S. 9–81.
- Kodoi F., Lee H.-S., Yukawa J. Occurrence of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in Japan and South Korea // Esakia. 2003. Vol. 43. P. 35–41.
- Melika G., Pénez Z., Miko I., Csóka G., Hirka A., Bechtold M. Two invading black locust leaf miners, *Parectopa robinella* and *Phyllonorycter robinella* and their parasitoid assemblages in Hungary // Biotic damage in forests. Proceedings of the IUFRO (WP 7.03.10) Symposium held in Mátrafüred. (Hungary, September 12–16, 2004). 2006. P. 144–156.
- Matošević D., Melika G. Raznolikost parazitoidskih kompleksa domaćih i stranih vrsta lisnih minera u Hrvatskoj // Šumarski list. 2012. Vol. 7–8. S. 367–376.
- Šefrová H. *Phyllonorycter robinella* (Clemens, 1859) – egg, larva, bionomics and its spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2002. Vol. 50 (3). P. 7–12.
- Stojanović A., Marković Č. Parasitoid complex of *Phyllonorycter robinella* (Clemens, 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia // Journal of Pest Science. 2005. Vol. 78. P. 109–114.
- Ureche C. Invasive leaf miner insects in Romania // Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe. IUFRO Working Party 7.03.10. (Gmunden, Austria. 11–14 September 2006). 2006. P. 259–262.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: a story of an invasive tree in Central Europe // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 384. P. 287–302.
- Whitebread S.E. *Phyllonorycter robinella* (Clemens, 1859) in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Nota Lepidopterologica. 1990. Vol. 12 (4). P. 344–353.
- Yang Z.Q., Qiao X.R., Bu W.J., Yao Y.X., Xiao Y., Han Y.S. First discovery of an important invasive insect pest, *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in China // Acta Entomologica Sinica. 2006. Vol. 49 (6). P. 1050–1053.
- Yefremova Z., Mishchenko A. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. 2012. Vol. 46. P. 1283–1305.

THE FIRST FINDING OF *MACROSACCUS ROBINIELLA* (CLEMENS, 1859) and *OBOLODIPLOSIS ROBINIAE* HALDEMAN, 1847 NEAR VORONEZH

© 2023 Ermolaev I.V.^{a,*}, Yefremova Z.A.^b, Abdulkhakova A.A.^c

^a Botanic Garden Institute, Ural Branch of the RAS, Yekaterinburg, 620130, Russia

^b The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Tel Aviv, 69978, Israel

^c Udmurt State University, Izhevsk, 426034, Russia

e-mail: *ermolaev-i@yandex.ru

The data about finding of *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) and *Obolodiplosis robiniae* Haldeman, 1847 (Diptera, Cecidomyiidae) in Voronezhsky State Nature Biosphere reserve are given for the first time. Some features of the biology of the local population of *M. robiniella* are shown.

Key words: Lepidoptera, Gracillariidae, *Macrosaccus robiniella*, Diptera, Cecidomyiidae, *Obolodiplosis robiniae*.

НАХОДКИ *LEPAS ANATIFERA* LINNAEUS, 1758 (CIRRIPEDIA, SCALPELLOMORPHA) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2023 Захаров Д.В.^{a, *}, Стрелкова Н.А.^{b, **}

^a Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034, Россия

^b Полярный филиал ФГБНУ ВНИРО (ПИНРО им. Н.М. Книповича), Мурманск, 183038, Россия
e-mail: *zakharden@yandex.ru; **n_anisim@pinro.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023. После доработки 12.07.2023. Принята к публикации 08.08.2023

В статье представлена информация о находках усонного рака *Lepas anatifera* Linnaeus, 1758 в Баренцевом море. Приведены сведения о месте и условиях поимки, фотографии и краткая биологическая характеристика пойманных экземпляров. Рассмотрены причины появления данного вида в Баренцевом море.

Ключевые слова: усонogie раки, *Lepas anatifera*, Баренцево море, Арктика, потепление, Нордкапское течение, Северо-Атлантическое течение.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-61-69

Введение

Со времени опубликования последней ре-визии свободноживущих беспозвоночных Северного Ледовитого Океана [List of species..., 2001] в Баренцевом море зарегистрировано появление нескольких десятков новых для этого региона животных [Захаров и др., 2016; Захаров, Йоргенсен, 2017; и др.]. Практически все эти виды широко распространены у берегов Норвегии [Brattegard, Holthe, 1997; Brattegard, 2011], и их появление восточнее, в Баренцевом море, является результатом увеличения теплосодержания вод Нордкапского течения, наблюдающегося с конца 1980-х гг. [Voitsov et al., 2012; Трофимов и др., 2018; Трофимов, 2021].

Обнаружение тропического по происхождению космополита *Lepas anatifera* Linnaeus, 1758 (Cirripedia – усонogie раки: Scalpellomorpha – морские уточки) у берегов Норвегии – не редкость; известны единичные находки этого усонного рака в юго-западной части Баренцева моря и в водах Западного Шпицбергена [Колбасов, 2009]. Однако в последние годы обнаружение этого тепловодного вида в нехарактерных для него водах Норвежского и Баренцева морей возросло многократно, особенно у южных берегов Норвегии [GBIF, 2023].

L. anatifera является агрессивным обрастателем искусственных субстратов и видом, чужеродным для морей Северной Атлантики [OSPAR, 2000]. Массовые поселения лепасов на корпусах судов, навигационных буйах и других гидротехнических сооружениях создают помехи в работе оборудования, ухудшают обтекаемость объектов и требуют затрат на очистку; с аборигенными видами они могут вступать в конкуренцию за пищу и жизненное пространство. Таким образом, расширение ареала этого вида в Баренцевом море может представлять не только биогеографический интерес, но и практическое значение. Цель работы – проанализировать весь доступный материал о находках *Lepas anatifera* в Баренцевом море и сопредельных водах с позиции влияния климатических флюктуаций на его распространение

Материал и методы

Материал для данного исследования был собран в сентябре 2019 г. в бухте Оскара губы Зеленецкой во время работы с причальным оборудованием. Информация о нахождении вида в Териберской губе была получена из интернет-источника и уточнена опросом авторов фотографий. Кроме этого, была использована информация об экземплярах *L. anatifera*, собранных в Баренцево море и хранящихся

в коллекции ЗИН РАН (Зоологический институт Российской Академии Наук), а также изучена доступная научная литература и база биоразнообразия GBIF (Global Biodiversity Information Facility) [2023].

Результаты

Класс Thecostraca Gruvel, 1905

Подкласс Cirripedia Burmeister, 1834

Отряд Scalpellomorpha Buckeridge & Newman, 2006

Семейство Lepadidae Darwin, 1852

Lepas (Lepas) anatifera Linnaeus, 1758

Главной характеристикой внешнего вида *L. anatifera* является наличие мясистого стебелька и капитулюма (головки), в котором заключены тело и конечности ракообразного. Размер капитулюма достигает 5 см, а стебелька до нескольких десятков сантиметров. Капитулюмом покрыт пятью глянцево-белыми известковыми пластинами со слабой ради-

Таблица 1. Находки *L. anatifera* у берегов северной Норвегии, в Баренцевом море и сопредельных водах

Район	Год	Координаты (с. ш.; в. д.)	Количество экз.	Обнаружение	Источник информации
Архипелаг Шпицберген, зал. Ломфьорд	1898	79°33'; 18°05'	–	на плавнике	Weltner, 1900
Северная Норвегия, о. Тромсё	1900	69°39'; 18°58'	2	–	GBIF, 2023
Кольский п-ов бух. Порт-Владимир	1900	–	1	литораль, выбросы	Каталог ЗИН РАН
Кольский п-ов Кильдинский пролив	1910	–	1	литораль, выбросы	Каталог ЗИН РАН
Кольский п-ов о. Кильдин	1920	–	–	литораль, выбросы	Дерюгин, 1924
Кольский п-ов, в р-не пос. Дальние Зеленцы	2000	–	–	литораль, выбросы	Личное сообщение Герасимова М.В.
Кольский п-ов Устье р. Рында	2015	68°55,2'; 36°49.8'	>10	литораль, выбросы	Фотографии находки Киреевой Е.А.
Северная Норвегия, у деревни Тонсвик	2016	69°45'; 19°10.4'	–	литораль, выбросы	GBIF, 2023
Архипелаг Шпицберген о. Земля Принца Карла	2017	78°36.941'; 10°51.570' 78°43.906'; 10°37.241' 78°53.687'; 10°27.854'	>10	литораль, выбросы	Węślawski, Kotwicki, 2018
Кольский п-ов, губа Зеленецкая	2019	69°07.1'; 36°04'	7	обрастания, 1 м	Сборы местных жителей
Северная Норвегия, о. Сандоуа	2020	70°02.9'; 18°33.9'	>10	литораль, выбросы	GBIF, 2023
Северная Норвегия, Лофотенские острова, о. Москенесёй	2020	68°05.9'; 13°8.6'	–	литораль, выбросы	GBIF, 2023
Северная Норвегия, о. Аннёйа	2021	69°14.0'; 16°06.9'	–	литораль, выбросы	GBIF, 2023
П-ов Нордкин, Тана-фьорд	2021	70°34.1'; 28°07.0'	>10	литораль, выбросы	GBIF, 2023
Северная Норвегия, Фракк-фьорд	2022	70°14.3'; 21°25.8'	10	литораль, выбросы	GBIF, 2023
Кольский п-ов, губа Териберская	2022	69°12.3'; 35°05.0'	>100	литораль, выбросы	Фотография из интернет источника

альной исчерченностью и заметными линиями роста – парные тергум и скutum и непарная карина. Стебелёк гибкий, покрыт жёсткой кутикулой и не имеет пластин; крепление к предметам происходит за счёт вещества, выделяемого железами стебелька [Зевина, 1982; Pfeiffer, Lowe, 1989; Anderson, 1994].

L. anatifera является космополитом, широко распространённым в тропических и умеренных водах. Считается пелагическим видом, в основном поселяющимся на плавающих предметах: древесине (плавник), водорослях, антропогенном мусоре (рыболовные сети, снасти, пластик); часто обрастает днища судов, плавучие и стационарные платформы, буи; встречается в качестве эпibiонта китообразных, морских черепах и крупных рыб (например, рыба-луна), зарегистрирован случай нахождения на теле крокодила [Roletto, Syoc, 1986; Barreiros, Teves, 2005; Cupul-Magaña *et al.*, 2011]. По литературным данным, отмечен в диапазоне температур 0–29 °C на глубине 0–75 м (преимущественно в поверхностном слое 0–3 м) [Звягинцев и др., 2012]. Наиболее обильно вид представлен в тропических и субтропических водах при температуре 18–20 °C [Patel, 1959].

Регистрации *L. anatifera* в Баренцевом море и прилегающих водах немногочисленны; в таблице 1 приведены основные сведения об этих находках, а на рисунке 1 – точки обнаружения.

Первая находка *L. anatifera* в водах, прилегающих к Баренцеву морю, датируется 1898 г. и была сделана во время немецкой арктической экспедиции на судне «Helgoland» [Weltner, 1900]. Вид единожды был отмечен в заливе Ломфьорд (англ. The Loon Fjord, норв. Lomfjorden) у о. Фут (англ. Foot Island, норв. Foottøya) на плавнике. Эта находка в дальнейшем ошибочно позволила считать данный вид, обитающим в Арктике [Мавродиadi, 1911].

Следующая находка была сделана в водах Западного Мурмана в бухте Порт-Владимир (ранее бухта Еретики) в 1900 г. Мурманской научно-промысловой экспедицией. В августе 1910 г. Л.С. Берг обнаружил *L. anatifera* на куске плавника на мурманском побережье в Кильдинском проливе. Эти две находки в

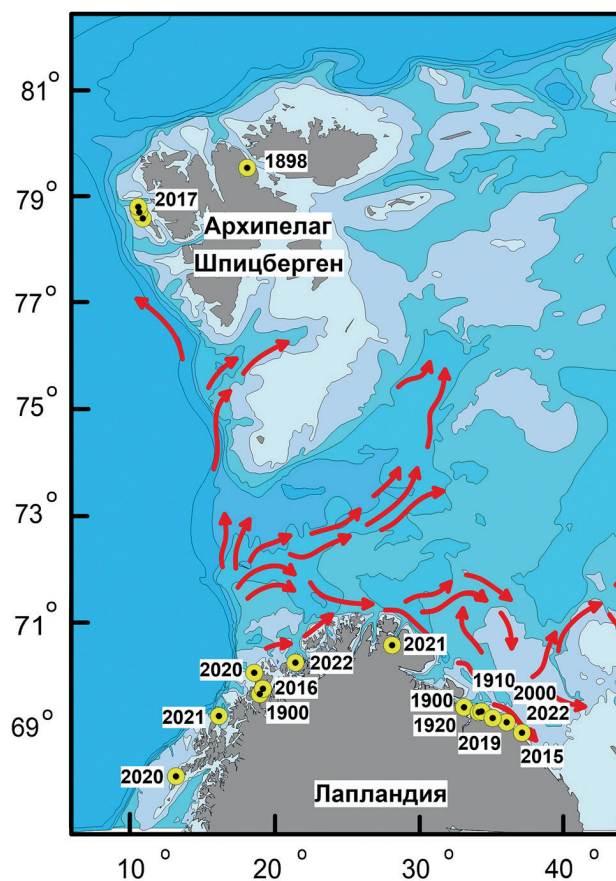


Рис. 1. Места и годы регистрации *L. anatifera* у берегов северной Норвегии, в Баренцевом море и сопредельных водах. Красными стрелками обозначены основные придонные ветви Нордкапского течения [Танцюра, 1973].

настоящее время хранятся в коллекции ЗИН РАН.

К.М. Дерюгин в своём отчёте о работе Мурманской биологической станции упоминает находку *L. anatifera* Стрельниковым И.Д. в июле 1920 г. на куске плавучего бревна на о. Кильдин [Дерюгин, 1924].

4–9 августа 2017 г. *L. anatifera* был отмечен в районе архипелага Шпицберген на о. Земля Принца Карла в основном на пластиковом мусоре [Węślawski, Kotwicki, 2018]. В указанной работе данная находка ошибочно обозначена как первая регистрация вида в районе архипелага Шпицберген.

Согласно устному сообщению сотрудницы Мурманского морского биологического института КФ РАН М.В. Герасимовой, пустая пластиковая канистра с прикрепленными к ней несколькими мёртвыми экземплярами морских уток была обнаружена на литорали в районе пос. Дальние Зеленцы в 2000 г.



Рис. 2. Внешний вид *L. anatifera*, обнаруженных в бухте Оскара губы Зеленецкой осенью 2019 г. А – собранные экземпляры после заморозки, В – экземпляры, поступившие на идентификацию и хранение в ПИНРО и ЗИН РАН (нумерация как в табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические характеристики *L. anatifera*, собранных в губе Зеленецкой Баренцева моря в 2019 г.

№ п/п	Высота капитулума, мм	Ширина капитулума, мм	Длина стебелька, мм	Масса*, г
1	43.39	27.86	43.56	4.605
2	43.57	27.74	45.44	4.873
3	42.55	26.15	47.42	2.91
4	18.86	14.58	19.58	0.627

* Масса особей после 39 месяцев заморозки при температуре минус 10–20 °С.

16 августа 2015 г. в районе устья р. Рында была отмечена самая восточная находка, как и в большинстве случаев это был штормовой выброс пластикового ящика с осевшими на нём животными.

Осенью 2019 г. в бухте Оскара губы Зеленецкой живые морские уточки были обнаружены местными жителями среди обрастания троса швартовочного буя на глубине порядка одного метра от поверхности и сохранены в морозильной камере бытового холодильника (рис. 2 А). Позднее четыре экземпляра (рис. 2 В, табл. 2) были переданы в Полярный филиал ФГБНУ ВНИРО (ПИНРО, г. Мурманска) для идентификации, а затем – в ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург) для хранения и каталогизации.

В июле 2021 г. во фьорде Тана на севере Норвегии на пластиковом ящике, выброшенном на литораль, было отмечено более 10 особей этого усонного рака [GBIF, 2023].

В сентябре 2022 г. в губе Териберской на литорали были найдены полностью обросшие морскими уточками куски антропогенного мусора, по всей видимости имеющие положительную плавучесть [Группа Мур-

манск ВК, 2023]. Количество найденных экземпляров насчитывало сотни особей, а масса несколько килограммов.

Обсуждение

Обращает на себя внимание, что находки *L. anatifera* в Баренцевом море в основном приходятся на два периода – до 1920 г. и после 2000 г. Примечателен тот факт, что в самый расцвет советских исследований в Арктике представители этого вида ни разу не отмечались в прибрежной зоне Кольского п-ова (даже в районе базирования Мурманского морского биологического института в пос. Дальние Зеленцы на Восточном Мурмане). В прибрежных водах Норвегии севернее Лофотенских островов находки также приходятся на эти два периода. Однако, южнее 64° с. ш., согласно опубликованным данным научных коллекций [GBIF, 2023], находки *L. anatifera* у берегов Норвегии – обычны и многочисленны. Только в 2020–2022 гг. там отмечено около 22 находок, подтверждённых научными сотрудниками Бергенского института морских исследований.

Из всех описанных выше случаев обнаружения *L. anatifera* в прибрежных водах Баренцево-морского региона особый интерес представляет находка в губе Зеленецкой Восточного Мурмана в 2019 г., поскольку это единственный задокументированный в Баренцевом море случай обнаружения живых особей не на дрейфующих предметах или в литоральных выбросах, а в составе обрастания стационарного объекта. Это означает, что обнаруженные взрослые особи появились в составе обрастания в результате оседания живых личинок, проникших в этот район с водами прибрежной ветви Нордкапского течения.

До 2019 г. ближайшее к Баренцеву морю место оседания личинок *L. anatifera* на искусственный стационарный объект было зарегистрировано в Северном море (56°52.40' с. ш., 02°05.12' в. д.). В сентябре 1981 г. на поверхности заякоренного буя (очищенного от обрастаний и установленного на якорь в феврале того же года) были обнаружены две взрослые особи этого вида [Sneli, 1983]. В этой же работе приводится ссылка на устное сообщение об аналогичной находке в районе Фарерских и Шетландских островов («Faeroe-Shetland area»).

Из представителей рода *Lepas* фауны Мирового океана *L. anatifera* обладает наибольшей эвритермностью и наиболее широким распространением [Зевина, 1982]. Однако, несмотря на широкий диапазон температур, переносимых взрослыми особями (от 0 до 29 °С), эффективное размножение происходит только в узких пределах от 19 до 25 °С [Patel, 1959]. В связи с этим считается, что несмотря на частую встречаемость живых дрейфующих колоний, у берегов Норвегии *L. anatifera* не размножается [Broch, 1924; Nilsson-Cantell, 1978; Зевина, 1982]. По данным Байнбриджа и Раскелла [Bainbridge, Roskell, 1966], размножение этого вида в северо-восточной части Атлантики происходит южнее 49° с. ш., откуда личинки течениями переносятся на север, образуя стерильную зону расселения [Зевина, 1982]. Таким образом, все случаи регистрации взрослых особей в составе обрастаний прикреплённых объектов в Северном море (сезонный диапазон температур

поверхности моря составляет порядка 6–15 °С), у берегов Фарерских и Шетландских островов и, тем более, Кольского п-ова стали результатом проникновения планктонных личинок из южнее расположенных областей эффективного размножения.

L. anatifera, как и большинство усоногих раков, является гермафродитом с внутренним преимущественно перекрёстным оплодотворением. Оплодотворённые яйцеклетки развиваются во внутренней полости капитулюма. При благоприятных для размножения температурах через неделю из оплодотворённых яиц формируется свободноплавающая планктотрофная личинка науплиус, планктонный период развития которой может занимать до двух месяцев. По окончании шести стадий метаморфоза науплиус прекращает питаться и превращается в циприсовидную личинку, основной функцией которой является поиск подходящего субстрата для оседания и прикрепления. Циприсовидные личинки, имеющие богатый запас липидов, могут длительно дрейфовать по ходу океанических течений до тех пор, пока не встретят подходящий субстрат для оседания [Anderson, 1994]. Таким образом, не только «сёрфинг», но и длительность планктонной расселительной стадии может быть причиной того, что *L. anatifera* является наиболее широко распространённым из всех пелагических видов усоногих ракообразных [Зевина, 1982].

Для тропических представителей рода *Lepas* характерны исключительно высокая скорость роста и полового созревания. В тропических и субтропических водах *L. anatifera* достигает половой зрелости, при размере капитулюма около 2.5 см в поперечнике; это происходит приблизительно через месяц после оседания личинки при температуре воды около 25 °С, и приблизительно через четыре месяца при температуре от 10 до 18 °С [Anderson, 1994]. У берегов восточной Австралии скорость роста близкого вида *L. anserifera* при температуре воды 20–23 °С может составлять от 1 до 1.45 мм длины капитулюма в день [Mesaglio et al., 2021]. *L. anatifera*, наблюдавшиеся в течение 30 дней после оседания на корпусе яхты, совершавшей плавание в водах Южной Африки при

температуре воды 24–26 °С, имели скорость роста порядка 0.2–0.3 мм в день [Evans, 1958]. Сопоставление размеров взрослых особей *L. anatifera*, собранных в Северном море, с предположительными сроками оседания личинок показало, что их скорость роста (при сезонном диапазоне температур в месте обнаружения приблизительно 6–15 °С) может составлять от 0.185 до 0.27 мм в день [Sneli, 1983], что почти сопоставимо с предыдущими данными.

Особь из Северного моря, размер одной из которых составлял 73 мм (длина капитулюма – 40 мм и ножки – 33 мм), были обнаружены через 7 месяцев после постановки на якорь буя, предварительно очищенного от обрастаний. В зависимости от времени оседания циприд, возраст этих особей мог быть от 5 до 7 месяцев [Sneli, 1983]. С учётом более крупных размеров (см. табл. 2), и более низких температур в месте обнаружения (сезонный диапазон поверхностной температуры – порядка 2–10 °С), можно предположить, что возраст особей, обнаруженных в губе Зеленецкой, составляет не менее одного года, что предполагает их успешное выживание в условиях низких зимних температур (порядка 2–3 °С). Об этом свидетельствует и весьма обильное обрастание гидроидными полипами кутикулы проксимальной части ножки у крупных особей (особи № 1, 2, 3 на рис. 2 А) и пластинок капитулюма у мелкой особи (особь № 4 на рис. 2 А). К сожалению, более точно определить время оседания личинок не представляется возможным, так как не известно, как часто очищался от обрастаний канат, на котором были обнаружены живые лепасы.

Многолетние наблюдения ПИНРО свидетельствуют о том, что с начала 1980-х гг. в Баренцевом море на фоне увеличения штормовой активности отмечается выраженная тенденция на потепление, а с начала 2000 г. – устойчивый тёплый период. 2016 г. является рекордно тёплым за весь период наблюдений в Баренцевом море с 1900 г. Среднегодовые значения температуры поверхности моря превысили среднемноголетнюю норму на 1.5 °С в западной, и на 1.8 °С – в восточной части моря. [Трофимов, 2021]. В летний пери-

од 2016 г. в губе Зеленецкой зарегистрирован рекордный прогрев поверхностных вод до 13.5 °С при среднемноголетних показателях летнего максимума порядка 8–10 °С [Воронков, Уралов, Черновская, 1948; Жизнь и условия..., 1985].

Сдвигу на север эффективной зоны размножения и появлению у берегов Восточного Мурмана жизнеспособных личинок *L. anatifera* также могли способствовать аномально высокие летние температуры, отмечавшиеся в Европе в 2018–2019 гг., когда рекордно высокие температуры наблюдались даже за полярным кругом [Cheng et al., 2020; Gillian et al., 2020].

Таким образом, проникновение личинок и формирование стационарных поселений *L. anatifera* в водах Восточного Мурмана наиболее вероятны в период 2016–2018 гг. Температурные условия современного тёплого периода обеспечивают успешный рост и жизнедеятельность взрослых особей, однако исключают их половое созревание и эффективное размножение.

С 2016 г., несмотря на сохранение тёплых, малоледных и штормовых условий, в Баренцевом море отмечается тенденция на понижение его теплового состояния: происходит снижение температуры воздушных и водных масс, а также сокращение площади, занятой атлантическими водами, тогда как ледовитость моря и площади, занятые арктическими и холодными придонными водами, увеличиваются [Трофимов, 2021]. Данная тенденция не даёт основания предполагать дальнейшего формирования постоянных поселений *L. anatifera* в современных условиях Восточного Мурмана. Так, опрос сотрудников Мурманского морского биологического института не выявил в губе Зеленецкой достоверного наличия стационарных поселений этого вида на плавучих конструкциях фермы для выращивания ламинариевых водорослей, ежегодно подвергающихся водолазному обследованию.

Заключение

Дрейфующие колонии взрослых особей *L. anatifera* эпизодически отмечались в Ба-

ренцевом море с 1898 по 1921 г., дальнейшая информация о встречаемости этого вида отсутствует в научной литературе вплоть до 2017 г. В последние годы резко увеличилось количество регистраций по всему побережью Норвегии, однако, в южной Норвегии он отмечается в 3 раза чаще, чем на севере.

Скорее всего проникновение *L. anatifera* в воды Баренцева моря может происходить разными путями – в район архипелага Шпицберген проникают уже взрослые особи, прикрепленные к различным плавающим предметам, в то время как в прибрежной зоне Норвегии и Кольского п-ова возможно расселение за счёт оседания планктонных личинок. Размножение данного вида в водах Баренцева моря маловероятно, однако находки личинок и формирование стерильных колоний возможно в прогреваемых прибрежных районах в особо жаркие годы.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность Т.Б. Никитиной и Е.А. Киреевой за сохранение и передачу для исследования материала, собранного в губе Зеленецкой, а также сотрудникам Мурманского морского биологического института Д.Н. Широколову, М.В. Макарову и И.В. Рыжик за ценную информацию о текущей гидрологической обстановке и состоянии прибрежных сообществ в губе Зеленецкой. Авторы благодарны рецензентам В.А. Мокиевскому и П.А. Любину за положительную оценку нашей работы.

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» №076-00004-23-00 и Госзадания ЗИН РАН №122031100275-4.

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

- Воронков П.П., Уралов Н.С., Черновская Е.Н. Основные черты гидрохимического режима прибрежной зоны Баренцева моря в районе Центрального Мурмана // Труды Мурманской Биологической станции. Т. 1. 1948. С. 33–101.
- Группа Мурманск ВК, 2023 // (https://vk.com/i.murmansk?w=wall-45728473_1892312). Проверено 28.03.2023.
- Дерюгин К.М. К фауне Кольского залива: работы на Мурманской Биологической станции в 1921 г. Санкт-Петербург. 1924. 16 с.
- Жизнь и условия её существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: ММБИ КФ АН СССР, 1985. 218 с.
- Захаров Д.В., Анисимова Н.А., Степаненко А.М. Первая находка морской звезды *Porania pulvillus* (O.F. Müller, 1776) в российской части Арктики // Российский журнал биологических инвазий. Вып. 3. 2016. С. 23–27.
- Захаров Д.В., Йоргенсен Л.Л. Новые виды брюхоногих моллюсков (Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных водах / Российский журнал биологических инвазий. 2017. Вып. 2. С. 38–45.
- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Бегун А.А., Городков А.Н. Чужеродные виды в Дальневосточном морском государственном природном биосферном заповеднике // Известия ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 60–81.
- Зевина Г.Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Часть II. Л.: Наука, 1982. 223 с.
- Колбасов Г.А. Подкласс Cirripedia Усоногие ракообразные // Иллюстрированные определители свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики / Ред. Б.И. Сиренко. М.: КМК, 2009. Т. 1. С. 149–171.
- Мавродиadi П.А. Наблюдения над птицами, усоногими раками и грегаридами Мурманского моря. Отчёт о командировке летом 1910 г. на Мурманскую биологическую станцию. Варшава, 1911. 44 с.
- Танцюра А.И. Сезонные изменения течений Баренцева моря // Труды ПИНРО. Мурманск: Книжное изд-во, 1973. Т. 34. С. 108–112.
- Трофимов А.Г. Современные тенденции изменения океанографических условий Баренцева моря // ТРУДЫ ВНИРО. 2021. Т. 186. № 4. С. 101–118.
- Трофимов А.Г., Карсаков А.Л., Ившин В.А. Изменения климата в Баренцевом море на протяжении последнего полувека // Труды ВНИРО. 2018. Т. 173. С. 79–91.
- Anderson D. Barnacles: Structure, Function, Development, and Evolution. London: Chapman & Hall. 1994. 357 pp.
- Bainbridge V., Roskell J. A re-description of the larvae of *Lepas fascicularis* Ellis and Solander with observations on the distribution of *Lepas* nauplii in the north-eastern Atlantic // Some contemporary studies in marine science. 1966. P. 67–81.
- Barreiros J.P., Teves M. The sunfish *Mola mola* as an attachment surface for the lepadid cirriped *Lepas anatifera* – a previously unreported association // Aqua: International Journal of Ichthyology and Aquatic Biology. 2005. Vol. 10. No. 1. 4 p.
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009

- // ICES Journal of Marine Science. 2012. 69 (5). P. 833-840.
- Brattegard T. Endringer i norsk marin bunnfauna 1997–2010. Utredning for DN 2011 – 8. Direktoratet for naturforvaltning. 2011. 112 p.
- Brattegard T., Holthe T. Distribution of marine, benthic macroorganisms in Norway. Research Report for DN 1997 – 1. 1997. 409 p.
- Broch H. Cirripedia Thoracica Von Norwegen Und Dem Norwegischen Nordmeere: Eine Systematische Und Biologisch-Tiergeographische Studie // Viden skapsselskaps. 1924. Vol. 17. 121 pp.
- Cheng L., Abraham J., Zhu J., Trenberth K.E., Fasullo J., Boyer T. et al. Record-Setting Ocean Warmth Continued in 2019 // Advances In Atmospheric Sciences. 2020. Vol. 37. P. 137–142.
- Cupul-Magaña F.G., Rubio-Delgado A., Escobedo-Galván A.H., Reyes-Núñez C. First report of the marine barnacles *Lepas anatifera* and *Chelonibia testudinaria* as epibionts on American crocodile (*Crocodylus acutus*) // Herpetology Notes. 2011. Vol. 4. P. 213–214.
- Evans F. Growth and Maturity of the Barnacles *Lepas hillii* and *Lepas anatifera* // Nature. 1958. Vol. 182. P. 1245–1246.
- GBIF.org. GBIF Occurrence Download // (<https://doi.org/10.15468/dl.bqdhma>). Accessed on 14 March 2023.
- Gillian K., Dunstone N., Smith D., Dunbar T., Eade R., Scaife A. Current likelihood and dynamics of hot summers in the UK // Environmental Research Letters. 2020. Vol. 15. N9 094099
- List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters // Explorations of the fauna of the seas. 51 (59). SPb: Zoological Institute RAS. 2001. 129 p.
- Mesaglio T.P., Schilling H.T., Adler L., Ahyong S.T., Maslen B., Suthers I.M. The ecology of *Lepas*-based biofouling communities on moored and drifting objects, with applications for marine forensic science // Marine Biology. 2021. Vol. 168. No. 21. P. 1–16
- Nilsson-Cantell C.A. Cirripedia Thoracica and Acrothoracica // Marine Invertebrates of Scandinavia. Oslo: Universitetsforlaget, 1978. Vol. 5. P. 1–133.
- OSPAR Commission Quality Status Report 2000, Region I – Arctic Waters. OSPAR Commission, London. 2000. Vol. 102 + xiv. 116 pp.
- Patel B. The influence of temperature on the reproduction and moulting of *Lepas anatifera* L. under laboratory conditions // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1959. Vol. 38. P. 589–597.
- Pfeiffer C.J., Lowe K.J. Cirral structure of the pedunculated marine barnacle *Lepas anatifera* L. (Crustacea, Cirripedia) I. ultrastructure of the neuromuscular apparatus // Acta Zoologica. 1989. 70. P. 243–252.
- Roletto J., Syoc Van R.J. The occurrence of *Lepas anatifera* on *Zalophus californianus* and *Mirounga angustirostris* // California Fish and Game. 1986. Vol. 72 (2). P. 124–126.
- Sneli J-A. Larvae of *Lepas anatifera* L. 1758 in the North Sea (Cirripedia). Crustaceana. 1983. 45 (3). P. 306–308.
- Weltner W. Die Cirripeden der Arktis // Fritz Römer, Fritz Schaudinn Fauna arctica: eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer im Jahre 1898. Jena. 1900. P. 287–312.
- Węśławski J.M., Kotwicki L. Macro-plastic litter, a new vector for boreal species dispersal on Svalbard // Polish Polar Research. 2018. T. 39. No. 1. C. 165–174.

FINDINGS OF *LEPAS ANATIFERA* LINNAEUS, 1758 (CIRRIPEDIA, SCALPELLOMORPHA) IN THE BARENTS SEA

© 2023 Zakharov D.V.^{a,*}, Strelkova N.A.^{b,**}

^a Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034, Russia;

^b Polar branch of VNIRO («PINRO» named after N.M. Knipovich), Murmansk, 183038, Russia;

e-mail: *zakharden@yandex.ru; **n_anisim@pinro.ru

The paper contains information about new findings of goose barnacle in the Barents Sea. Information on the place of the find, depth, date, pictures and a brief description of the animals are given. Possible causes of the appearance of this species in the Barents Sea have been analyzed.

Key words: Cirripedia, *Lepas anatifera*, the Barents Sea, warming, Arctic, Atlantic current.

ФОРМИРОВАНИЕ АРЕАЛОВ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ АЛТАЙ: ИТОГИ СТОЛЕТНЕЙ НАТУРАЛИЗАЦИИ

© 2023 Зыкова Е.Ю.

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской Академии наук,
Новосибирск, 630090, Россия
e-mail: elena.yu.zykova@gmail.com

Поступила в редакцию 22.05.2023. После доработки 19.07.2023. Принята к публикации 08.08.2023

В настоящее время в чужеродных флорах всех обжитых регионов мира растёт число инвазивных видов растений. Особой проблемой является натурализация чужеродных видов в регионах с повышенным уровнем эндемизма и видового разнообразия, таких, как Республика Алтай. Изучение чужеродной флоры Республики Алтай ведётся нами с начала XXI в. Выявлено распространение 67 инвазивных видов, относящихся к 57 родам и 20 семействам. Большая часть видов известна на территории Республики Алтай с XX в., 10 видов проникли сюда в XXI в. Основной способ проникновения (вектор) – случайная интродукция. Во всех районах, по крайней мере единично, встречаются 5 видов: *Amaranthus retroflexus*, *Bunias orientalis*, *Matricaria discoidea*, *Melilotus officinalis*, *Tripleurospermum inodorum*. Орографические и климатические особенности местности определяют большую подверженность инвазиям северных районов и меньшую – юго-восточных районов. 18 видов распространены только в северных районах. Почти все виды встречаются в Горно-Алтайске и Майминском районе, меньше всего видов в Кош-Агачском районе, характеризующемся самыми суровыми климатическими условиями. 35 видов являются инвазивными на территории Сибири, 11 видов входят в сотню самых агрессивных видов России. На основании собственных многолетних исследований, с учётом анализа имеющихся публикаций и фондовых материалов (гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН и Горно-Алтайского государственного университета), а также других доступных данных составлены карты ареалов инвазивных растений Республики Алтай. Для каждого вида приводятся все известные местонахождения с указанием административных районов, населённых пунктов, речных долин и т.п., отмечено время обнаружения, указаны ссылки на источник.

Ключевые слова: инвазионные виды, история расселения, карты ареалов, аннотированный список, Республика Алтай, чужеродная флора.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-70-92

Введение

Инвазии чужеродных видов являются глобальной проблемой, всё возрастающей в XXI в. [Tittensor et al., 2014; Early et al., 2016]. К настоящему времени в мире зарегистрировано около 14 тыс. адвентивных видов (4% мировой флоры), натурализовавшихся, по крайней мере, в одном регионе планеты [Global..., 2015; van Kleunen et al., 2019]. В 42% материковых регионов мира число натурализовавшихся (образующих самоподдерживающиеся популяции) адвентиков составляет 10–40% от общего числа видов, причём эти цифры неуклонно растут [Pergl et al., 2017]. Доля инвазионных видов в некоторых регионах достигает 10–15 (20) %, нередко это одни и те же виды во многих регионах. Из-

вестно, что в 45 российских регионах, занимающих 83% площади территории России, зарегистрировано 354 инвазионных вида [Vinogradova et al., 2018]. Натурализация новых видов нередко приводит к снижению репродуктивной способности аборигенных видов и сокращению их численности и ареалов, поэтому инвазии видов по праву считаются одной из самых серьёзных угроз биологическому разнообразию [Williamson, 1996; Биологические..., 2004; Olmstead, 2006]. Натурализовавшиеся чужеродные виды снижают уникальность региональных флор во всём мире, что продемонстрировало недавнее исследование аборигенных и адвентивных флор 658 регионов из 110 стран мира, охватывающее 65.7% суши. Было установлено,

что естественное снижение флористического сходства с увеличением географического расстояния ослабляется натурализовавшимися видами. Флористическая гомогенизация выше в регионах со сходным климатом, а также между регионами с историческими или современными отношениями, характеризующимися интенсивной торговлей и транспортным обменом [Yang et al., 2021]. Высокая степень натурализации обусловлена также уровнем развития регионов: чем выше уровень, тем активнее интродуцируются виды, обладающие декоративной и экономической ценностью в сочетании с высокой адаптацией к нарушенной окружающей среде [Rouveau et al., 2021]. Сохраняющаяся скорость унификации флор может привести к тому, что даже самые отдалённые регионы утратят свою флористическую уникальность. Особую проблему составляет натурализация чужеродных видов в регионах с повышенным уровнем эндемизма и видового разнообразия [Early et al., 2016], таких, как Республика Алтай.

Республика Алтай (РА) расположена в пределах российской части Алтайской горной страны и, наряду с другими горными территориями Южной Сибири, относится к Алтае-Саянскому экорегиону, признанному одним из 200 мировых центров видового разнообразия [Olson, Dinerstein, 2002].

Республика имеет сравнительно небольшую площадь в 92.9 тыс. км² и занимает по этому показателю 35-е место среди регионов России, при этом она входит в пять регионов с самой низкой численностью (210 тыс. на 2023 г.) и в десять регионов с самой низкой плотностью (2.27 человека на 1 км²) населения. На юге территории республики проходит государственная граница России с Монголией и Китаем, на юго-западе – с Республикой Казахстан, общей протяжённостью около 800 км. На северо-западе РА граничит с Алтайским краем, на северо-востоке – с Кемеровской областью и Республикой Хакасия, на востоке – с Республикой Тыва.

Республика Алтай – уникальный по своему биоразнообразию регион, 17.5% территории которого в 1998 г. были внесены ЮНЕСКО в список Всемирного наследия под названием «Золотые горы Алтая». До конца

XX в. территорию РА можно было считать относительно благополучной в отношении фитоинвазий. Этому способствовала малонаселённость региона и, соответственно, невысокий уровень хозяйственной деятельности и небольшая доля нарушенных территорий. По данным «Флоры Сибири» [1988–2003], к началу XXI в. на территории республики было зарегистрировано 82 вида адвентивных растений.

С конца XX в. ситуация меняется кардинально: активно развивается туристическая отрасль региона. Растёт поток туристов, с 2017 г. РА ежегодно посещает более 2 млн человек в год [Годовой доклад..., 2022], на порядок увеличивается количество территорий, осваиваемых под туристические лагеря, базы, зоны отдыха. Если ещё десять лет назад основная часть туристов не пересекала границ Чемальского района (рис. 1), расположенного в северной части республики, то сейчас активно осваиваются центральный и юго-восточный Алтай, являющиеся местами сосредоточения редких и эндемичных видов РА и Алтае-Саянской горной области в целом. Массовый характер приобретают посещения территорий, составляющих объект «Золотые горы Алтая».

Саморасселение чужеродных видов идёт по нескольким транспортным путям, чаще в прямом, реже в обратном направлении. Самый протяжённый путь, пересекающий РА с



Рис. 1. Административные районы Республики Алтай.

севера на юго-восток и связывающий регион с Монголией – Чуйский тракт и его ответвления на Усть-Коксу и Улаган. Другой путь – от Горно-Алтайска на восток к Турочаку и Телецкому озеру.

Первые сведения о чужеродных видах на территории РА содержатся во «Флоре Алтая и Томской губернии» [Крылов, 1901–1914] и «Флоре Западной Сибири» [Крылов, 1927–1949], но особый интерес к изучению чужеродной флоры региона возник позднее, в конце XX – начале XXI в. Исследуется адвентивная флора Алтайского заповедника (АГЗ) [Золотухин, 1983], отрывочные сведения о распространении адвентивных видов появляются в работах по изучению флор отдельных хребтов, долин крупных рек, междуречий [Данилов, 1990; Артёмов, 1993; Силантьева, 1994; Пшеничная, 1997; Студеникина, 1999; Ачимова, 2004; Хмелёва, 2005], а также в единичных публикациях по флористическим находкам.

Целью нашего исследования является изучение распространения инвазионных видов растений в Республике Алтай, анализ путей и способов интродукции на территорию региона, составление карт ареалов с целью выявления районов республики, наиболее подверженных растительным инвазиям.

Материалы и методы

С 2000 г. нами ведётся изучение чужеродной флоры РА. В 2015 г. опубликован конспект адвентивной флоры, включающий 230 видов [Зыкова, 2015а], к настоящему времени чужеродная флора региона насчитывает более 300 видов [Зыкова, 2016–2022; и др.]. 67 из них являются инвазивными видами, натурализующимися и активно расселяющимися по нарушенным местообитаниям и проникающими на естественные местообитания [Зыкова, Эбель, 2022].

На основании собственных многолетних наблюдений, анализа авторских и хранящихся в фондах Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK) и Горно-Алтайского университета (ГАГУ) гербарных сборов, с учётом имеющихся публикаций, данных порталов iNaturalist [2023], GBIF [2023], а также обобщающих флори-

стических сводок [Крылов, 1901–1914, 1927–1949; Флора Сибири, 1988–2003; Ильин, Федоткина, 2008; Определитель..., 2012], собраны и проанализированы все сведения по распространению инвазионных видов в РА. Составлены карты ареалов, где для каждого вида отмечено первое известное местонахождение (чёрные кружки и год обнаружения), расселение в XX в. (серые кружки) и XXI в. (неокрашенные кружки) (рис. 2–6).

В тексте для каждого вида приводятся все имеющиеся сведения по его распространению в РА, с указанием административных районов, первое упоминание района выделено полужирным шрифтом. Звёздочкой (*) отмечены авторские неопубликованные сборы после 2015 г. Приведены ссылки на публикации, фондовые образцы помечены в скобках акронимом гербария и уникальным номером (NS0028538), также оформлена ссылка на местонахождение, размещённое на портале iNaturalist (iNat90043998). Описано описание селений, даны только названия. Принятые сокращения: р. – река, г. – год, гг. – годы; административные районы: Г – город Горно-Алтайск, М – Майминский р-н, Ч – Чойский р-н, Т – Турочакский р-н, Чм – Чемальский р-н, Ш – Шебалинский р-н, О – Онгудайский р-н, Укн – Усть-Канский р-н, Укс – Усть-Коксинский р-н, У – Улаганский р-н, К – Кош-Агачский р-н. Семейства расположены в алфавитном порядке, как и виды в пределах семейства. Названия видов приводятся в соответствии с «Catalogue of Life Checklist» [Bánki et al., 2023].

Результаты

AMARANTHACEAE

Amaranthus retroflexus L.: ксенофит; обычное рудеральное и сеgetальное растение, самый широко распространённый инвазивный вид в РА. 1909 г. – Т: Кибезень, У: устье р. Башкаус, долина р. Чулышман близ Куту-Ярыка [Крылов, 1909]. 1930-е гг. – М: Усть-Муны, Т: в долине р. Лебедь между устьями рек Таволока и Салазан, Чм: Анос, Элекмонар, Чемал, О: Каянча, низовья р. Чуя [Крылов, 1930]; Т: Яйлю [Хомутова и др., 1938]. 1961 г. – Г, 1976 г. – О: Малый Яломан (гербарий ГАГУ). 1980-е гг. – Ш: долина

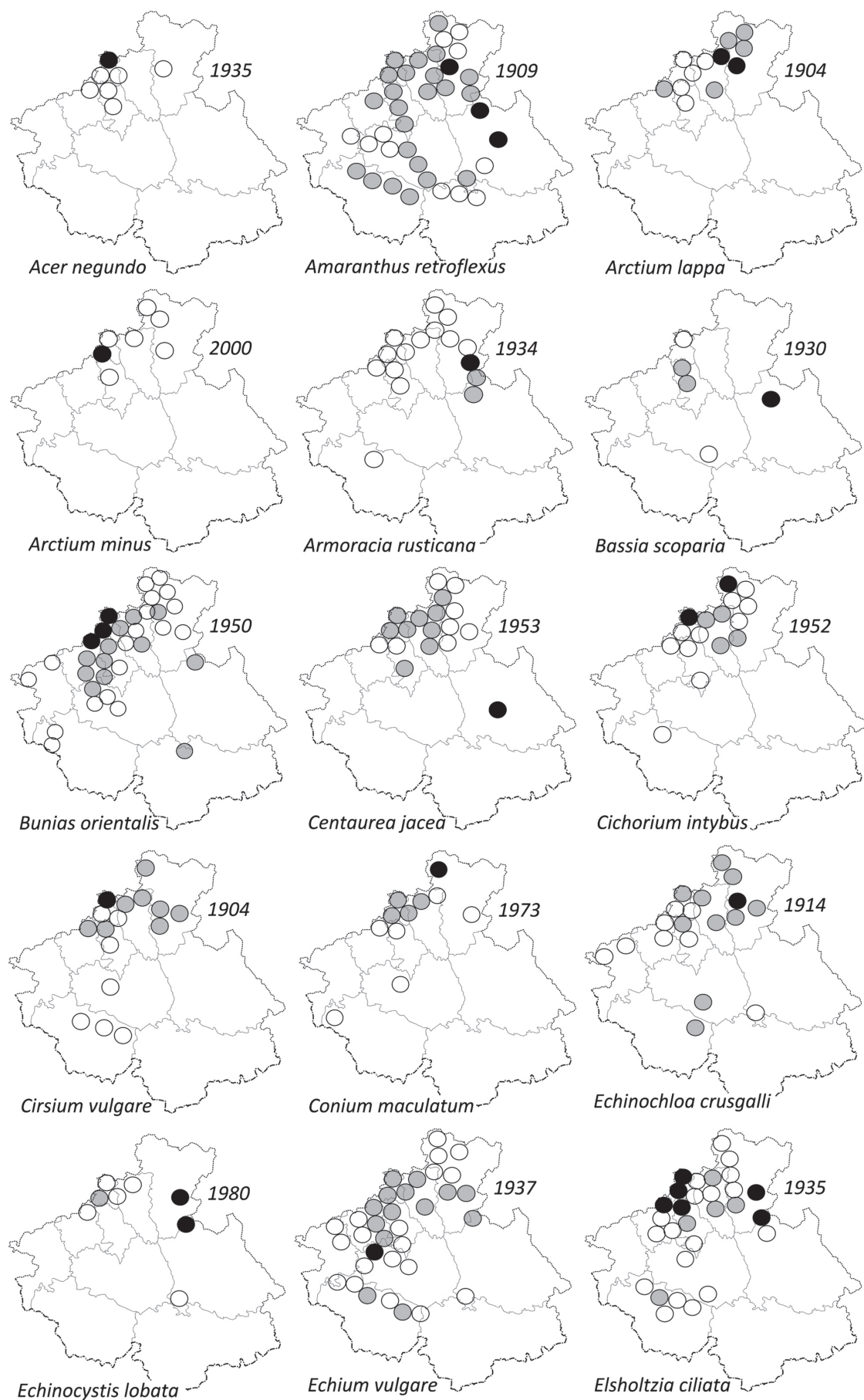


Рис. 2. Схематические карты ареалов, где для каждого вида отмечено первое известное местонахождение (чёрные кружки и год обнаружения), расселение в XX в. (серые кружки) и XXI в. (неокрашенные кружки).

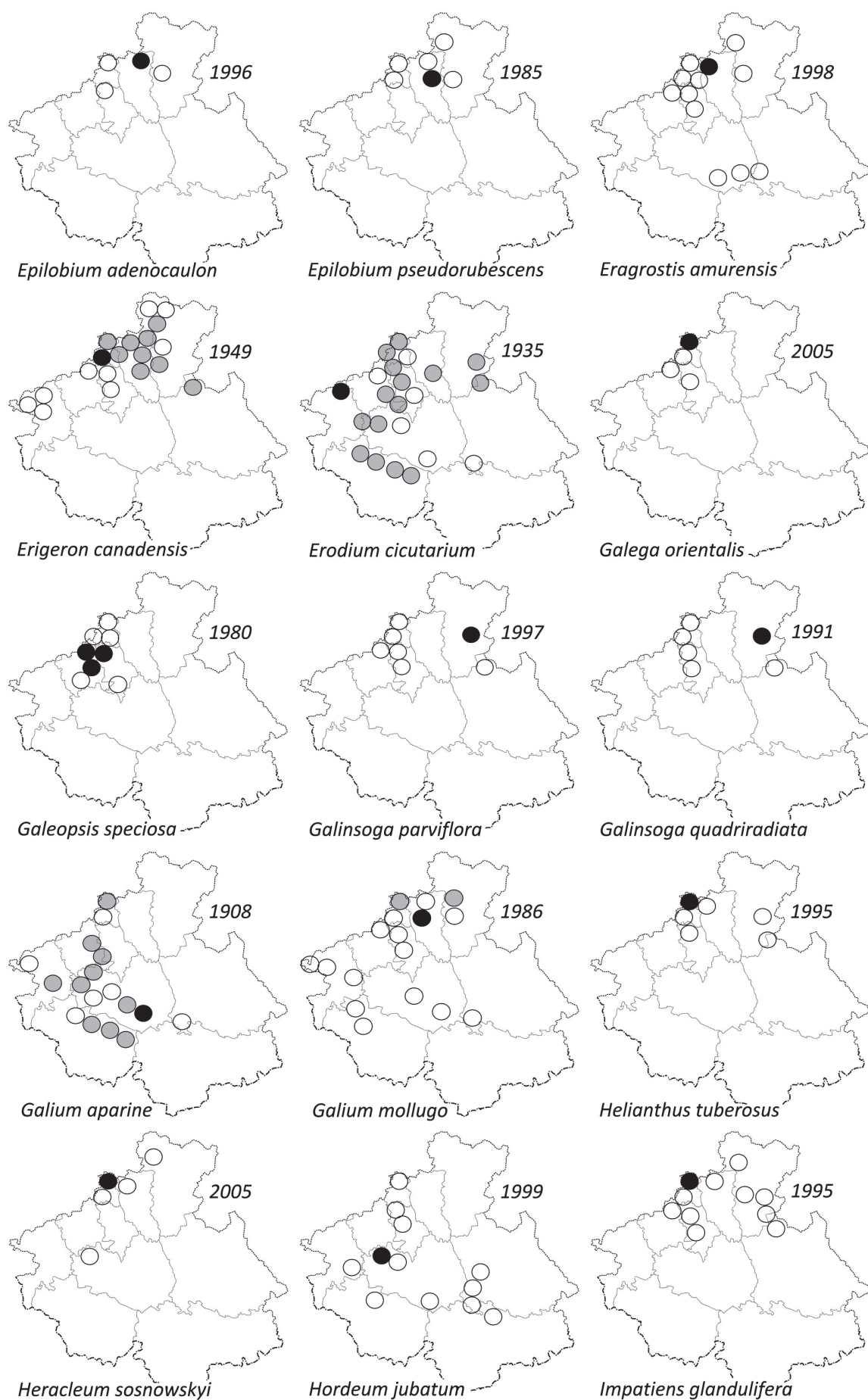


Рис. 3. Схематические карты ареалов видов (обозначения см. рис. 2).

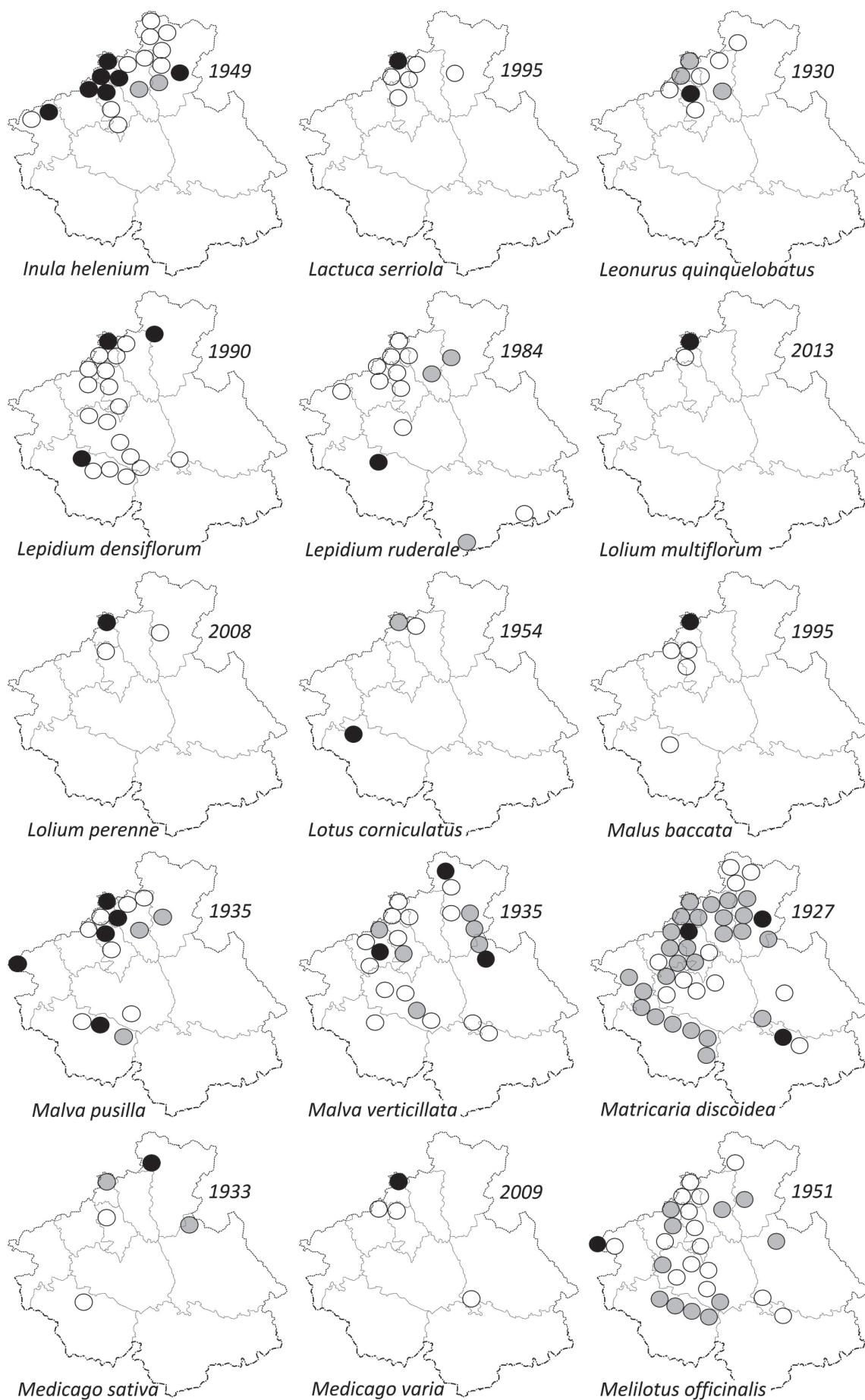


Рис. 4. Схематические карты ареалов видов (обозначения см. рис. 2.).

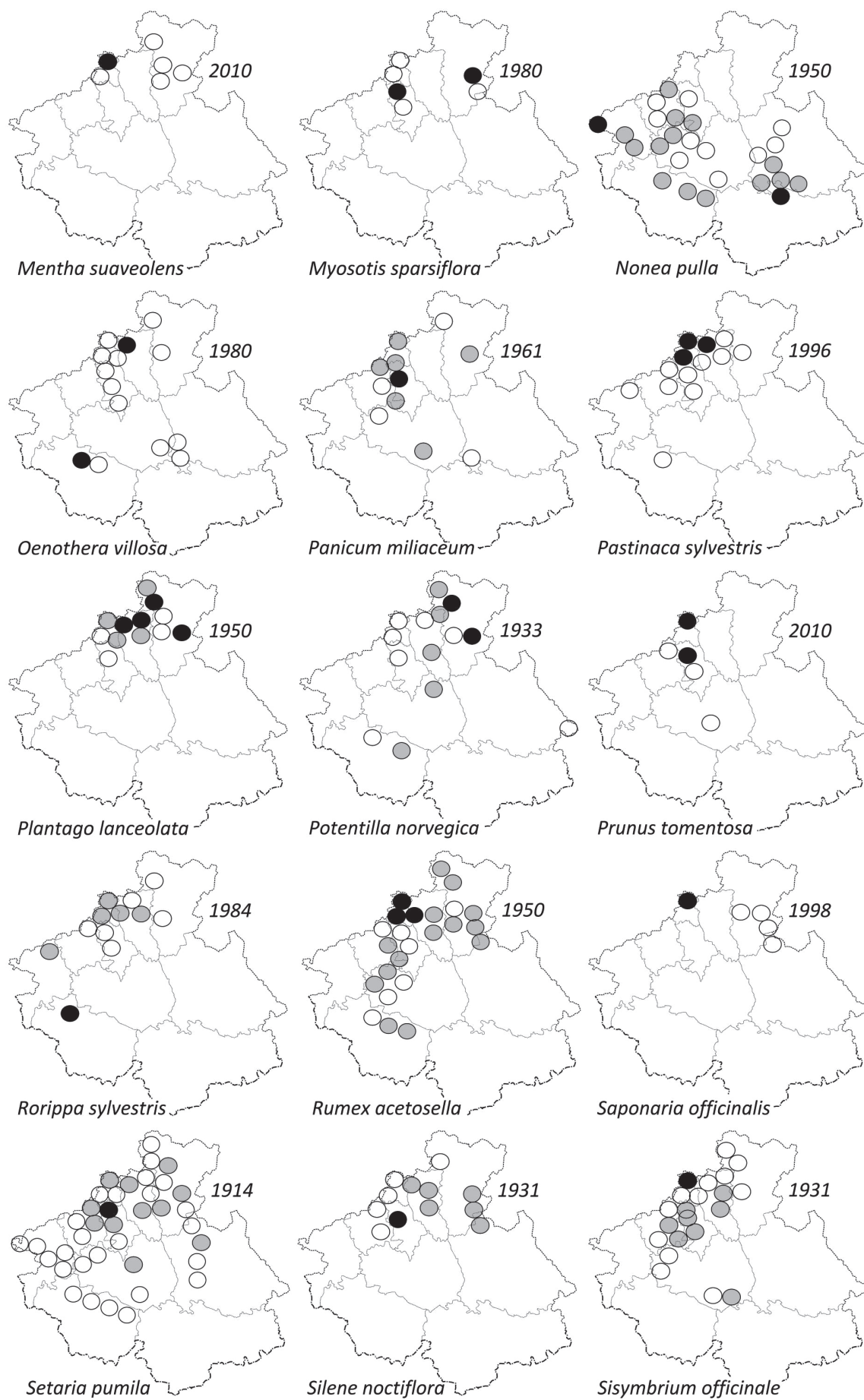


Рис. 5. Схематические карты ареалов видов (обозначения см. рис. 2.).

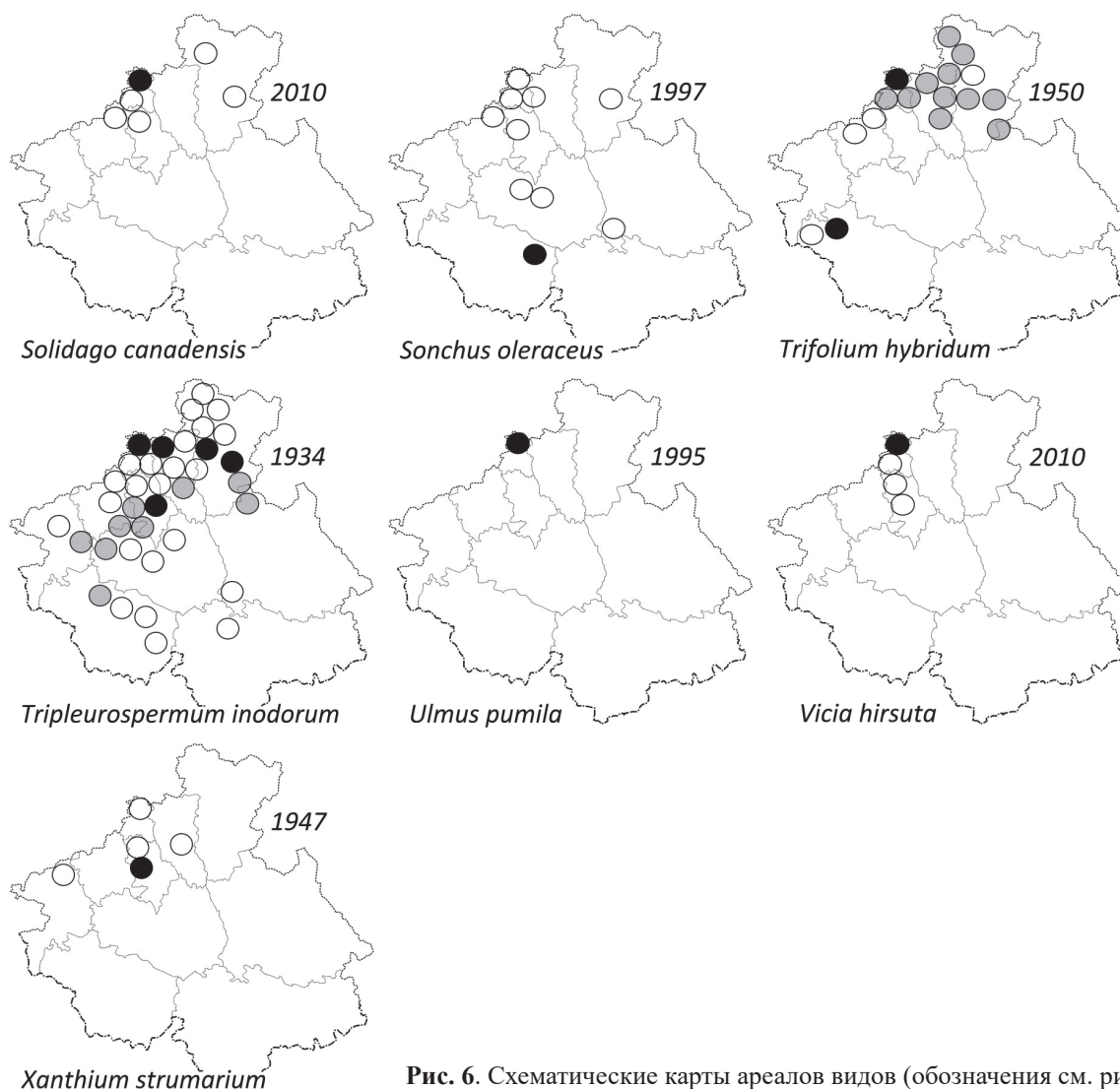


Рис. 6. Схематические карты ареалов видов (обозначения см. рис. 2.).

р. Марчела [Пшеничная, 1997]; **Укс**: долины рек Мульта, Кураган [Артёмов, 1993]; Тюнгур (NS0048578), Юстик (NS0048579), Усть-Кокса (NS0048577); **У**: подножие горы Белькенек [Данилов, 1990]. 1990-е гг. – **Ч**: Уймень, Т: Новотроицк, Чурия, Усть-Пыжа [Силантьева, 1994]; **Ч**: Паспаул [Студеникина, 1999]; **У**: Акташ (NS0048576). 2000–2010-е гг. – **О**: широко [Ачимова, 2004; Ваганов, 2004]; **Укн**: Ябоганский перевал*; **К**: долина р. Чуя – от устья до верховий [Ильин, Федоткина, 2008]; широко расселился во всех остальных р-нах [Ильин, Федоткина, 2008; Зыкова, 2015а; iNaturalist, 2023].

Bassia scoparia (L.) A. J. Scott: ксенофит; у дорог, на полях, в населённых пунктах; отмечен для всех районов за исключением К [Ломоносова, 2012], однако сборов и публикаций, подтверждающих такое широкое рас-

пространение вида, нет; к настоящему времени достоверно известен из четырёх районов РА. 1930 г. – **У**: в долине р. Чулышман между Кумуртуком и устьем р. Чульча [Крылов, 1930]. 1990-е гг. – **Чм**: Чемал (NS0028538), Элекмонар [Ломоносова, 1992]. 2010-е гг. – **Г***, **О**: Иня [Зыкова, 2015а].

APIACEAE

Conium maculatum L.: ксенофит; образует заросли в садах, огородах, у дорог и жилья, на пустырях, залежах, свалках, по берегам. 1973 г. – **Т**: Озеро Куреево [Ростовцева, 1976]. 1990-е гг. – **Г**, **М**, **Ш** [Никифоров, 1989]; **Ч**: Паспаул [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – **О**: Шашикман, Онгудай [Ачимова, 2004]. 2010-е гг. – **Ч**: Чоя, Киска, Верх-Пьянково [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – **Ч**: Сугул*; **Т**: Яйлю [Зыкова, 2020б]; **Чм**: Узнезя (iNat120139044),

Ш: Черга (iNat90043998), Укс: между Карагаем и Банным (iNat128099316).

Heracleum sosnowskyi Manden.: ксенофит; образует заросли в оврагах, по берегам, на полях, залежах, пустырях, у дорог и в населённых пунктах, заходит в светлые леса. 2005 г. – М: от границы по Чуйскому тракту до Карлушки [Силантьева и др., 2005]. 2010-е гг. – Г и М (по Чуйскому тракту до Известкового); Ч: по тракту между Паспаулом и Левинкой; Т: близ устья р. Лебедь у скалы с барельефом Ленина, О: вдоль подъёма на перевал Семинский [Зыкова, 2015а].

Pastinaca sativa var. *sylvestris* (Mill.) DC.: ксенофит; обычен у дорог и на залежах, проникает на сухие луга, в сосновые боры. 1996 г. – Г, М: Александровка, Ч: Паспаул [Студеникина, 1999]. 2010-е гг. – Ч: широко [Ильин, Федоткина, 2008]; М: повсеместно, ЧМ: Чемал, Укс: Усть-Кокса [Зыкова, 2015а]; Т: Артыбаш [Зыкова, 2022]. 2020-е гг. – ЧМ: Еланда (iNat55237195), Элекмонар (iNat71071435), Ш: Камлак (iNat132230294), Черга (iNat90043999), Мыюта (iNat87855515), Укн: Чёрный Ануй (iNat30738317), Укс: Баштала (iNat102811312).

ASTERACEAE

Arctium lappa L.: ксенофит; обычен у дорог и в зоне застройки, на пустырях, по берегам. 1904 г. – между Т: Кибезень и Ч: Пьянково [Крылов, 1904]. 1949 г. – Т: долина р. Лебедь, Ш: Черга [Крылов, 1949]. 1990-е гг. – Ч: Уймень [Силантьева, 1994]. 2000-е гг. – М: Майма, Ч: Чоя, ЧМ: Усть-Сема, Анос, Чемал [Ильин, Федоткина, 2008]. 2010-е гг. – Г, М: Карлушка, Кызыл-Озёк [Зыкова, 2020б]; Ч: Левинка, Т: трасса Турочак-Артыбаш [Зыкова, 2015а]; ЧМ: Чепош [Зыкова, Анькова, 2017].

Arctium minus (Hill) Bernh.: ксенофит; у дорог, на пустырях, по берегам, в населённых пунктах, образует заросли. 2000 г. – М: Соузга, Манжерок [Пяк и др., 2000]. 2010-е гг. – Г, М: Кызыл-Озёк [Зыкова, 2014б]; Ч: Чоя [Зыкова, Анькова, 2017]; Т: Турочак, устье р. Лебедь [Зыкова, 2015а], Артыбаш [Зыкова, 2022]. 2020-е гг. – ЧМ: Чемал (iNat128417652).

Centaurea jacea L.: эргазиофит; высевался как медонос, обычен у дорог и жилья,

по берегам, на лугах, пустырях, залежах, в светлых лесах; образует протяжённые популяции, даёт фон во время цветения. 1953 г. – У: долина р. Б. Арагол [Зыкова, 2016]. 1975 г. – Ч: Чоя (NS0048570). 1980-е гг. – ЧМ: Еланда [Пшеничная, 1997]. 1990-е гг. – Г, М: Майма, Кызыл-Озёк, Ч: Паспаул, Т: Дайбово [Студеникина, 1999]; Ч: Уймень [Силантьева, 1994]. 2000–2010-е гг. – М, Ч: повсеместно, Т: Усть-Лебедь, Турочак, Артыбаш, Иогач, Яйлю [Зыкова, 2015а]; Т: по долине р. Бия [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – Ш: Черга (iNat90057822), ЧМ: Усть-Сема (iNat89075871).

Cichorium intybus L.: эргазиофит; культивируется как лекарственный и медоносный, встречается у дорог, в населённых пунктах, на лугах, залежах, пустырях, по берегам, опушкам. 1952 г. – М: Подгорное (NS0048561); Т: Озеро Куреево (NS0048569). 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Усть-Пыжа, урочище Обога [Силантьева, 1994], Г, Ч: Чоя [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – Т: Турочак, Артыбаш, Усть-Лебедь, М: широко [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Ш: Черга (iNat90057826), ЧМ: Чемал (iNat128416230), Куюс (iNat53450653), Укс: Верхний Уймон (iNat58221854).

Cirsium vulgare (Savi) Ten.: ксенофит; у дорог, на залежах, пустырях, в населённых пунктах, в оврагах, на лесных опушках, нарушенных лугах. 1904 г. – М: Карасук [Крылов, 1904]. 1940-е гг. – Ш: Черга (NS0048566); ЧМ: Бешпельтир, Т: долина р. Пыжа, Кибезень, Артыбаш [Крылов, 1949]. 1980-е гг. – Т: Яйлю, кордон Караташ [Золотухин, 1983]. 1990-е гг. – Ч: Чоя, Паспаул, Т: Дайбово [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – Г, М: повсеместно, ЧМ: Усть-Сема [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – О: Онгудай (iNat40075283), Укс: Усть-Кокса (iNat96040820), Баштала (iNat64523166), Мульта (iNat101750105), Тюнгур (iNat64159128).

Erigeron canadensis L.: ксенофит; у дорог, на полях, залежах, пустырях, в населённых пунктах, по берегам, на сухих лугах, в светлых лесах. 1949 г. – М: Усть-Муны [Крылов, 1949]. 1980-е гг. – У: кордон Чири [Золотухин, 1983]. 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Новотроицк [Силантьева, 1994]; Г, Ч: Чоя, Паспаул, долина р. Саракочша, Т: Турочак, М: широко

[Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – Ч: Сугул, Т: Артыбаш, Иогач, Усть-Лебедь, Яйлю, ЧМ: Усть-Сема, Чемал, Элекмонар, Анос, Ш: Камлак, Черга [Зыкова, 2015а]; Укн: долины рек Чарыш, Ануй [Ильин, Федоткина, 2008].

Galinsoga parviflora Cav.: ксенофит; у жилья, сорное в цветниках, на свалках, в огородах. 1997 г. – Т: кордон Байгазан [Золотухин, 1997]. 2000–2010-е гг. – Г, Ш: Камлак [Эбель, 2008]; У: кордон Чири [Золотухин, 2012]; ЧМ: Анос [Зыкова, 2014б]; М: Манжерок [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Ш: Черга (iNat90050455), ЧМ: Чемал (iNat96058390), Усть-Сема (iNat89069968).

Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.: ксенофит; в огородах, на пашнях, клумбах, газонах, по сорным местам, у дорог и жилья, обильнее предыдущего вида, злостный огородный сорняк. 1991 г. – Т: Яйлю, кордон Байгазан [Золотухин, 1997]. 2010-е гг. – Г [Зыкова, Эрст, 2012]; У: кордон Чири [Золотухин, 2012]; ЧМ: Узнезя, Анос [Зыкова, 2014а]. 2020-е гг. – М: Барангол (iNat88523372).

Helianthus tuberosus L.: эргазиофит; культивируется как кормовое и пищевое, образует обширные заросли на садовых участках и за их пределами, у дорог, на залежах, пустырях. 1995 г. – Г, М: Майма [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – АГЗ (Т и У) [Золотухин, 2012]; М: Известковый [Зыкова, 2014а]; Ч: Сугул [Зыкова, 2015а]; ЧМ: Чепош (iNat28157883).

Inula helenium L.: эргазиофит; выращивается как лекарственное и декоративное, встречается у жилья, дорог, на лугах, залежах, в лесах, по берегам. 1949 г. – между Г и Ш: Черга, М: Александровка, ЧМ: Анос, Укн: Чёрный Ануй [Крылов, 1949]; 1952 г. – Т: Гурьяновка (NS0050054). 1990-е гг. – Ч: низовья р. Уймень, Т: низовья р. Пыжа [Силантьева, 1994], широко в Г, М [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – Укн: долины рек Чарыш, Ануй, ЧМ: Усть-Сема, Ч: верховья р. Иша и её притоков, Т: в долине р. Бия и её притоков – Ульмень, Лебедь, Тондошка [Ильин, Федоткина, 2008]. 2010-е гг. – Т: Яйлю*. 2020-е гг. – ЧМ: Куюс (iNat53453488).

Lactuca serriola L.: ксенофит; у дорог и жилья, на залежах, пустырях, свалках, полях, огородах. 1995 г. – Г [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – М: Карлушка, Черемшанка,

Ч: Сугул [Зыкова, 2012]; М: широко [Зыкова, 2015а]; ЧМ: Чемал, Т: Артыбаш [Зыкова, 2019а].

Matricaria discoidea DC.: ксенофит; у дорог и жилья, на пустырях, огородах, по берегам, на деградированных лугах; распространён шире, чем большинство инвазионных видов, поднимается до высот 2000 м над ур. м. 1927 г. – Т: Яйлю, ЧМ: Бешпельтир, К: Курайская степь в долине р. Тютё [Крылов, 1949]. 1960-е гг. – ЧМ: Чемал (NS0048538), Т: Артыбаш (NS0048534). 1980-е гг. – У: Акташ [Данилов, 1990], кордоны АГЗ [Золотухин, 1983]; Семинский хребет (ЧМ, Ш, О): повсеместно [Пшеничная, 1997]; Укн: Усть-Кан (NS0048541), Каярлык (NS0048536), перевал Ябоганский (NS0048540); Укс: северный макросклон Катунского хребта и долина р. Зайчиха [Артёмов, 1993], Усть-Кокса (NS0048530), Юстик (NS0048528). 1990-е гг. – долины рек Уймень (Ч) и Пыжа (Т) [Силантьева, 1994]; Г, М: Майма, Дубровка, Ч: Карасук, долина р. Саракочша [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – широко в Г, М, Ч, ЧМ, Т, О, Укс [Ильин, Федоткина, 2008].

Solidago canadensis L.: эргазиофит; культивируется как декоративный, встречается на пустырях, залежах, свалках, у дорог, проникает на луга, берега, образует обширные заросли. 2010 г. – М: Майма [Зыкова, 2012]. 2010-е гг. – Г [Золотухин, 2012; Зыкова, 2015а]; ЧМ: Узнезя, Т: Турочак, Ш: Черга [Эбель и др., 2016], Т: кордон Байгазан*, М: Манжерок*, Усть-Муны*.

Sonchus oleraceus L.: ксенофит; в огородах, садах, у дорог и жилья, на пустырях. 1995 г. – Г [Студеникина, 1999]. 1997 г. – Укс: р. Кураган [Ломоносова, 1997]. 2010-е гг. – М: Манжерок, О: Хабаровка, У: Акташ [Зыкова, 2015а]; Ш: Камлак, ЧМ: Чемал [Зыкова, Анькова, 2017]; Т: кордон Караташ*. 2020-е гг. – О: Онгудай (iNat112956466).

Tripleurospermum inodorum (L.) Sch.-Bip.: ксенофит; в населённых пунктах, у дорог, на полях, залежах, пустырях, по берегам, один из самых широко распространённых инвазионных видов. 1934 г. – Т: Яйлю [Хомутова и др., 1938]. 1948 г. – М: Майма (NS0048523), Ч: Чоя (NS0048519). 1949 г. – Г, Т: Кибезень, О: р. Каракол [Крылов, 1949]. 1980-е гг. –

Укс: Усть-Кокса (NS0048521), **Укн:** Ябоганский перевал (NS0048524); Семинский хребет (**Чм, Ш, О**): повсеместно [Пшеничная, 1997]; **У:** кордоны АГЗ [Золотухин, 1983]. 1990-е гг. – **Ч:** Уймень [Силантьева, 1994], **М:** широко, **Ч:** Карасук, Советское, **Т:** Турочак [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – широко в **М, Ч, Т** и **Чм, Ш:** р. Каспа, **О:** р. Сумулята, р. Урсул и её притоки, **К:** верховья р. Ак-Тру у ледника Малый Ак-Тру [Ильин, Федоткина, 2008]; **У:** Акташ [Зыкова, 2014б]; **Т:** Артыбаш, Усть-Лебедь, **Ш:** Камлак, **Чм:** Узнезя [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – **Укс:** Уймонская долина (iNat64520282, iNat132580188 и др.), **Укн:** Тюдрала (iNat64304324), Коргон (iNat130335995), **Ш:** Мухор-Черга (iNat128271095), Мыота (iNat36728120), Черга (iNat90048831), **Т:** Новотроицк (iNat91934146).

Xanthium strumarium L.: ксенофит; образует заросли по берегам водоёмов, у дорог, на пустырях. 1947 г. – **Чм:** Чемал (NS0048512). 1949 г. – **Укн:** Черный Ануй [Крылов, 1949]. 1961 г. – **М:** Майма (NS0048511). 1990-е гг. – **Ч:** Уймень [Силантьева, 1994]; **Г** [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – **Чм:** Узнезя [Зыкова, 2014а], **М:** Кызыл-Озёк, Подгорное, Карлушка [Зыкова, 2015а].

BALSAMINACEAE

Impatiens glandulifera Royle: эргазиофит; культивируется как декоративный, встречается по берегам водоёмов, в канавах, оврагах, на свалках, сырых обочинах, в заросших парках, на садовых участках, часто образует заросли. 1995 г. – **Г** [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – **Чм:** Анос, **Т:** Иогач [Зыкова, 2014б]; **М:** Майма, Усть-Муны, Манжерок, Кызыл-Озёк, **Ч:** Чоя, **Т:** Турочак [Зыкова, 2015а]; **Т:** Яйлю, **У:** кордоны Беле, Челюш [Зыкова, 2019б]. 2020-е гг. – **Ш:** Черга (iNat90050452), **Т:** Артыбаш (iNat90256775), **Чм:** Чемал (iNat132160844), Усть-Сема (iNat91484117).

BORAGINACEAE

Echium vulgare L.: эргазиофит; выращивается как медоносный, встречается у дорог, на пустырях, залежах, сухих лугах, пастбищах, по берегам, в населённых пунктах. 1937 г. – **О:** Семинский перевал [Крылов, 1937].

1950–1960-е гг. – широко в районах Северного Алтая [Куминова, 1960], **Г** (NS0048499), **М:** Майма (NS0048498), Манжерок (NS0048517). 1980-е гг. – **Т:** Яйлю, **У:** кордоны Челюш, Беле и Чири [Золотухин, 1983]; **Укс:** долина р. Кураган [Артёмов, 1993], Усть-Кокса (NS0048495); долины рек Анос (**Чм**), Сема, Марчела, Сарлык (**Ш**) [Пшеничная, 1997]. 1990-е гг. – **Ч:** Уймень, **Т:** Новотроицк, Чуря [Силантьева, 1994]; **Ч:** Чоя, **М:** повсеместно [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – **О:** Хабаровка, долина р. Табатой [Ачимова, 2004]; долина р. Чуя (**О, У**) [Ваганов, 2004]; **У:** Акташ [Зыкова, 2015а]; повсеместно в **Г, М, Ч, Т, Ш, Чм** [Ильин, Федоткина, 2008; Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – **Укн:** Черный Ануй (iNat130226609).

Myosotis sparsiflora Pohl: ксенофит; злостный огородный сорняк, образует заросли на заброшенных усадьбах, пашнях, по берегам, заходит в леса. 1980-е гг. – **Т:** Яйлю [Золотухин, 1990]. 1985 г. – **Чм:** долина р. Анос [Пшеничная, 1997]. 2000–2010 гг. – **М:** у источника Аржан-Суу [Эбель, 2008]; **У:** кордон Челюш, **Т:** кордоны Байгазан, Караташ, Кокши [Золотухин, 2012; Зыкова, 2019б]; **Чм:** Узнезя, Анос [Зыкова, 2014б], Чемал (iNat51944522); **Г** [Зыкова, 2015а].

Nonea rossica Stev.: ксенофит; у дорог, на пустырях, залежах, в посевах, на сухих лугах, в степях. 1951 г. – **Укн:** Коргон (NS0048488), 1953 г. – **К:** долина р. Тютё (NS0048489). 1970-е гг. – **Ш:** Черга (NS0048487), **Чм:** Еланда (гербарий ГАГУ). 1980-е гг. – **Укс:** долины рек Кураган, Ак-Кем [Артёмов, 1993], Усть-Кокса (NS0048500), Тюнгур (NS0048502); **О:** долины рек Курата, Табатой, Верх-Кокса, Теньгинское озеро, **Ш:** долина р. Сарлык [Пшеничная, 1997]; **У:** Акташ (NS0048486), Курайский хр., бассейн р. Башкаус и её притоков [Данилов, 1990]; **Укн:** Усть-Кан (NS0048504), Кырлык (NS0048503). 2000–2010-е гг. – **О:** Большой Яломан, Хабаровка, Шашикман, Кулада [Ачимова, 2004]; устье р. Чуя [Ваганов, 2004]; **Чм:** Чемал, **О:** Туекта [Зыкова, 2015а], в долине р. Семы и её притоков, в бассейне рек Анос, Каспа, Урсул, Чуя (**Ш, Чм, О, У**) [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – **У:** Коо (iNat84949494), Балыктуюль (iNat86118182).

BRASSICACEAE

Armoracia rusticana P. Gaertn., B. Mey. & Scherb.: эргазиофит; выращивается как пряно-пищевой, встречается на заброшенных садовых участках, огородах, свалках, у заборов, вдоль дорог, по берегам водоёмов, образует заросли. 1934 г. – Т: Яйлю [Золотухин, 1983]. 1980-е гг. – У: кордоны Беле, Чири, Челюш, Т: кордон Байгазан [Золотухин, 1983]. 2000-е гг. – северные, западные и центральные районы [Ильин, Федоткина, 2008]. 2013 г. – М: Манжерок [Зыкова, 2014б]. 2015 г. – Г, Ч: Чоя, Паспаул, Т: Турочак, ЧМ: Чемал, Ш: Камлак, Укс: Усть-Кокса [Зыкова, 2015а].

Bunias orientalis L.: эргазиофит; высевался как медоносный, встречается у дорог, на полях, залежах, вблизи жилья, по берегам, обилён на лугах, даёт фон при цветении. 1950-е гг. – Северный Алтай [Куминова, 1960]. 1976 г. – Ш: Черга [Доронькин, 1994]. 1979 г. – У: берег р. Кыга в 3 км от устья [Золотухин, 1983]. 1980-е гг. – Г, М [Никифоров, 1989]; долины рек Анос (ЧМ), Сема, Марчела, Сарлык, Каспа (Ш) [Пшеничная, 1997]. 1990-е гг. – К: хребет Северо-Чуйский, урочище Ештыкель (самое южное местонахождение вида); по Чуйскому тракту до Семинского перевала (О) [Эбель, 1997]; М: Майма, Алфёрово, Т: Верх-Бийск, Ч: Чоя [Студеникина, 1999], Уймень [Силантьева, 1994]. 2000-е гг. – расселение в Г, М, Ч, Т, ЧМ, Ш, О [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – Укн: Чёрный Ануй (iNat130210800), Усть-Кумир (iNat130209505); Укс: Союзар (iNat1280993610), Банное (iNat128099168).

Lepidium densiflorum Schrad.: ксенофит; у дорог и жилья, на полях, пустырях, залежах, на сухих склонах, по галечникам, образует заросли. При определении нередко смешивали с *L. apetalum* Willd., поэтому сведения о распространении вида в РА, не подтверждённые критически просмотренным гербарным материалом, нуждаются в уточнении. 1990-е гг. – по Чуйскому тракту до низовий р. Чуя [Эбель, 1997]; Г, Т: Верх-Бийск [Студеникина, 1999]; Укс: Усть-Кокса (NS0048476). 2000–2010-е гг. – О: Шашикман, Иня, Инегень, Теньга [Ачинова, 2004], М: Известковый, Манжерок, Черемшанка, Карлушка, Союзга, Рыбалка, Ч: Паспаул, ЧМ: Чемал, Элекмонар, Усть-Сема,

Чепош, Анос, Ш: Шебалино, Камлак, Мыюта, Укс: Тюнгур, Верхний Уймон, У: Акташ, О: Малый Яломан [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Укс: Катанда (iNat88348485), ЧМ: Эдиган (iNat54406272).

Lepidium ruderales L.: ксенофит; у дорог и жилья, на пустырях, по галечникам, в степях. 1984 г. – Укс: Усть-Кокса [Артёмов, Королёк, 1999]. 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Новотроицк [Силантьева, 1994], К: плато Укок [Дьяченко, 1995]. 2000-е гг. – К: бассейн р. Баян-Чаган [Ильин, Федоткина, 2008]. 2010-е гг. – М: Майма, Союзга, Рыбалка, ЧМ: Чемал, Ш: Мыюта, О: Онгудай [Зыкова, 2015а], Г*. 2020-е гг. – Укн: Чёрный Ануй (iNat130226604), Ш: Черга (iNat90050446).

Rorippa sylvestris (L.) Besser: ксенофит; в придорожных канавах, по берегам водоёмов, на сырых лугах, у дорог и жилья, в огородах, на пустырях и залежах, образует заросли. 1984 г. – Укс: Юстик (NS0048475). 1990-е гг. – Укн: по р. Ануй [Дорофеев, 1996], М: от Маймы [Студеникина, 1999] до Манжерока, Г, Ч: Весёлая Сейка, Красносельское [Эбель, 2000]. 2000–2010-е гг. – Т: Турочак, Иогач, Артыбаш [Зыкова, 2015а; Зыкова, 2020а], ЧМ: Усть-Сема*, Узнезя*, Чемал*. 2020-е гг. – Ш: Камлак (iNat127628221), Черга (iNat90043981).

Sisymbrium officinale (L.) Scop.: ксенофит; у дорог, в населённых пунктах, на пустырях, по берегам, образует заросли. 1931 г. – Г [Крылов, 1931]. 1980-е гг. – Семинский хребет (Ш, ЧМ) [Пшеничная, 1997]. 1990-е гг. – ЧМ: Элекмонар [Овчинникова, 1994]; Ч: Уймень [Силантьева, 1994]; М: Майма [Студеникина, 1999]; Ш: Шебалино, О: Иодро, Ч: Ынырга, Красносельское, ЧМ: Анос [Пяк и др., 2000], Семинский хребет (О) [Ачинова, 2004]. 2000–2010-е гг. – Т: Дайбово, Артыбаш, Иогач, Турочак, М: Манжерок, Дубровка, ЧМ: Узнезя, Усть-Сема, Чемал, Ч: Чоя, Ш: Камлак, О: Иня, Малый Яломан [Зыкова, 2012, 2015], долины рек Сема (Ш), Урсул (О) [Ильин, Федоткина, 2008].

CARYOPHYLLACEAE

Saponaria officinalis L.: эргазиофит; культивируется как декоративный, встречается на свалках, пустырях, в заброшенных садах,

у жилья, образует заросли. 1998 г. – Г [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – М: Майма, Кызыл-Озёк, Подгорное [Зыкова, 2015а], АГЗ (Т, У) [Золотухин, 2012]; Т: Артыбаш*, Яйлю*.

Silene noctiflora L.: ксенофит; на пустырях, у дорог и жилья, в посевах. 1931 г. – ЧМ: Элекмонар, Чемал [Крылов, 1931]. 1980-е гг. – Т: Яйлю, кордоны Байгазан, Кокши, У: кордоны Чири, Беле, Челюш [Золотухин, 1983]; ЧМ: долина р. Анос [Пшеничная, 1997]. 1990-е гг. – Ч: Ынырга [Зуев, 1993], Уймень [Силантьева, 1994], Паспаул [Студеникина, 2000]. 2000-е гг. – Г, М: Майма, Манжерок, Черемшанка, ЧМ: Узнезя, Ш: Шебалино [Шауло и др., 2010]. 2010-е гг. – М: Карлушка, Дубровка, Союзга, Рыбалка, Т: устье р. Лебедь, Ш: Камлак, Черга [Зыкова, 2015а].

CUCURBITACEAE

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. & A.Gray: эргазиофит; разводится как декоративный, встречается по сорным местам, у жилья, в сырых оврагах и по берегам рек, образует заросли. 1980 г. – Т: Яйлю, У: кордон Беле [Золотухин, 1983]. 1996 г. – М: Манжерок [Камелин и др., 1999]. 2000–2010-е гг. – Г, М: Майма, Кызыл-Озёк, Дубровка, У: Акташ, Ч: Чоя [Шауло и др., 2010; Зыкова, 2014б; Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – М: Усть-Муны (iNat133232067), Ш: Камлак (iNat37337870), Черга (iNat68206922).

FABACEAE

Galega orientalis Lam.: ксенофит; вдоль дорог, на полях, залежах, в оврагах, у жилья, внедряется в сообщества пойменных лугов, образует заросли. 2005 г. – М: между Маймой и Союзгой [Силантьева и др., 2005]. 2000-е гг. – М: Известковый, Манжерок, у моста через р. Катунь к Платово [Шауло и др., 2010]; Г [Зыкова, Анькова, 2017]. 2020-е гг. – ЧМ: Чемал (iNat127708996), Ш: Камлак (iNat127634155).

Lotus corniculatus L.: ксенофит; по берегам водоёмов, у дорог, на залежах, в населённых пунктах. 1954 г. – Укс: Амур (NS0036086), в посевах, позднее не наблюдался. 1997 г. – М: Кызыл-Озёк [Зыкова, 2014а]. 2010-е гг. – Г [Зыкова, 2019а], Ч: Сугул [Зыкова и др., 2019].

Medicago sativa L.: эргазиофит; выращивается как кормовой, встречается у жилья, на полях, залежах, у дорог, на лугах, в светлых лесах. 1933 г. – Т: бассейн р. Лебедь в устье р. Тибезя [Крылов, 1933]. 1950-е гг. – У: Балыкча (NS0021022), кордон Чири [Золотухин, 1983]. 1990-е гг. – Г, М: Майма [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – ЧМ: Анос [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Укс: Усть-Кокса (iNat102811794).

Medicago varia Martyn: ксенофит; у дорог, в населённых пунктах, на пустырях, залежах, в посевах. 2009 г. – Г [Зыкова, 2015а]. 2010-е гг. – М: Карлушка, Дубровка, Майма [Зыкова, 2015а], У: Акташ [Эбель и др., 2016]. 2020-е гг. – ЧМ: Усть-Сема (iNat89075883), Ш: Черга (iNat90057588).

Melilotus officinalis (L.) Pall.: эргазиофит; культивируется в качестве кормового и медоносного, встречается у дорог, на полях, лугах, залежах, в населённых пунктах. 1951 г. – Укн: Коргон [Курбатский, 1994]. 1980-е гг. – Ш: бассейн р. Марчела, устье р. Сема, О: бассейн р. Табатой [Пшеничная, 1997]; У: среднее течение р. Чулышман, О: устье р. Чуи [Курбатский, 1994]; Укс: долины рек Мульта, Кучерла, Кураган, Ак-Кем, Зайчиха [Артёмов, 1993], Усть-Кокса (NS0048466). 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Новотроицк [Силантьева, 1994]. 2000–2010-е гг. – О: Хабаровка, Шашикман, Кулада [Ачимова, 2004]; Г, М: повсеместно, ЧМ: Усть-Сема, Ш: Камлак, Черга, Шебалино и др., О: долина р. Урсул [Ильин, Федоткина, 2008]; долина р. Чуя (О, У) [Ваганов, 2004]; Т: Артыбаш, Усть-Лебедь, ЧМ: Чемал, О: перевал Чеке-Таман, Тукта, К: Курай [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – У: Акташ (iNat112822794).

Trifolium hybridum L.: эргазиофит; культивируется как кормовой и медоносный, встречается у дорог, на пустырях, залежах, по берегам, на лугах, в светлых лесах. 1950-е гг. – Г (NS0048451), М: Кызыл-Озёк (NS0048452), Укс: Амур (NS0048453), Абай (NS0048454). 1960–1970-е гг. – Ч: между Чоей и Сугулом [Крылов, Сергиевская, 1964], Т: Дмитриевка (NS0048463), Яйлю и все кордоны АГЗ (Т, У) [Золотухин, 1983]. 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Новотроицк [Силантьева, 1994], широко в Г, М, Ч, Т [Студеникина, 1999]. 2000-е гг.

– Ч: Югала, Ынырга, Т: Артыбаш [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – Ш: Черга (iNat90043986), Мухорчерга (iNat128271106), Укс: Банное (iNat128099347).

Vicia hirsuta (L.) Gray: ксенофит; у дорог, на полях, залежах, насыпях, проникает на луга, образует заросли. 2010 г. – М: Майма [Зыкова, 2012]. 2010-е гг. – ЧМ: Анос [Зыкова, 2015а], Г [Zykova et al., 2020], М: Дубровка*, Карлушка*, Соузга*, Рыбалка*. 2020-е гг. – ЧМ: Чемал (iNat54527606).

GERANIACEAE

Erodium cicutarium (L.) L'Her.: ксенофит; на полях, залежах, пустырях, у дорог. 1935 г. – Укн: Чёрный Ануй [Крылов, 1935]. 1953 г. – О: Теньга (NS0022470). 1961 г. – ЧМ: Чемал (NS0022467). 1980-е гг. – Укс: долины рек Мульта, Кураган [Артёмов, 1993], Усть-Кокса (NS0022463), Юстик (NS0022465); долины рек Курата, Табатой (О), Каспа (Ш), Анос (ЧМ) [Пшеничная, 1997]; Т: кордон Байгазан, У: кордон Беле [Золотухин, 1983]. 1990-е гг. – Ч: Уймень [Силантьева, 1994]; Г, М: Майма, Соузга [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – долина р. Чуя от устья до Чибита [Ваганов, 2004]; О: Онгудай, Иня, Малый Яломан, долина р. Урсул, У: Акташ, ЧМ: Элекмонар, Еланда, М: Манжерок, Кызыл-Озёк, Ш: долина р. Семы и её притоков [Ильин, Федоткина, 2008; Зыкова, 2015а].

LAMIACEAE

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Nyl.: ксенофит; у дорог, на полях, в огородах, вблизи жилья. 1935 г. – Т: Яйлю [Хомутова и др., 1938]. 1937 г. – Г, М: Усть-Муны, ЧМ: Эликманар, Ш: Черга [Крылов, 1937]. 1947 г. – ЧМ: Чемал (NS0048395). 1952 г. – Т: Гурьяновка (NS0048393). 1978 г. – Ч: Чоя (NS0048394). 1984 г. – Укс: Усть-Кокса (NS0048392). 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Чурия [Силантьева, 1994]. 2000–2010-е гг. – М: Дубровка, Манжерок, Ч: Паспаул, Т: Турочак, О: Малый Яломан [Зыкова, 2015а], М: повсеместно, Укс: Тюнгур, Катанда, Нижний Уймон, Берёзовка, Огневка, Кайтанак, Ш: Камлак, Шебалино, Кумалыр, Топучая, Ч: Сугул, Верх-Пьянково, Киска, Каракокша, Ынырга, Ускуч, Т: Озеро-Куреево, Дмитриевка, Удаловка, Санькин

Аил, Тондошка, Кибезень, У: низовья р. Чулышман [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – О: Онгудай (iNat104513803), ЧМ: Куюс (iNat133640945).

Galeopsis speciosa Mill.: ксенофит; у дорог, в посевах, на залежах, пустырях, вблизи жилья. 1980-е гг. – Ш: устье р. Сема, бассейн р. Марчела, ЧМ: долина р. Анос [Пшеничная, 1997]. 2000-е гг. – Г, М: Майма, Александровка, Известковый, Манжерок, Кызыл-Озёк, Бирюля, Ш: бассейн р. Сема от устья до Топучей [Ильин, Федоткина, 2008; Зыкова, Эрст, 2012; Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – ЧМ: Куюс (iNat133641721).

Leonurus quinquelobatus Gilib.: ксенофит; у дорог, на пустырях, залежах, по берегам, вблизи жилья. 1937 г. – ЧМ: Анос [Крылов, 1937]. 1990-е гг. – Ч: Уймень [Силантьева, 1994], М: Рыбалка [Крестовская, 1997], Г [Студеникина, 1999]. 2010-е гг. – М: повсеместно, Ч: Чоя, ЧМ: Узнезя, Чепош [Зыкова, 2015а], Т: Турочак*. 2020-е гг. – Ш: Черга (iNat90043971), Камлак (iNat127634149), ЧМ: Усть-Сема (iNat89119951).

Mentha suaveolens Ehrh.: эргазиофит; выращивается как лекарственный и эфиромасличный, встречается по улицам, у дорог. 2010 г. – Г [Зыкова, 2014а]. 2010-е гг. – М: Карасук [Зыкова, 2014а], Манжерок [Зыкова, 2017], Дубровка*, Кызыл-Озёк*; Т: Артыбаш [Зыкова, 2015б], Турочак, Кибезень [Зыкова, 2017], Иогач*, Яйлю*.

MALVACEAE

Malva pusilla Sm.: ксенофит; в огородах, на пустырях, у дорог. 1935 г. – Г, М: Александровка, ЧМ: Чемал, Укс: Верхний Уймон, Укн: Коргон [Крылов, 1935]. 1983 г. – Укс: Тюнгур (NS0048427). 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: Новотроицк, Чурия [Силантьева, 1994]. 2000–2010-е гг. – Ш: бассейн р. Катунь [Хмельва, 2005]; М: повсеместно, Ч: Паспаул, Чоя, ЧМ: Узнезя, Аскат, Анос, Укс: Усть-Кокса, О: Малый Яломан, Иня [Зыкова, 2015а].

Malva verticillata L.: ксенофит; у дорог, на мусорных местах, пустырях, в огородах, вблизи жилья, злостный сорняк. 1935 г. – У: устье р. Башкауз, Ш: Шебалино, Т: долина р. Лебедь между устьями рек Таволока и Салазан [Крылов, 1935]. 1950 г. – О: Большой

Яломан [Власова, 1996]. 1980-е гг. – Ш: бассейн р. Марчела, устье р. Семы, **Чм**: Еланда [Пшеничная, 1997], АГЗ (Т, У) [Золотухин, 1983]. 2000-е гг. – О: Иня, Боочи [Пяк, Эбель, 2001], Белый Бом [Ваганов, 2004]; Г, **М**: Черемшанка, Майма, **Чм**: Чемал [Шауло и др., 2010]; У: Акташ [Зыкова, 2014а], Ш: Мьюта, Кумалыр [Ильин, Федоткина, 2008]. 2010-е гг. – М: повсеместно, Т: Турочак, О: Малый Яломан, Онгудай, **Укс**: Усть-Кокса, **К**: Курай [Зыкова, 2015а], **Ч**: Сугул*. 2020-е гг. – Т: Усть-Пыжа (iNat141597174).

ONAGRACEAE

Epilobium adenocaulon Hausskn.: ксенофит; у дорог, на залежах, в населённых пунктах. 1996 г. – **Ч**: Чоя [Зыкова, 2015а]. 2000-е гг. – Г, **Т**: Артыбаш [Зыкова, 2015а], **М**: Кызыл-Озёк [Зыкова, 2020б]. 2020-е гг. – **Чм**: Усть-Сема (iNat132970150).

Epilobium pseudorubescens A. K. Skvortsov: ксенофит; по берегам в населённых пунктах, у дорог и жилья, на пустырях и залежах. 1985 г. – **Ч**: Весёлая Сейка [Эбель, 2013]. 2010-е гг. – **М**: Карлушка, **Т**: Иогач [Зыкова, 2014б]; Г, **М**: Кызыл-Озёк [Зыкова, 2015а]; **Ч**: Чоя, **Т**: Турочак [Зыкова и др., 2019]. 2020-е гг. – **М**: Манжерок (iNat149908029).

Oenothera villosa Thunb.: ксенофит; у дорог, на лугах, пустырях, в населённых пунктах, по берегам рек. 1983 г. – **Укс**: Усть-Кокса, 1985 г. – **Ч**: между Сугулом и Паспаулом. 2000 г. – **У**: Чибит, долина р. Чуя между устьями рек Боки (**О**) и Бельгебаш (**У**) [Эбель, 2008]. 2000–2010-е гг. – Г, **М**: Майма, Черемшанка [Шауло и др., 2010], Майма*, Рыбалка*, Черемшанка*, Манжерок*, **Чм**: Чемал [Зыкова, 2014а], Чепош*, Анос*, **Т**: устье р. Лебедь [Зыкова, 2015а], Иогач [Зыкова, 2020а], **У**: Акташ [Зыкова, 2017]. 2020-е гг. – **Укс**: Верхний Уймон (iNat101812585), **Чм**: Эдиган (iNat54400058), Усть-Сема (iNat89068491).

PLANTAGINACEAE

Plantago lanceolata L.: ксенофит; у дорог, жилья, по берегам, на пустырях, полях, залежах, лугах, в светлых лесах. 1952 г. – **Т**: Гурьяновка (NS0048404), 1956 г. – **Т**: Турочак [Крылов, Сергиевская, 1964]. 1960-е гг. – **Ч**: долина р. Иши между Чоей и Сугулом [Кры-

лов, Сергиевская, 1964]. 1981 г. – **Т**: Яйлю [Золотухин, 1983]. 1987 г. – **Ч**: Весёлая Сейка (NS0013271). 1990-е гг. – Г [Зыкова, 2002], **М**: Майма, Кызыл-Озёк, Алфёрово, Дубровка, **Т**: Дайбово [Студеникина, 1999, 2000]. 2000-е гг. – **М**: Союзга, Карлушка, Манжерок, **Т**: Артыбаш, Иогач, Усть-Лебедь, Верх-Бийск [Зыкова, 2015а], **М**: повсеместно, **Ч**: Верх-Пьянково, Каракокша, **Т**: Озеро Куреево, Дмитриевка, Удаловка, Санькин Аил, Тондошка, Кибезень, в долинах рек Тулой, Пыжа [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – **Чм**: Чемал (iNat128416563).

POACEAE

Echinochloa crus-galli (L.) P. Beauv.: ксенофит; в посевах, на залежах, у дорог, в населённых пунктах, по берегам, на лугах. 1914 г. – **Т**: Кибезень [Крылов, 1914]. 1928 г. – **Чм**: Узнезя [Крылов, 1928]. 1934 г. – **Т**: Яйлю [Хомутова и др., 1938]. 1948 г. – **Ч**: Чоя (NS0048442). 1952 г. – **М**: Подгорное (NS0048445), **Т**: Аинка (NS0048444). 1983 г. – **Укс**: Тюнгур (NS0048443). 1990-е гг. – **Ч**: Уймень, **Т**: Новотроицк, Чуря [Силантьева, 1994]; Г, **М**: Майма, **Ч**: Паспаул, **Т**: Дайбово [Студеникина, 1999], **О**: устье р. Большой Яломан [Пяк и др., 2000]. 2000-е гг. – **У**: Чибит [Пяк, Эбель, 2001]; **Укс**: долины рек Чарыш, Ануй [Ильин, Федоткина, 2008]; **М**: Дубровка, Союзга, Карлушка, Манжерок, Рыбалка, Кызыл-Озёк, **Чм**: Анос, **Т**: Турочак, Иогач, **Ш**: Мьюта, Камлак [Зыкова, 2015а].

Eragrostis amurensis Prob.: ксенофит; у дорог, на песках и галечниках. 1998 г. – **Ч**: Паспаул [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – между **О**: р. Боки и **У**: р. Бельгебаш [Пяк, Эбель, 2001]; Г, **М**: Союзга [Шауло и др., 2010]; **Чм**: Чемал, **О**: Иня [Зыкова, 2014а]; **Т**: Турочак, Усть-Лебедь, **М**: широко, **Ч**: Сугул, Чоя, **Чм**: Анос, Чепош, **О**: Малый Яломан [Зыкова, 2015а]; **Ш**: Черга [Зыкова, 2017]; **Т**: Артыбаш [Зыкова, 2022].

Hordeum jubatum L.: ксенофит; у дорог, на пустырях, в населённых пунктах, степях, по галечникам. 1999 г. – **О**: Семинский хребет [Пяк и др., 2000]. 2000-е гг. – **У**: долина р. Чуя у устья р. Бельгебаш [Пяк, Эбель, 2001], Акташ [Эбель, 2008], Улаган, Балыктулюль [Зыкова, 2015а], **О**: Теньга, устье р. Чуя

[Ильин, Федоткина, 2008], Туэкта [Шауло и др., 2010], парк Чуй-Оозы [Зыкова, 2017]; Г [Зыкова, 2014б]; М: Кызыл-Озёк, Майма, Чм: Усть-Сема, Чемал, Укс: Усть-Кокса [Зыкова, 2015а]; К: трасса Чеган-Узун – Акташ*. 2020-е гг. – Укн: трасса Ело – Ябоган (iNat30933917).

Lolium multiflorum Lam.: эргазиофит; выращивается в составе газонных травосмесей, нередок у дорог, в населённых пунктах, на пустырях, нарушенных лугах, по берегам. 2013 г. – М: между Дубровкой и Карлушкой [Зыкова, 2014б]. 2017 г. – М: Манжерок [Зыкова и др., 2019]. 2019 г. – Г [Зыкова, 2021].

Lolium perenne L.: ксенофит; у дорог, жилья, на полях, пустырях, галечниках. 2008 г. – Г [Зыкова и др., 2019]. 2010-е гг. – Т: Иогач, Чм: Узнезя [Зыкова и др., 2019], М: Кызыл-Озёк [Зыкова, 2020б].

Panicum miliaceum L. s. l.: эргазиофит; в посевах, на залежах, у дорог. 1961 г. – Чм: Чемал [Никифорова, 1990]. 1979 г. – Т: кордон Байгазан [Золотухин, 1983]. 1980-е гг. – Чм: бассейн р. Анос, Ш: устье р. Сема, бассейн р. Каспа [Пшеничная, 1997], О: устье р. Большой Яломан [Пяк и др., 2000]. 1990-е гг. – Г [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – У: Чибит [Пяк, Эбель, 2001], О: Семинский хребет [Ачимова, 2004], М: Майма [Шауло и др., 2010], Карлушка*, Подгорное*, Ш: Мыюта [Зыкова, 2014а], Т: Турочак [Зыкова, 2017], О: Семинский перевал*.

Setaria pumila (Poir.) Roem. & Schult.: ксенофит; у дорог, в населённых пунктах, на полях, пустырях, залежах, по галечникам. 1914 г. – Чм: Анос [Крылов, 1914], Узнезя (NS0048431). 1928 г. – Чм: Чемал, Ш: Мыюта, О: низовья р. Сумульта [Крылов, 1928]. 1934 г. – Т: Яйлю [Хомутова и др., 1938]. 1948 г. – Ч: Чоя (NS0048436). 1952 г. – Т: Аинка (NS0048435), Тютельга (NS0048432), Чм: Элекмонар (NS0048437), У: Коо (NS0048434). 1990-е гг. – Ч: Уймень, Т: низовья р. Пыжа [Силантьева, 1994]; Г, М: Майма, Черемшанка, Ч: Паспаул [Студеникина, 1999]. 2000–2010-е гг. – М: Манжерок*, Дубровка*, Чм: Усть-Сема*, Ш: Камлак*, О: Малый Яломан*; М: повсеместно, Чм: повсеместно, Ш: от устья р. Сема до её истоков, Укн: долина р. Чарыш (Коргон, Тюдрала, Усть-Кан) и её при-

токов, О: бассейн р. Урсул, Укс: долины рек Тюнгур, Кучерла, Катанда, Уймонская степь, Ч: долина р. Иши и её притоков, Т: бассейн р. Бия и её притоков, берега Телецкого озера, У: долина р. Чулышман, бассейн р. Башкаус (Улаган, Балыктуюль, Паспарта) [Ильин, Федоткина, 2008].

POLYGONACEAE

Rumex acetosella L.: ксенофит; у дорог, в населённых пунктах, на пустырях, залежах, по берегам, на сухих лугах, в светлых лесах. 1950-е гг. – северные и центральные районы [Куминова, 1960]. 1980-е гг. – кордоны АГЗ, Яйлю, низовья р. Кыга, галечники Телецкого оз. (Т, У) [Золотухин, 1983]; Семинский хребет – повсеместно (Ш, Чм, О) [Пшеничная, 1997]; Укс: долины рек Кураган, Зайчиха [Артёмов, 1993], устье р. Мульта [Кашина, 1992]. 1990-е гг. – Ч: низовья р. Уймень, Т: р. Пыжа [Силантьева, 1994]; Г, М: Майма, Ч: долина р. Саракочка, Т: Турочак, Дайбово [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – О: Шашикман, Кулада, Онгудай [Ачимова, 2004]; Т: Артыбаш*, Иогач*, Яйлю*, М: повсеместно [Ильин, Федоткина, 2008]. 2020-е гг. – Укс: Усть-Кокса (iNat64162867), Чм: Чемал (iNat123811635).

ROSACEAE

Malus baccata (L.) Borkh.: эргазиофит; выращивается для озеленения и как плодородное, встречается в светлых лесах, кустарниках, по берегам, в оврагах, у дорог. 1995 г. – Г, М: Дубровка [Студеникина, 1999]. 2010-е гг. – Чм: Узнезя [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Чм: Чемал (iNat132160856), Ш: Черга (iNat115387939), Укс: Верхний Уймон (iNat101866670).

Potentilla norvegica L.: ксенофит; у дорог, на пустырях, в населённых пунктах, на лугах. 1933 г. – Т: Турочак [Крылов, 1933]. 1936 г. – Т: Яйлю [Хомутова и др., 1938]. 1986 г. – Укс: долина р. Мульта [Артёмов, 1993]. 1990-е гг. – О: долина р. Большая Сумульта, Ч: Уймень [Силантьева, 1994], Т: Верх-Бийск, Дайбово [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – У: озеро Джулукуль [Ильин, Федоткина, 2008]. 2010-е гг. – М: Майма [Зыкова, 2015а], Рыбалка, Кызыл-Озёк [Зыкова, 2017], Ч: Советское*, Т: Артыбаш*, Усть-Ле-

бедь*, Иогач*. 2020-е гг. – Г [Зыкова, 2021], Ч: Ускуч (iNat153023014), М: Манжерок (iNat91128903), ЧМ: Чемал (iNat132462760), Укс: Усть-Кокса (iNat30933167).

Prunus tomentosa Thunb.: эргазиофит; выращивается в качестве плодового растения, разрастается на заброшенных участках, у дорог. 2015 г. – Г, М: Майма, Кызыл-Озёк, ЧМ: Узнезя [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – ЧМ: Еланда (iNat54123303), Чемал (iNat135346338), Ш: Черга (iNat79762170), О: Купчегень (iNat114718212).

RUBIACEAE

Galium aparine L.: ксенофит; в посевах, по окраинам полей, у дорог, вблизи жилья, по берегам. 1908 г. – О: Акбом (NS0046016). 1948 г. – О: Иня (NS0046018). 1980-е гг. – Укс: Тюнгур (NS0043699); долины рек Ак-Кем, Мульта, Зайчиха [Артёмов, 1993]; Укн: Кырлык (NS0043698); Семинский хребет (ЧМ, Ш, О): повсеместно [Пшеничная, 1997]. 1990-е гг. – Г [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – О: Шашикман, Кулада, Ело [Ачимова, 2004]. 2010–2020-е гг. – М: Майма, Известковый, У: Акташ, Укс: Усть-Кокса, О: слияние рек Чуя и Катунь [Зыкова, 2015а]; Укн: Усть-Кумир (iNat130209357).

Galium mollugo L.: ксенофит; у дорог, на полях, залежах, проникает на луга. 1986 г. – Ч: Каракокша (NS0013332). 1990-е гг. – Ч: долина р. Сараккокша, Т: Верх-Бийск [Студеникина, 1999], Г [Зыкова, 2002]. 2000-е гг. – У: Чибит, О: Акбом [Пяк, Эбель, 2001], Ч: Чоя, М: Кызыл-Озёк, Дубровка, Майма, Черемшанка, Известковый, Т: Артыбаш, ЧМ: Усть-Сема, Укн: Ябоганский перевал [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Ш: Черга (iNat79744125), ЧМ: Чемал (iNat132462761), Узнезя (iNat85119239), О: Хабаровка (iNat90523879), Укн: Ябоган (iNat127959973), Усть-Кумир (iNat130209386), Коргон (iNat130335894); Укс: Сугаш (iNat64110923), Кайтанак (iNat64520450).

SAPINDACEAE

Acer negundo L.: эргазиофит; использовался в озеленении, обычен у дорог, в населённых пунктах, по берегам водоёмов, в оврагах, пойменных лесах, образует заросли. В РА

введён в культуру в 1935 г. [Эбель, 2001], тогда же, по-видимому, и начал дичать. Коллекторами не собирался. Первые сборы – с 1990-х гг. – Г [Студеникина, 1999]. 2000-е гг. – М: Манжерок, Майма, Соузга, Рыбалка, Алфёрово, ЧМ: Чемал, Анос [Зыкова, 2015а]. 2020-е гг. – Ч: Сугул*, Т: Кебезень (iNat78435525), ЧМ: Усть-Сема (iNat94538938), Ш: Черга (iNat115385241), Барлак (iNat132279362).

ULMACEAE

Ulmus pumila L.: эргазиофит; используется в озеленении, встречается у дорог, на пустырях, по берегам, в светлых лесах. 1995 г. – Г, М: Дубровка [Студеникина, 1999]. 2010-е гг. – отмечается активное расселение в Г.

Обсуждение результатов

Наибольшее число инвазионных видов встречается в северных районах республики, характеризующихся тёплым и влажным летом, мягкими зимами, имеющих развитые отрасли сельского хозяйства и принимающих на себя основную часть туристического потока. Центральные и юго-восточные районы значительно меньше подвержены растительным инвазиям: здесь, при внедрении во флору чужеродных, преимущественно мезофитных, видов, лимитирующим фактором выступает суровый резко континентальный климат, обусловленный как расположением территории внутри континента, так и орографическими особенностями местности, характеризующимися среднегорным и высокогорным типом рельефа [Модина, 1997].

К настоящему времени больше всего инвазионных видов в расположенных на севере Горно-Алтайске (66) и Майминском р-не (65), чуть меньше в Чемальском (58) и Турочакском (51), ещё меньше в Шебалинском (46) и Чойском (45) районах, значительно меньше в центральных и юго-восточных районах – в Улаганском (35 видов, 13 из них встречаются только на кордонах заповедника), Усть-Коксинском (32), Онгудайском (29), Усть-Канском (20). В Кош-Агачском районе, приравненном по природно-климатическим условиям к районам Крайнего Севера [Постановление..., 2021], отмечено всего 9 видов: *Amaranthus retroflexus*, *Bunias orientalis*,

Hordeum jubatum, *Lepidium ruderales*, *Malva verticillata*, *Matricaria discoidea*, *Melilotus officinalis*, *Nonea rossica*, *Tripleurospermum inodorum*, при этом встречаются они сравнительно редко и только на нарушенных местообитаниях; не представляя значительной опасности биоразнообразию юго-восточного Алтая: большинство выступает здесь в роли колонофитов.

Первыми видами, инвазивными в настоящее время, зарегистрированными на территории РА в начале XIX в., были *Amaranthus retroflexus*, *Arctium lappa*, *Cirsium vulgare*, *Echinochloa crus-galli*, *Galium aparine*, *Setaria pumila*. К середине XX в. в Горный Алтай проникли ещё 26 видов: *Acer negundo*, *Armoracia rusticana*, *Bassia scoparia*, *Bunias orientalis*, *Centaurea jacea*, *Cichorium intybus*, *Echium vulgare*, *Elsholtzia ciliata*, *Erigeron canadensis*, *Erodium cicutarium*, *Inula helenium*, *Leonurus quinquelobatus*, *Malva pusilla*, *M. verticillata*, *Matricaria discoidea*, *Medicago sativa*, *Melilotus officinalis*, *Nonea rossica*, *Plantago lanceolata*, *Potentilla norvegica*, *Rumex acetosella*, *Silene noctiflora*, *Sisymbrium officinale*, *Trifolium hybridum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Xanthium strumarium*. В XXI в. из значительного числа попавших на территорию РА чужеродных видов расселение десяти приобрело инвазивный характер: *Heracleum sosnowskyi*, *Arctium minus*, *Solidago canadensis*, *Galega orientalis*, *Medicago varia*, *Vicia hirsuta*, *Mentha suaveolens*, *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, *Prunus tomentosa*.

Подавляющее большинство видов впервые было зарегистрировано на севере республики, лишь некоторые виды сначала были обнаружены на юго-востоке РА: *Centaurea jacea* (в Улаганском р-не, единично, видимо ушёл из посева, но не натурализовался), *Galium aparine*, *Nonea rossica*, *Matricaria discoidea*. Ксеромезофитный вид *Nonea rossica* не зарегистрирован в северных, с высоким уровнем увлажнения, районах.

При анализе повременного вселения видов в районы РА, выявлено, что больше всего первых местонахождений видов обнаружено в находящихся на севере Горно-Алтайске, Майминском и Турочакском районах (по 17 видов), меньше всего – в расположенных в

центре и на юго-востоке РА Кош-Агачском (1), Онгудайском и Шебалинском (по 3), Усть-Канском и Улаганском (по 5) районах. В XX в. больше всего видов расселилось в северных Горно-Алтайске (36), Турочакском (35), Чойском (34) и Майминском (31) районах; меньше всего – в юго-восточном Кош-Агачском (4) и юго-западном Усть-Канском (8) районах.

Самыми широко распространёнными видами, встречающимися на нарушенных территориях во всех районах РА (где-то часто и обильно, где-то единично) являются *Amaranthus retroflexus*, *Bunias orientalis*, *Matricaria discoidea*, *Melilotus officinalis*, *Tripleurospermum inodorum*. В десяти административных районах из одиннадцати встречаются *Echium vulgare*, *Erodium cicutarium*, *Galium mollugo*, *Lepidium ruderales*, *Malva verticillata*, *Setaria pumila*; в девяти районах известны *Echinochloa crus-galli*, *Elsholtzia ciliata*, *Lepidium densiflorum*, *Malva pusilla*, *Rumex acetosella*.

Основные способы проникновения – случайная интродукция диаспор сорных растений с семенным и посадочным материалом и посредством транспорта (46 ксенофитов), а также преднамеренная интродукция видов в качестве декоративных, медоносных, кормовых, лекарственных растений и последующий их уход из культуры (21 эргазиофит). Доля эргазиофитов в инвазивной флоре РА (31%) меньше, чем в инвазивной флоре Сибири в целом (43%) [Чёрная..., 2016], что объясняется сравнительно меньшей ролью в исследуемом регионе представителей семейств Rosaceae, Ulmaceae и др., а также изменением способа проникновения у ряда видов. Так, например, *Heracleum sosnowskyi*, *Galega orientalis*, *Lotus corniculatus*, испытывающиеся или выращивающиеся в некоторых регионах Сибири в качестве кормовых растений и «дичающие» из культуры, в РА проникли случайным образом.

Инвазионные виды РА составляют 11 из 29 видов растений, включенных в «Топ-100 инвазионных видов России» [Самые..., 2018]: *Acer negundo*, *Amaranthus retroflexus*, *Echinocystis lobata*, *Epilobium adenocaulon*, *Erigeron canadensis*, *Galinsoga parviflora*, *G. quadriradiata*, *Heracleum sosnowskyi*, *Hordeum jubatum*, *Impatiens glandulifera*, *Solidago*

canadensis. Большинство чужеродных видов, включённых в «Чёрную книгу флоры Сибири» [2016], встречаются на территории РА, 35 из них являются в исследуемом регионе инвазивными, расселение других пока не приобрело агрессивный характер.

Большинство видов обычно на нарушенных местообитаниях – у дорог, на полях, пустырях и залежах, в населённых пунктах и по берегам водоёмов, подвергающихся высокой антропогенной нагрузке. Наиболее активными «видами-эдификаторами», образующими обширные, часто монодоминантные популяции, проникающими в естественные местообитания (леса, луга, степи) являются инвазионные в Сибири в целом [Чёрная..., 2016] *Acer negundo*, *Centaurea jacea*, *Echinocystis lobata*, *Erigeron canadensis*, *Helianthus tuberosus*, *Heraclеum sosnowskyi*, *Impatiens glandulifera*, *Pastinaca sativa* var. *sylvestris*, *Solidago canadensis*, *Trifolium hybridum*, а также не включённые в «Чёрную книгу флоры Сибири» [2016] *Bunias orientalis*, *Cirsium vulgare*, *Cichorium intybus*, *Galega orientalis*, *Galium mollugo*, *Inula helenium*, *Rumex acetosella*.

В спектре жизненных форм преобладают малолетники – 38 видов, среди них 23 однолетника (35%); многолетников – 29: 25 травянистых растений (37%) и 4 кустарника (6%). В инвазивной флоре Сибири наблюдается схожее соотношение: однолетников – 38%, многолетних трав – 31%, деревьев и кустарников – 10% [Чёрная..., 2016]. Инвазивная флора России, например, включает 41% многолетних трав, 28% однолетних растений, 15% кустарников, при этом, по сравнению с Сибирью, участие кустарников повышено в Европейской России, многолетних трав – на Дальнем Востоке [Vinogradova et al., 2018].

В числе инвазионных видов в РА – *Sonchus oleraceus*, являющийся самым широко распространённым чужеродным видом в мире. Он встречается в 48% регионов, которые охватывают 42% наземной территории мира. Среди видов, имеющих инвазионный статус, *Sonchus oleraceus* занимает четвёртое место, встречаясь в 108 регионах из 349 [Pušek et al., 2017]. В числе 11 самых широко распространённых в мире чужеродных видов [Pušek et al., 2017] находится также *Echinochloa crus-galli*.

Наибольшее число инвазионных видов содержится в семействах Asteraceae (15), Poaceae и Fabaceae (по 7), именно эти три семейства, как установлено [Pušek et al., 2017], вносят наибольший вклад в унификацию мировой флоры.

Заключение

В Республике Алтай к настоящему времени насчитывается 67 инвазионных видов, содержащихся в 57 родах и 20 семействах. Наибольшее число видов встречается в северных районах, природные условия юго-восточных районов являются сдерживающим фактором при внедрении и натурализации чужеродных видов. Основной способ проникновения – саморасселение (46 вида). В северных районах обнаружены первые по времени проникновения на территорию РА местонахождения 63 видов, в юго-восточных – 4 видов. Во всех районах, по крайней мере единично, встречаются 5 видов, 18 видов распространены пока только в северных районах РА. В начале XX в. впервые обнаружены 6 инвазионных в настоящее время видов, к середине XX в. зарегистрировано ещё 26, в XXI в. – 10 видов. Среди инвазионных видов РА – 11 из числа самых опасных чужеродных видов России, 35 – из числа инвазионных на территории Сибири. Инвазионных видов в РА больше, чем в среднем по российским регионам (27 ± 17) [Vinogradova et al., 2018]; агрессивный характер проявляют более 20% видов чужеродной флоры РА. Объясняется это благоприятным климатом в северных районах, активной в последние десятилетия хозяйственной деятельностью, лавинообразно нарастающим потоком туристов (соответственно ростом площадей нарушенных территорий и увеличением числа проходящего транспорта), а также интенсивно развивающимися торговыми связями с соседними регионами.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН № АА-АА-А21-121011290024-5 «Биологическое разнообразие криптогамных организмов и сосудистых растений Северной Азии и сопредельных территорий, их эколого-географическая характеристика и мониторинг».

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Артёмов И.А. Флора Катунского хребта (Центральный Алтай). Новосибирск, 1993. 113 с.
- Артёмов И.А., Королюк А.Ю. Флористические находки в Центральном Алтае // *Turczaninowia*. 1999. Т. 2, вып. 4. С. 37–42.
- Ачимова А.А. Флора левобережья р. Катунь (Центральный Алтай): Дис. ... канд. биол. наук. Горно-Алтайск, 2004. 277 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. 436 с.
- Ваганов А.В. Конспект флоры сосудистых растений хребта Айгулак (Алтай) // Флора и растительность Алтая. 2004. Т. 9. С. 11–72.
- Власова Н.В. *Malva L.* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 10. С. 67–69.
- Годовой доклад о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2021 году. Горно-Алтайск, 2022. 160 с.
- Данилов М.П. Флора Курайского хребта (Алтай): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1990. 331 с.
- Доронькин В.М. *Bunias L.* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 7. С. 93.
- Дорофеев В.И. Крестоцветные – *Cruciferae* (заметки по флоре Сибири) // Флора и растительность Алтая. 1996. С. 56–65.
- Дьяченко С.А. Конспект флоры плато Укок // Флора и растительность Алтая. 1995. С. 85–106.
- Золотухин Н.И. Адвентивные растения на территории Алтайского заповедника // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1528–1533.
- Золотухин Н.И. Многолетняя динамика адвентивной флоры в посёлке Яйлю и на кордонах Алтайского заповедника // Антропогенные воздействия на природу заповедников // Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 1990. С. 107–118.
- Золотухин Н.И. Новые данные по динамике адвентивной флоры в Алтайском заповеднике // Многолетняя динамика природных процессов и биологическое разнообразие заповедных экосистем Центрального Черноземья и Алтая: Труды Центр.-Чернозёмного гос. заповедника. 1997. Вып. 15. С. 181–187.
- Золотухин Н.И. Флористические находки в Республике Алтай // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 3. С. 77–80.
- Зуев В.В. *Elisanthe* (Fenzl) Reichb. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1993. Т. 6. С. 59–62.
- Зыкова Е.Ю. Флора города Горно-Алтайска и его окрестностей // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 93–99.
- Зыкова Е.Ю. Новые находки адвентивных видов на Алтае // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 1 (9). С. 50–54.
- Зыкова Е.Ю. Новые находки адвентивных видов во флоре Республики Алтай // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014а. Т. 119, вып. 1. С. 80–81.
- Зыкова Е.Ю. Новые данные о распространении адвентивных видов во флоре Республики Алтай // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2014б. Т. 119, вып. 6. С. 74–76.
- Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015а. № 3 (19). С. 72–87.
- Зыкова Е.Ю. Новые и редкие виды адвентивных растений во флоре Новосибирской области, Алтайского края и Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015б. № 2 (18). С. 68–71.
- Зыкова Е.Ю. *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Centaurea jacea L.*, *Echium vulgare L.* // Чёрная книга флоры Сибири. Новосибирск: Гео, 2016. С. 45–56, 88–91, 149–153.
- Зыкова Е.Ю. Новые данные о распространении адвентивных видов на Алтае // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122, вып. 6. С. 64–66.
- Зыкова Е.Ю. Находки адвентивных видов в Республике Алтай // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2019а. Т. 124, вып. 6. С. 66–68.
- Зыкова Е.Ю. Выявление потенциально инвазивных видов на территории Алтайского государственного природного биосферного заповедника // Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике. Вып. 1. Горно-Алтайск: ФГБУ «Алтайский государственный заповедник», 2019б. С. 61–67.
- Зыкова Е.Ю. Новые местонахождения адвентивных видов в Республике Алтай // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2020б. Т. 125, вып. 4. С. 45–46.
- Зыкова Е.Ю. Потенциально инвазивные виды растений у границ Алтайского государственного природного биосферного заповедника // Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике. Вып. 2. Горно-Алтайск: ФГБУ «Алтайский государственный заповедник», 2020а. С. 60–65.
- Зыкова Е.Ю. Новинки в адвентивной флоре Республики Алтай // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2021. Т. 126, вып. 6. С. 52–54.
- Зыкова Е.Ю. О некоторых инвазивных видах растений у границ Алтайского биосферного заповедника // Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике. Вып. 4. Горно-Алтайск: ФГБУ «Алтайский государственный заповедник», 2022. С. 44–47.
- Зыкова Е.Ю., Анькова Т.В. Дополнения к адвентивной флоре Республики Алтай // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122, вып. 3. С. 77–78.
- Зыкова Е.Ю., Эбель А.Л. «Black-list» флоры Республики Алтай // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Москва, Ботанический сад биологического факультета МГУ, 10–11 февраля 2022 г.). М.: Изд-во МГУ, 2022. С. 162–166.
- Зыкова Е.Ю., Эбель А.Л., Эбель Т.В., Шереметова С.А. Новые находки адвентивных видов растений в

- Республике Алтай // *Turczaninowia*. 2019. Т. 22, вып. 1. С. 143–153. DOI: 10.14258/turczaninowia.22.1.11
- Зыкова Е.Ю., Эрст А.С. Находки некоторых редких и адвентивных видов растений в Сибири // *Turczaninowia*. 2012. Т. 15, вып. 4. С. 34–40.
- Ильин В.В., Федоткина Н.В. Сосудистые растения Республики Алтай: Аннотированный конспект флоры. Горно-Алтайск, 2008. 290 с.
- Камелин Р.В., Шмаков А.И., Смирнов С.В. Флористические находки на Алтае // *Turczaninowia*. 1999. Т. 2, вып. 1. С. 6–10.
- Кашина Л.И. *Rumex* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. С. 89–106.
- Крестовская Т.В. *Leonurus* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1997. Т. 11. С. 192–195.
- Крылов П.Н. Флора Алтая и Томской губернии: В 7 т. Томск, 1901–1914. 1815 с.
- Крылов П.Н. Флора Западной Сибири: В 11 т. Томск, 1927–1949. 3550 с.
- Крылов П.Н., Сергиевская Л.П. *Trifolium* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1964. Т. 12 (2). С. 3362.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Курбатский В.И. *Melilotus* Mill. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 9. С. 193–195.
- Ломоносова М.Н. *Bassia* All. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. С. 161–163.
- Ломоносова М.Н. *Sonchus* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1997. Т. 13. С. 254–256.
- Ломоносова М.Н. *Kochia* Roth // Определитель растений Республики Алтай. Новосибирск, 2012. С. 129–130.
- Модина Т.Д. Климаты Республики Алтай. Новосибирск: Изд-во НПУ, 1997. 177 с.
- Никифоров Ю.В. Заветные травы Алтая. Барнаул, 1989. 208 с.
- Никифорова О.Д. *Panicum* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 236–237.
- Овчинникова С.В. *Sysimbrium* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 7. С. 52–56.
- Определитель растений Республики Алтай. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 701 с.
- Постановление Правительства Российской Федерации от 16.11.2021 № 1946 «Об утверждении перечня районов Крайнего Севера и местностей, приравненных к районам Крайнего Севера, в целях предоставления государственных гарантий и компенсаций для лиц, работающих и проживающих в этих районах и местностях, признании утратившими силу некоторых актов Правительства Российской Федерации и признании не действующими на территории Российской Федерации некоторых актов Совета Министров СССР» (Электронный документ) // (<http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202111170030?rangeSize=1&index=5>). Проверено 17.05.2023.
- Пшеничная И.Н. Флора сосудистых растений Семирчинского хребта (Алтай). Барнаул, 1997. 228 с.
- Пяк А.И., Эбель А.Л. Материалы к флоре Алтая // *Turczaninowia*. 2001. Т. 4, вып. 1–2. С. 86–94.
- Пяк А.И., Эбель А.Л., Эбель Т.В. Новые и редкие виды растений во флоре Алтайского края и Республики Алтай // *Krylovia*. 2000. Т. 2. № 1. С. 67–72.
- Ростовцева Т.С. Числа хромосом ряда видов семейства Ариасеае на юге Сибири // *Бот. журн.* 1976. Т. 61. № 1. С. 93–99.
- 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.
- Силантьева М.М. Флора Сумультинского хребта (Северный Алтай): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1994. 283 с.
- Силантьева М.М., Шмаков А.И., Смирнов С.В. Дополнение к флорам Республики Алтай и Алтайского края // *Turczaninowia*. 2005. Т. 8, вып. 4. С. 36–40.
- Студеникина Е.Ю. Высшие сосудистые растения флоры Бие-Катунского междуречья в пределах предгорий и низкогорий Алтая. Барнаул, 1999. 121 с.
- Студеникина Е.Ю. О редких видах Бие-Катунского междуречья в пределах предгорий и низкогорий Алтая // *Бот. журн.* 2000. Т. 85. № 1. С. 149–151.
- Флора Сибири: В 14 т. Новосибирск, 1988–2003.
- Хмельёва И.Р. Флора лугов долин рек Катунь и Чуя (Республика Алтай): Дис. ... канд. биол. наук. Горно-Алтайск, 2005. 202 с.
- Хомутова М.С., Золотовский М.В., Гончарова А.Н. Список растений Алтайского государственного заповедника // *Труды Алтайского государственного заповедника*. Вып. 2. М., 1938. С. 139–247.
- Чёрная книга флоры Сибири. Новосибирск: Гео, 2016. 440 с.
- Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Драчев Н.С., Кузьмин И.В., Доронькин В.М. Флористические находки в Западной и Средней Сибири // *Turczaninowia*. 2010. Т. 13, вып. 3. С. 69–83.
- Эбель А.Л. Новые данные о распространении крестоцветных (Brassicaceae) на юге Сибири // *Бот. журн.* 1997. Т. 82. № 12. С. 101–104.
- Эбель А.Л. К распространению видов рода *Rorippa* Scop. (Brassicaceae) в Сибири // *Krylovia*. 2000. Т. 2. № 1. С. 81–86.
- Эбель А.Л. Адвентивная флора Алтайского района (Алтайский край) // *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. Вып. 7. Барнаул, 2001. С. 112–124.
- Эбель А.Л. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Алтайской горной страны // *Turczaninowia*. 2008. Т. 11, вып. 4. С. 77–85.
- Эбель А.Л. О распространении *Epilobium pseudorubescens* (Onagraceae) в Сибири // *Turczaninowia*. 2013. Т. 16, вып. 3. С. 112–115.
- Эбель А.Л., Зыкова Е.Ю., Верхозина А.В., Михайлова С.И., Прокопьев А.С., Стрельникова Т.О., Шереметова С.А., Хрусталёва И.А. Новые сведения о распространении в Сибири чужеродных и синантропных видов растений // *Сист. зам. Герб. Томск. ун-та*. 2016. № 114. С. 16–37. DOI:10.17223/20764103.114.4
- Bánki O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Vandepitte L., Hobern D., Remsen D., Schalk P., DeWalt R.E., Keping M., Miller J., Orrell T., Aalbu R., Abbott J., Adlard R., Adriaenssens E.M., Aedo C., Aescht E., Akkari N., et al. *Catalogue of Life Checklist (version 2023-04-19)*. DOI:10.48580/dfry

- Early R., Bradley B.A., Dukes J.S., Lawler J.J., Olden J.D., Blumenthal D.M., Gonzalez P., Grosholz E.D., Ibañez I., Miller L.P., Sorte C.J.B., Tatem A.J. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities // *Nature Communications*. 2016. Vol. 7: 12485. DOI:10.1038/ncomms12485
- GBIF.org, GBIF Home Page (Electronic resource) // Available from: <https://www.gbif.org> (15 May 2023).
- Global exchange and accumulation of non-native plants / M. van Kleunen, W. Dawson, F. Essl et al. // *Nature*. 2015. Vol. 525. No. 9. P. 100–107.
- iNaturalist (Electronic resource) // Available from <https://www.inaturalist.org> (17.05.2023).
- Olmstead R.G. Are invasive plants an inevitable consequence of evolution? // *Amer. J. of Bot.* 2006. Vol. 93. No. 8. P. 1236–1239.
- Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: priority ecoregions for global conservation // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2002. 89: 199–224. DOI:10.2307/3298564
- Pergl J., Essl F., Lenzner B., 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.
- Pouteau R., Thuiller W., Hobohm C., et al. Climate and socio-economic factors explain differences between observed and expected naturalization patterns of European plants around the world // *Global Ecology and Biogeography*. 2021. Vol. 30. Iss. 7. P. 1514–1531. DOI:10.1111/geb.13316
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., 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
- Tittensor D.P., Walpole M., Hill S.L.L., et al. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets // *Science*. 2014. Vol. 346. P. 241–244. DOI:10.1126/science.1257484
- van Kleunen M., Pyšek P., Dawson W., et al. The Global Naturalized Alien Flora (GloNAF) database // *Ecology*. 2019. Vol. 100 (1): e02542. DOI:10.1002/ecy.2542
- Vinogradova Y., Pergl J., Hejda M., et al. Invasive alien plants of Russia: Insights from regional inventories // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 1931–1943. DOI:10.1007/s10530-018-1686-3
- Williamson M. *Biological Invasions*. Spring. Science & Business Media, 1996. 244 p.
- Yang Q., Weigelt P., Fristoe T.S., Zhang Z., Kreft H., Stein A., Seebens H., Dawson W., Essl F., König Ch., Lenzner B., Pergl J., Pouteau R., Pyšek P., Winter M., Ebel A.L., Fuentes N., Giehl E.L.H., Kartesz J., Krestov P., Kukuk T., Nishino M., Kupriyanov A., Villaseñor J.L., Wieringa J.J., Zeddani A., Zykova E., Kleunen M. The global loss of floristic uniqueness // *Nature Communication*. 2021. Vol. 12: 7290. DOI:10.1038/s41467-021-27603-y
- Zykova E.Yu., An'kova T.V., Lomonosova M.N. Chromosome numbers of invasive and potentially invasive species in the flora of the Republic of Altai. III. // *Turczaninowia*. 2020. 23, 1: 133–139. DOI: 10.14258/turczaninowia.23.1.15

FORMATION OF THE RANGES OF INVASIVE PLANT SPECIES IN THE REPUBLIC OF ALTAI: RESULTS OF THE CENTENNIAL NATURALIZATION

© 2023 Zykova E.Yu.

Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, 630090, Russian Federation
e-mail: elena.yu.zykova@gmail.com

Currently, 10–15% of invasive plant species are recorded in alien floras of all inhabited regions of the world, and their proportion is constantly growing. A particular problem is naturalization of alien species in the regions with high levels of endemism and species diversity, such as the Republic of Altai. We have been studying the alien flora of the Republic of Altai since the beginning of the 21st century. The ranges of 67 invasive species belonging to 57 genera and 20 families have been identified. Most of the species have been known on the territory of the Republic of Altai since the 20th century, 10 species have penetrated here in the 21st century. The main method of penetration (vector) is accidental introduction. In all areas, at least singly, there are 5 species: *Amaranthus retroflexus*, *Bunias orientalis*, *Matricaria discoidea*, *Melilotus officinalis*, *Tripleurospermum inodorum*. The orographic and climatic features of the area predetermine a greater susceptibility to invasions for the northern regions and a lesser one for the southeastern regions. Eighteen species are distributed only in the northern regions. Almost all species are found in Gorno-Altai and Mayma district, the least number of species - in Kosh-Agach district, which is characterized by the most severe climatic conditions. Thirty five species are invasive in Siberia, 11 species are among the hundred most aggressive species in Russia. Based on our own long-term research, taking into account the analysis of available publications and stock materials (Herbarium of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and Gorno-Altai State University), as well as other available data (iNaturalist, GBIF), maps of the ranges of invasive plants of the Republic of Altai were compiled. For each species, all known localities are given, indicating administrative regions, settlements, river valleys, etc., the time of discovery is noted, and links to the source are indicated.

Keywords: alien flora, annotated list, range maps, invasive species, naturalization history, the Republic of Altai.

СВЕДЕНИЯ ПО НАТУРАЛИЗАЦИИ И БИОЛОГИИ ЗАКАВКАЗСКОГО ДРЕВЕСНОГО БОГОМОЛА (*HIERODULA TRANSCAUCASICA* BRUNNER VON WATTENWYL, 1878) (MANTODEA: MANTIDAE) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 Климович К.Г.

Южный Федеральный Университет, Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Ивановского,
Ростов-на-Дону, 344090, Россия
e-mail: kostya.klimovich.2017@mail.ru

Поступила в редакцию 10.11.2021. После доработки 01.07.2023. Принята к публикации 11.08.2023

В статье приведены данные натуральных наблюдений закавказского древесного богомола (*Hierodula transcaucasica* Brunner von Wattenwyl, 1878) на территории Ростовской области, включая поведение, жизненный цикл, рост и развитие особей на разных стадиях онтогенеза. Указаны новые точки сбора в регионе, а также рассмотрены вопросы проникновения вида на данную территорию в период 2017–2021 гг.

Ключевые слова: закавказский древесный богомол, *Hierodula transcaucasica*, Mantidae, Ростовская область, Азов, Ростов-на-Дону, инвазия, дендробионты.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-93-99

Введение

Закавказский древесный богомол (*Hierodula transcaucasica* Brunner von Wattenwyl, 1878) – вид крупных богомолов из семейства Mantidae, ареал которых охватывает Дагестан [Shcherbakov, Savitsky, 2015], черноморское побережье Кавказа – обычен по всему Краснодарскому краю, вплоть до Таманского п-ова, а также на Южном берегу Крыма [Мартынов и др., 2020]. Севернее, встречается в Херсонской и Донецкой областях [Пушкар, Кавурка, 2016; Мартынов, Никулина 2020]. Восточнее встречается в Астраханской обл. [Shcherbakov & Govorov, 2021; Мартынов и др., 2022].

До относительно недавнего времени *H. transcaucasica* не отмечался в Ростовской обл. (РО).

Согласно сообщению Е.Н. Терскова, ещё одна локальная популяция *H. transcaucasica* в РО зарегистрирована на территории посёлка Маныч, Орловского района на базе ЮНЦ РАН 5 августа 2020 г. Также этим автором этот вид был найден в Ростове-на-Дону – в Советском районе 16 июня 2020 г. и в Пролетарском районе 7 ноября 2020 г. (оотека), а также на Чумбур-Косе 4 октября 2020 г. [Тер-

сков, 2021]. Новейшие находки Закавказского древесного богомола в Ростовской обл. сделаны летом 2021 г.

Цель работы: проанализировать полученные данные по результатам наблюдений жизненного цикла и биологии *H. transcaucasica* на территории Ростовской обл., а также выдвинуть предположения о способах проникновения этого вида в Ростовскую обл. в период 2017–2021 гг.

Материалы и методы

Материал. Россия: Ростовская обл., г. Ростов-на-Дону, остров Зелёный, 47.219367° с. ш., 39.773699° в. д., пляж, понтонная переправа, 29.VIII.2021, сборы Р.В. Романчука, Н.С. Елфимовой и О.А. Кладковой – 1 ♀, мёртвое имаго, длина тела 7 см (рис. 1.1 а, б). г. Ростов-на-Дону, ул. Вити Черевичкина, 47.233469° с. ш., 39.768042° в. д., тротуар, 30.VIII.2021, К.Г. Климович – 1 ♀, мёртвое имаго, длина тела 6 см (рис. 1.1 с, д).

Материал, включая вышеупомянутые экземпляры, хранится в коллекции кафедры зоологии АБиБ ЮФУ и представлен экземплярами, смонтированными на картонную плашку.

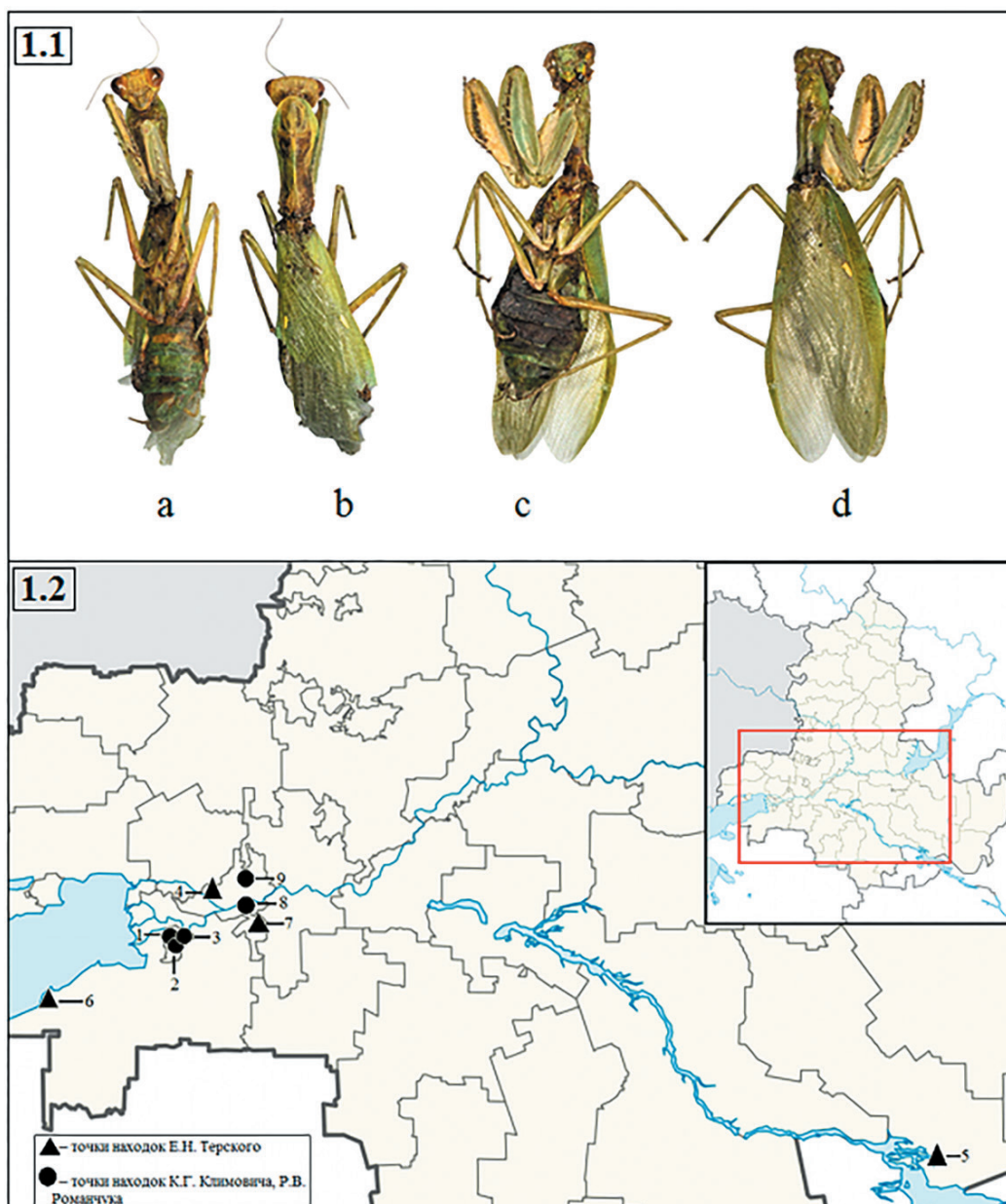


Рис. 1.1. Экземпляры *H. transcaucasica* найденные на территории г. Ростова-на-Дону: а, b – остров Зелёный, 47.219367° с. ш., 39.773699° в. д., 29.VIII.2021; с, d – ул. Вити Черевичкина, 47.233469° с. ш., 39.768042° в. д., 30.VIII.2021.

Рис. 1.2. Карта-схема Ростовской обл. с указанием пунктов сбора *H. transcaucasica* (треугольники – сборы Е.Н. Терскова, круги – сборы К.Г. Климовича, Р.В. Романчука и других коллег): 1 – г. Азов, Социалистический пер. д. 31; 2 – г. Азов, ул. Социалистическая, окрестности городского рынка; 3 – г. Азов, ул. Гоголя, д. 17; 4 – г. Ростов-на-Дону, Советский р-н; 5 – пос. Маныч, Орловский р-н, база ЮНЦ РАН; 6 – Чумбур-Коса; 7 – Ростов-на-Дону, Пролетарский р-н; 8 – г. Ростов-на-Дону, остров Зелёный, пляж, понтонная переправа; 9 – г. Ростов-на-Дону, ул. Вити Черевичкина д. 19.

Наблюдения над биологией вида проведены в летний сезон 2020 г. на территории приусадебного участка в городе Азове.

Результаты и обсуждение

В 2017 г. раздавленный взрослый самец был найден на территории города Азова. Позднее, в 2018 и 2019 гг., в Азове автором

были обнаружены две взрослые самки. Одна из особей, найденная в расположенном на приусадебном участке винограднике, летом 2019 г. отложила три оотеки, из которых летом следующего года вышло большое количество нимф. Так, в течение всего летнего сезона 2020 г. удалось наблюдать полный жизненный цикл локальной популяции *H.*

transcaucasica: выход из оотек; охоту и питание; рост, сопровождающийся регулярной линькой; спаривание одной пары особей. По окончании летнего сезона на данном участке было зафиксировано 6 взрослых экземпляров. Самка, в период наблюдений замеченная *in copuli*, отложила две оотеки. Наблюдения дополнены началом сентября 2021 г.: число имаго на наблюдаемом участке составляло 12 особей, среди которых было 10 самок и 2 самца.

Нимфы покидают оотеки в устоявшуюся, сухую, солнечную и жаркую погоду, при температуре 27–30 °С. Выход нимф может быть поэтапным. В этом случае молодые особи вылупываются небольшими группами в течение двух – трёх дней. Новорожденные

нимфы имеют бледно-зелёную, салатную окраску и глаза чёрные (рис. 2 а, b, c, d). Они полностью сформированы и в целом своим строением соответствуют взрослым особям, за исключением, отсутствия крыльев и некоторой специфики в пропорциях тела – имеют очень большую голову, переднеспинка укороченная, брюшко может изгибаться в спинном направлении (характерно для всех стадий нимф), но, после финальной линьки, с переходом во взрослое состояние брюшко становится прямым.

Только что вышедшие из оотеки нимфы очень быстры и подвижны – в состоянии передвигаться с большой скоростью и способны совершать небольшие прыжки для преодоления препятствий при спасении от хищников.

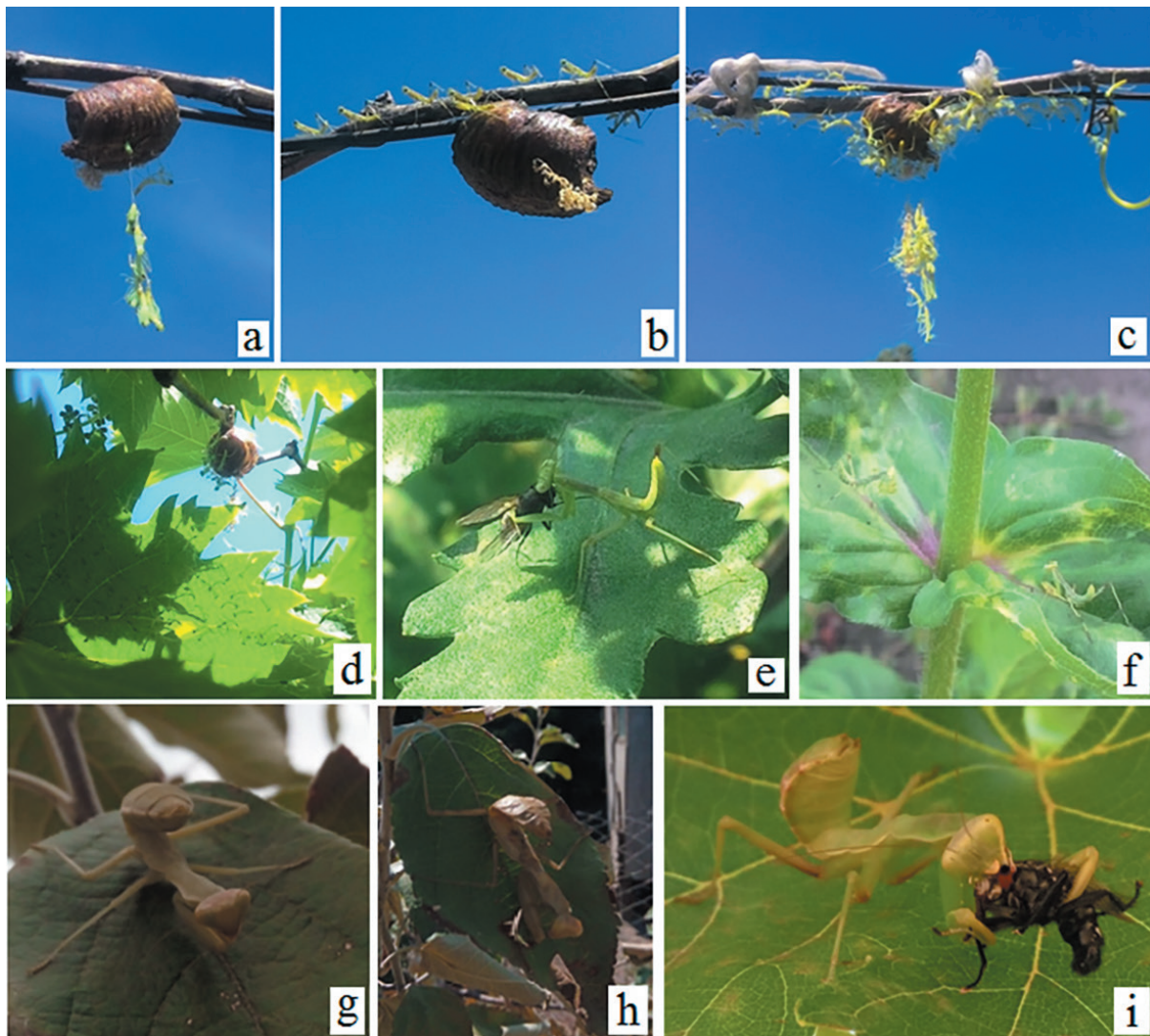


Рис. 2. а–d – выход нимф из оотек 08.06.2020; е – нимфа *H. transcaucasica*, поймавшая *Musca domestica*, 13.06.2020; f – нимфы на *Chrysanthemum × morifolium*, 10.08.2020; g – нимфа на саженце *Malus domestica*, 28.08.2020; h – та же нимфа, изменившая окраску из-за увядания *Malus domestica* вследствие филлостиктоза, 30.08.2020; i – нимфа на *Vitis vinifera*, 02.09.2020.

Порой для ухода от опасности могут спрыгивать с высоких объектов (например, побегов и листьев растений) вниз, при падении раздвигая в стороны все шесть конечностей и благодаря своим незначительным размерам и весу, замедляясь, плавно опускаются на землю, в травостой, где они становятся незаметными. С последующими стадиями роста и увеличением размера способность к прыжкам нивелируется. Также нимфы сразу после выхода из яйца уже способны самостоятельно охотиться на мелких беспозвоночных, преимущественно тлей (*Aphididae*). Так, активно питающиеся особи уже через 5 дней могут перейти на 2-ю или 3-ю стадию роста (рис. 2 e). После этого личинки начинают питаться более крупной добычей – мелкими двукрылыми, такими как *Musca domestica* Linnaeus, 1758. У нимф с выхода из яиц также появляются зачатки крыльев в виде треугольных пластинок, по две с каждой стороны тела. Всего, до достижения стадии имаго, личек при достаточном питании проходит 6–7 у самок и 7 у самцов.

Нимфы становятся добычей различных зоофагов, таких как осы вида *Polistes gallicus* Linnaeus, 1761. Одним из главных природных приспособлений для охоты и защиты от хищников служит криптический внешний вид. Покровительственная окраска может варьировать от зелёной и серой, до светло-коричневой и бурой. Замечен интересный феномен: личинка, сидящая на поражённом болезнью растении, медленно меняет свою окраску в сторону потемневших и усохших вегетирующих частей. Изменение покровительственной окраски происходит постепенно, становясь более выраженной с каждой последующей линькой. Так, один из экземпляров, находящийся на саженце яблони домашней (*Malus domestica* Borkh., 1803), изначально был зелёного цвета, но из-за изменения окраски листьев саженца вследствие филлостиктоза и с приобретением ими коричневатого оттенка он также изменил свою окраску на зеленовато-коричневую (рис. 2 g, h). Для большей эффективности маскировки нимфы покачиваются, ещё более правдоподобно имитируя колеблющуюся на ветру часть растения. Но всё

же успешность маскировки зависит также и от размеров и густоты ветвистости самого растения, на котором находятся нимфы. Так, если особи попадают на низкое растение с редкой и небольшой кроной, то они с высокой долей вероятности будут обнаружены и съедены хищниками, так как не смогут укрыться на ней (рис. 2 f). По этим же причинам нимфы сталкиваются с проблемами при собственной охоте. В итоге выживают лишь те особи, которые смогли изначально поселиться на высоких и достаточно густых растениях, таких как *Vitis vinifera* L. (1753). Отсюда прослеживается топическая предрасположенность этого вида к растениям древесного типа (рис 2 i).

Нимфы активно питаются и линяют вплоть до конца июля – начала августа. К этому времени у них происходит финальная линька, при которой нимфа переходит в стадию имаго, при этом пропорции тела уже соответствуют взрослой особи. При последней линьке также образуются крылья, которые сначала сморщены и смяты, но благодаря приливу к ним гемолимфы постепенно расправляются и приобретают свою постоянную форму (рис. 3 a). Передние крылья поначалу бесцветны (рис. 3 b), но со временем принимают окраску, соответствующую цвету самого насекомого (рис. 3 c). Во время линьки богомол остаётся малоподвижным до полного затвердевания хитиновых покровов.

Имаго – крупные насекомые, достигающие 6–8 см в длину. Охотятся практически на любых насекомых, которых могут поймать (рис. 3 f).

При опасности часто проявляют защитное поведение – оборонительную позицию, становясь боком к противнику, раскрывая крылья и прижимая передние конечности, при этом оттопыривая их с внутренней стороны и периодически нанося ими сильные удары. Если этого недостаточно, насекомое пытается скрыться. Примечательно, что богомолы могут ловить ночных чешуекрылых в тёмное время суток без какого-либо освещения в полной темноте.

Самцов от самок внешне отличают меньшие размеры, более изящное строение и количество стернитов брюшка: у самцов их

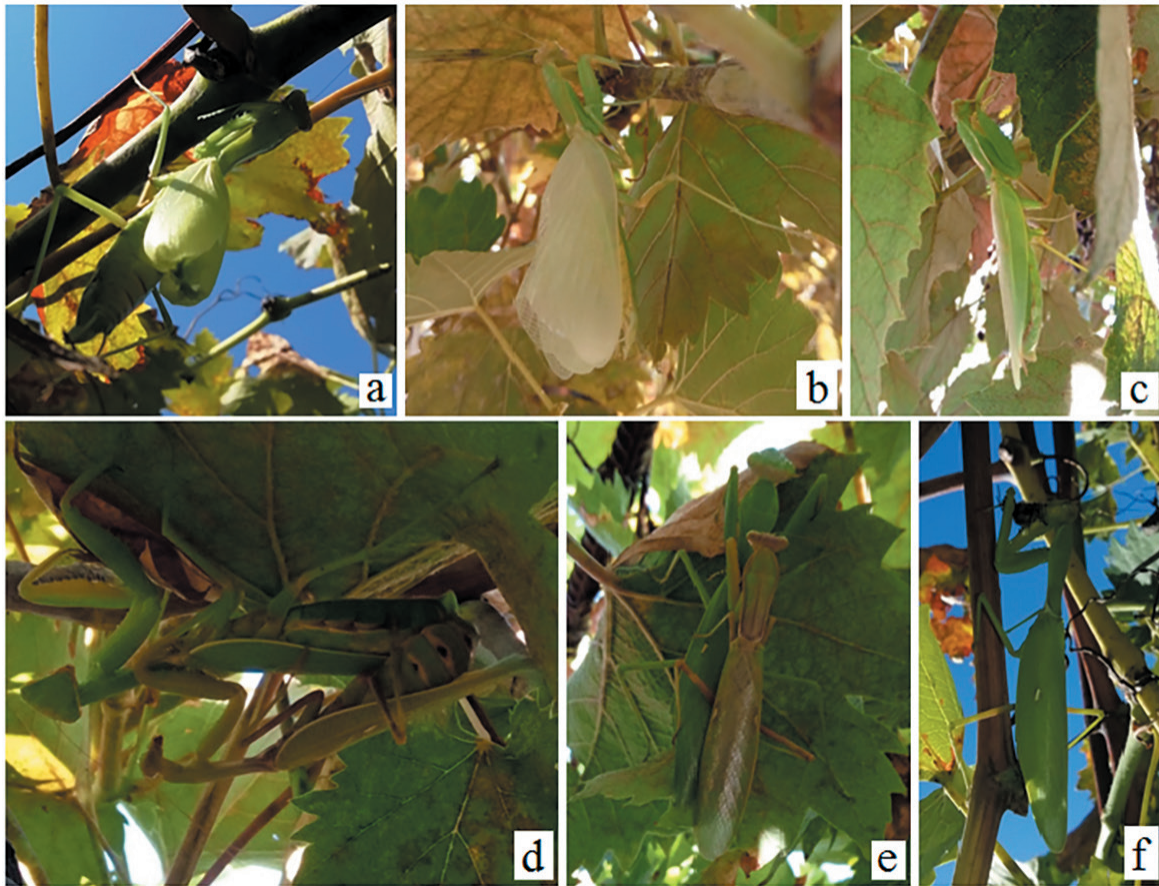


Рис. 3. Наступление стадии имаго после последней линьки: а–с этапы расправления крыльев (а – 04.09.2021, б–с – 30.08.2020); d, e – копуляция, 30.08.2020; f – взрослая самка поедает пчелу, 10.09.2021.

8 видимых, а у самок – 6 видимых (стернит 1 сильно редуцирован). С переходом во взрослое состояние у *H. transcaucasica* наступает половая зрелость. Половозрелые пары приступают к спариванию (рис. 3 d, e).

Копуляция этого вида длится до семи часов. При этом автором наблюдался случай успешного выживания самцов после процесса копуляции.

После спаривания самка откладывает яйца в оотеку (рис. 4 а, б), которую располагает на высоте 2–3 м. Одна самка может за свою жизнь (1 летний сезон) оставить 2–3 оотеки. Это очень холодоустойчивые конструкции, и в них яйца способны переживать низкие температуры холодного периода. Уже следующим летом, при достаточно благоприятных условиях, выходят нимфы.

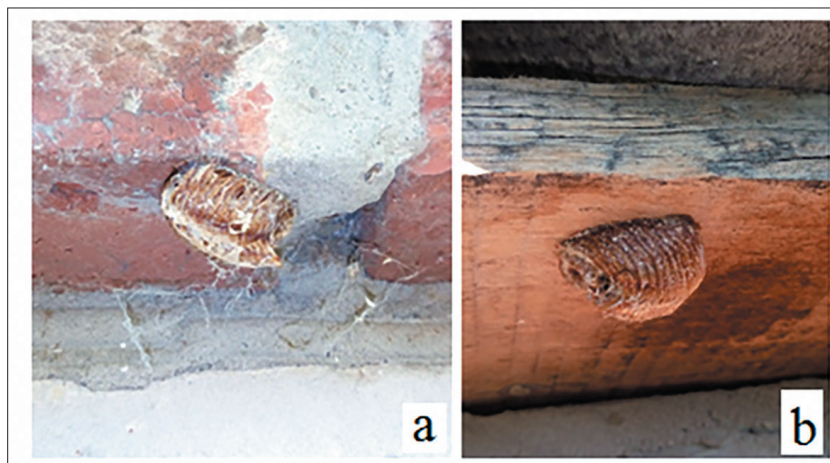


Рис. 4. а–б – оотеки, оставленные самками *Hierodula transcaucasica* в конце летнего сезона 2020 г.

Обсуждение

Подведя итоги вышеизложенного, можно предположить, что *H. transcaucasica*, на территории Ростовской обл. является чужеродным видом, по-видимому, завезённым из Краснодарского края и Абхазии, например, в стадии оотеки, с побегами таких древесных растений, как Акация серебристая – *Acacia dealbata* Link (1822). Впоследствии вид смог адаптироваться и закрепиться в регионе. В пользу этого свидетельствует то, что за летние периоды 2020 и 2021 гг. наблюдался всплеск численности этого вида. Предположительно, это связано с общим потеплением климата. Вследствие этого нельзя также исключать возможность миграции с соседних территорий. Поскольку этот вид дендробионтный, способствовать этому могли искусственные лесонасаждения, в первую очередь лесозащитные полосы, по которым он мог перелётами добраться из Краснодарского края и Калмыкии [Терсков, 2021] в Ростовскую обл. Кроме того, закавказский древесный богомол мог продвигаться через садовые участки и расселяться по байрачным и пойменным лесам. На территории Ростовской обл. *H. transcaucasica* более крупный, массивный и агрессивный вид, чем обыкновенный богомол (*Mantis religiosa* Linnaeus, 1758). Оба вида питаются сходными пищевыми объектами, в основном различными крылатыми насекомыми. *H. transcaucasica* является тамно-дендробионтом, отдающим предпочтение в основном высокой, кустарниковой и древесной растительности. В связи с этим между ним и прочими богомолами – хортбионтами нашей области должна возникнуть топическая изоляция. Тем не менее, стоит заметить, что на территории Краснодарского края (Таманский п-ов) и Ростовской обл. на участках, где древесная и высоко-кустарниковая флора в целом скудна, *H. transcaucasica* встречается в высоком травостое (личное сообщение Е.Н. Терскова). Поэтому в этом случае при межвидовой конкуренции закавказский древесный может вытеснить обыкновенного богомола, живущего в травянистых стациях, однако вопрос экологического взаимодействия этих видов остаётся открытым и нуждается в дальнейших исследованиях и наблюдениях.

Благодарности

Автор признателен Р.В. Романчуку, С.В. Поушковой и Э.А. Хачикову за предоставленный материал и ценные советы при работе над рукописью и Н.С. Елфимовой за подготовку к печати фотоснимков *Hierodula transcaucasica* (г. Ростов-на-Дону, Россия).

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

- Мартынов В.В., Никулина Т.В. Видовой состав и современное распространение Богомоловых (Mantodea) в Донбассе // Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем: Материалы XVI Международной научной экологической конференции, посвящённой памяти Александра Владимировича Присного (Белгород, 24–26 ноября 2020 г.). Белгород: ИД «БелГУ» НИУ «БелГУ», 2020. С. 64–66.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2. № 2. С. 99–122.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Астраханской области и Республики Калмыкия // Полевой журнал биолога. 2022. Т. 4. № 4. С. 329–343.
- Пушкар Т.И., Кавурка В.В. Новые данные о распространении закавказского древесного богомола (*Hierodula transcaucasica*) в Украине // Українська ентомофауністика, 2016. Т. 7, вып. 3. С. 77–78.
- Терсков Е.Н. Новые и интересные находки богомол (Mantodea) и прямокрылых (Orthoptera) в Ростовской области и Краснодарском крае // Труды Южного научного центра Российской академии наук. Том 9. Исследования молодых учёных. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2021. С. 87–95. DOI 10.23885/1993-6621-2021-9-87-95
- Shcherbakov E., Govorov V.: Riders on the storm? A short note on the biology of *Severinia turcomaniae* (Saussure, 1872) (Mantodea: Toxoderidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 2021. Т. 57, no. 4. P. 372–378.

**INFORMATION ON THE NATURALIZATION
AND BIOLOGY OF THE TRANSCAUCASIAN TREE MANTIS
(HIERODULA TRANSCAUCASICA BRUNNER VON WATTENWYL,
1878) (MANTODEA: MANTIDAE) IN THE ROSTOV REGION**

© 2023 Klimovich K.G.

Southern Federal University, D.I. Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, Rostov-on-Don, 344090, Russia
e-mail: kostya.klimovich.2017@mail.ru

The paper presents all the known data obtained as a result of native observations of the Transcaucasian tree mantis (*Hierodula transcaucasica* Brunner von Wattenwyl, 1878) on the territory of the Rostov region, including behavior, life cycle, namely the growth and development of individuals at different stages of ontogenesis. New collection points in the region are indicated, and issues of the species penetration into this territory in the period 2017–2021 are considered.

Keywords: Transcaucasian tree mantis, *Hierodula transcaucasica*, Mantidae, Rostov region, Azov, Rostov-on-Don, invasion, dendrobionts.

РЕСУРСНАЯ МЕДОНОСНО-ПЕРГАНОСНАЯ РОЛЬ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ РОССИИ

© 2023 Курманов Р.Г.

Институт геологии УФИЦ РАН, Уфа, 450077, Россия
e-mail: ravil_kurmanov@mail.ru

Поступила в редакцию 19.06.2023. После доработки 21.07.2023. Принята к публикации 11.08.2023

Изучен ресурсный медоносно-перганосный потенциал российских инвазионных видов растений на основе результатов мелиссопалинологического (пыльцевого) анализа. Исследование пыльцевого состава 2121 пробы мёда из 70 российских регионов позволило диагностировать в их составе пыльцу 26 инвазионных растений, 13 из которых оказались ресурсными. В Европейской части России важными медоносами являлись *Robinia pseudoacacia* L., *Gleditsia triacanthos* L., *Amorpha fruticosa* L., *Solidago canadensis* L. и *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle. Монофлорные мёды с указанных инвазионных видов добывались преимущественно в южных регионах. В Сибири ресурсное значение имели *Centaurea scabiosa* L., *C. jacea* L., *Echium vulgare* L. и *Conium maculatum* L. Монофлорные васильковые, синяковый и болиголовый виды мёда встречались в основном в регионах Западной Сибири. На Дальнем Востоке источниками монофлорного мёда являлись *Nonea rossica* Steven и *Amoria hybrida* (L.) C. Presl. К важным российским безнектарным перганосным растениям были отнесены *Lupinus polyphyllus* Lindl. и виды рода *Ambrosia*.

Ключевые слова: ресурсные виды, медонос, перганос, пыльцевой анализ мёда, мелиссопалинология.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-100-116

Введение

Исследование ресурсной роли чужеродных видов растений является одной из приоритетных задач среди ключевых направлений изучения фитоинвазий в России [Vinogradova et al., 2021; Виноградова, 2022]. На сегодняшний день этой проблеме посвящено небольшое количество трудов [Виноградова, Куклина, 2012; Виноградова и др., 2019], в которых обобщены данные о лекарственных, медоносных, пищевых, силосных и кормовых достоинствах инвазионных видов с учётом мирового опыта их использования. Опубликованные списки включают наименования свыше 40 видов растений, значительная часть из которых представлена «беглецами» из культуры, изначально обладающими хозяйственно-полезными признаками. К медоносным растениям с учётом данных о мёдопродуктивности можно отнести большинство из представленных в реестре видов: золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.) и гигантский (*S. gigantea* Ait.), мелкопестник канадский (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist), топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.), недотрога железконосная (*Impatiens*

glandulifera Royle), аморфа кустарниковая (*Amorpha fruticosa* L.), карагана древовидная (*Caragana arborescens* L.), козлятник восточный (*Galega orientalis* Lam.), робиния ложноакация (*Robinia pseudoacacia* L.), окопник шершавый (*Symphytum asperum* Lerech.), свербига восточная (*Bunias orientalis* L.), ослинник двулетний (*Oenothera biennis* L.), смородина золотистая (*Rubus aureum* Pursh), фитолакка американская (*Phytolacca americana* L.), ваточник сирийский (*Asclepias syriaca* L.), лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia* L.), облепиха крушиновидная (*Hyppophae rhamnoides* L.), физалис Алкекенги (*Physalis alkekengi* L.), арония Мичурина (*Aronia mitschurinii* A.K.Skvortsov & Maitul.), ирга колосистая (*Amelanchier spicata* (Lam.) Koechne) и ольхолистная (*A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. & M.Roem), роза морщинистая (*Rosa rugosa* L.), рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A.Braun), черёмуха виргинская (*Prunus virginiana* L.) и поздняя (*P. serotina* Ehrh.), айлант высочайший (*Ailanthus altissima* (Miller) Swingle), эхиноцистис шиповатый (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Grey) и эльшольция реснитчатая (*Elscholtzia*

ciliata (Thunb.) Nyl.). Некоторые из них могут быть отнесены к безнектарным перганосам: амарант запрокинутый (*Amaranthus retroflexus* L.), люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) и клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) [Энциклопедия..., 2005]. Однако, следует подчеркнуть, что не все указанные виды обладают ресурсным значением, даже несмотря на их высокие показатели медовой продуктивности. Растение не может быть отнесено к ресурсным (медоносам основного взятка), если оно не обеспечивает сбор монофлорного мёда.

К примеру, если использовать данные об основных европейских медоносах, то в вышеприведённом списке можно выделить только 5 видов растений, которые дают в Европе товарный монофлорный мёд. Большинство из этих видов мёда добываются редко и не во всех странах. Так, аморфовый мёд можно получить только в Италии и государствах Юго-Восточной Европы, айлантовый – в Испании, Франции, Италии и Германии, ослинниковый – в Нидерландах [Oddo et al., 2004b], бальзаминоый (недотроговый) – в Хорватии [Prđun et al., 2022]. Исключением является лишь акациевый (робиниевый) вид мёда, который получают очень часто в странах Восточной и Юго-Восточной Европы, Италии, Германии и Австрии, в средних объёмах его добывают в Испании и Франции, редко он встречается в Швейцарии и Бельгии [Oddo et al., 2004b]. Акациевый мёд, в целом, очень высоко ценится в Европе и относится к 15 основным, добываемым здесь, видам [Oddo et al., 2004a], и это несмотря на то, что *Robinia pseudoacacia* входит в группу 100 самых опасных инвазионных растений Европы [Handbook of Alien..., 2009]. В Азии, где этот вид также широко интродуцирован, акациевый мёд в больших объёмах получают на востоке Китая, в провинциях от Ляонин до Шэньси [Martin, 2019]. Очевидно, что при выборе медоносов пчеловоды руководствуются прежде всего предполагаемыми объёмами откаченного мёда, и вовсе не учитывают высокую степень инвазивности некоторых чужеродных видов и опасность их неконтролируемого распространения.

В России подобные характеристики медоносной ресурсной роли инвазионных видов

растений, основанные на возможностях добычи монофлорного мёда с них, отсутствуют. Этот пробел необходимо восполнить, учитывая какой интерес проявляется в нашей стране к чужеродным видам с высокой мёдопродуктивностью – в первых рядах списка приоритетных посевных медоносных растений значатся именно инвазионные травы, такие, как *Galega orientalis*, *Solidago canadensis*, *Bunias orientalis* и *Oenothera biennis* [Докукин и др., 2017].

Получение достоверной информации о ботаническом источнике мёда невозможно без проведения мелиссопалинологического (пыльцевого) анализа. Только анализ пыльцевого состава мёда позволяет выделить основные медоносы региона, с которых идёт сбор монофлорного мёда, и сопутствующие медоносы, вклад которых в медосбор минимален. Также пыльцевой анализ даёт возможность обозначить основные безнектарные перганосные виды растений, пыльца которых попадает в мёд при обильном сборе обножки в период активного медосбора.

Среди недостатков метода следует выделить проблемы с диагностикой пыльцы: иногда идентификация обнаруженных в спектре пыльцевых зёрен возможна лишь до уровня рода или семейства ввиду схожей морфологии пыльцы. К примеру, пыльцевые зёрна представителей семейств *Chenopodiaceae* или *Roaseae* являются мономорфными, и поэтому диагностируются только до семейства. Данные недостатки можно устранить с помощью привлечения дополнительных данных: анализ кормовой базы пчеловодства, мониторинг посещаемости пчёлами растений, органолептический анализ мёда и пр.

Цель данного исследования – выделить основные ресурсные медоносные и безнектарные перганосные виды инвазионных растений России с помощью мелиссопалинологического метода анализа.

Материал и методика

Отбор образцов мёда на пыльцевой анализ проводился в период с 2006 по 2022 г. Всего в результате проведённых исследований была проанализирована 2121 проба из 70 российских регионов: из Европейской части

России было получено 1500 образцов мёда, из Сибири – 571, с Дальнего Востока – 50. В работе применялась общепринятая мелиссопалинологическая методика [Von der Ohe et al., 2004]. При представлении процента пыльцевых зёрен в спектре были использованы следующие обозначения: 1) преобладающая пыльца > 45.0%, 2) вторичная пыльца 16.0–44.9%, 3) важная сопутствующая пыльца 3.0–15.9%, 4) сопутствующая пыльца 1.0–2.9%, 5) единичная пыльца < 1% [Bucher et al., 2004]. При выделении монофлорных видов мёда был применён общепринятый критерий, свойственный для мёдов с нормально представленной пыльцой, когда доля пыльцы основного медоноса в пыльцевом спектре превышает 45%. Исключением являлись акациевый и васильковый виды мёда, соответствующие медам с недопредставленной пыльцой. Процент пыльцевых зёрен безнектарных пергааносов рассчитывался от общего состава пыльцы. Содержание пыльцы медоносов вычислялось отдельно, без учёта доли пыльцевых зёрен безнектарных пергааносных растений.

При подготовке реестра ресурсных видов за основу взят «black»-лист инвазионных растений России, включающий 730 видов [Виноградова и др., 2015]. Так как данный список является предварительным и продолжает пополняться, нами были также использованы современные издания: Чёрные книги флоры Сибири [Эбель и др., 2016], Кабардино-Балкарской Республики [Шагапсоев и др., 2021] и Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021], а также список 100 самых опасных инвазионных видов России [Петросян и др., 2018].

Полученные результаты

Пыльцевой анализ позволил диагностировать в составе изученных проб мёда пыльцу 258 таксонов, 200 из которых были отнесены к медоносам, 58 – к безнектарным пергааносам. Пыльцевые зёрна 26 из них принадлежали чужеродным (инвазионным) растениям – 23 типа пыльцы были диагностированы до вида, 3 типа до рода: *Parthenocissus*, *Ambrosia* и *Xanthium*. Пыльца данных растений выделена в составе образцов мёда из 64 регионов.

Её не удалось обнаружить лишь в пробах из Мурманской, Новгородской, Брянской и Волгоградской областей, Республик Марий-Эл и Кабардино-Балкария.

Список выделенных нами инвазионных растений, включающий наименования 21 медоноса и 5 безнектарных пергааносов, был подразделён на 3 основных блока: Европейская часть, Сибирь и Дальний Восток. В первую группу вошли *Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa*, *Gleditsia triacanthos* L., *Ailanthus altissima*, *Solidago canadensis*, *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Elaeagnus angustifolia* L., *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*, *Sambucus racemosa* L. и виды родов *Parthenocissus*, *Ambrosia* и *Xanthium*.

Группа сибирских видов включала *Heracleum sosnowskyi*, *Solidago canadensis*, *Centaurea scabiosa* L., *C. jacea* L., *C. diffusa* Lam., *Echium vulgare* L., *Conium maculatum* L., *Pastinaca sylvestris* Mill., *Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *Oenothera biennis*, *Lupinus polyphyllus* и виды родов *Parthenocissus*, *Ambrosia* и *Xanthium*.

Инвазионные растения Дальнего Востока были представлены *Heracleum sosnowskyi*, *Echium vulgare*, *Elaeagnus angustifolia*, *Centaurea scabiosa*, *Amoria hybrida*, *Amoria repens* (L.) C. Presl, *Nonea rossica* Steven, *Convolvulus arvensis* L., *Carum carvi* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Lupinus polyphyllus* и видами родов *Ambrosia* и *Xanthium*.

В изученных образцах мёда из Европейской части России чаще всего встречалась пыльца *Robinia pseudoacacia*. Она была выделена в 7% исследованных проб: в 104 образцах мёда из 8 регионов (табл. 1). География распределения пыльцы *R. pseudoacacia* в пробах соответствовала основной зоне распространения вида, южнее линии Гомель – Курск – Воронеж – Саратов [Дудкина, Виноградова, 2007].

Согласно госстандарту ГОСТ 31766–2022 «Меды монофлорные. Технические условия», подготовленному по нашим рекомендациям [Курманов, 2021], минимум пыльцы *R. pseudoacacia* в монофлорном мёде составляет не менее 7%. По полученным палинологическим данным, доля пыльцевых зёрен *R. pseudoacacia* превышала необходимый

Таблица 1. Содержание пыльцы *Robinia pseudoacacia* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>R. pseudoacacia</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>R. pseudoacacia</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Курская область	42	22	0	2	5 (0*)	12	3
Белгородская область	11	4	0	0	3 (1*)	1	0
Воронежская область	10	2	0	0	1 (1*)	1	0
Ростовская область	12	9	2	1	4 (4*)	0	2
Краснодарский край	75	54	5	15	13 (5*)	15	6
Республика Адыгея	7	7	0	4	0	2	1
Карачаево-Черкесская Республика	6	2	0	1	1 (0*)	0	0
Ставропольский край	7	4	0	0	1 (0*)	2	1
Всего:	170	104	7	23	28 (11*)	33	13

* – число проб мёда с долей пыльцы робинии 7.0–15.9%.

минимум в 41 пробе (7.7–85.6%). Образцы монофлорного акациевого мёда были диагностированы в 7 регионах. Больше всего монофлорных проб отмечено в Краснодарском крае, Республике Адыгея и Ростовской обл., где вид получил массовое распространение [Акатов, Акатова, Шадже, 2016]. Севернее (центральные области) и юго-восточнее (районы Северного Кавказа) от этих регионов медоносная роль *R. pseudoacacia* снижалась.

Схожие ресурсные характеристики были свойственны другим представителям семейства бобовые (Fabaceae) – *Gleditsia triacanthos* и *Amorpha fruticosa*. Пыльца первого вида была диагностирована в составе 53 образцов мёда из 6 европейских регионов России. Мо-

нофлорные пробы гледичиевого мёда с долей пыльцы *G. triacanthos* 47.6–75.5% выявлены только среди краснодарских образцов (табл. 2).

Пыльца *Amorpha fruticosa* идентифицирована в 27 пробах мёда из 4 европейских регионов (табл. 3). Монофлорные аморфовые мёды встречались редко и только на юге: в Краснодарском крае и Ростовской обл. Доля пыльцы *A. fruticosa* в монофлорных образцах варьировала в пределах от 47.8 до 89.7%.

Также в южных регионах сбор монофлорного мёда обеспечивал *Ailanthus altissima*. Одна проба айлантового мёда с высокой долей пыльцы этого медоноса (58.9%) была выделена в Краснодарском крае.

Таблица 2. Содержание пыльцы *Gleditsia triacanthos* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>G. triacanthos</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>G. triacanthos</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Курская область	42	1	0	0	0	0	1
Ростовская область	12	4	0	1	1	0	2
Краснодарский край	75	39	4	5	16	3	11
Республика Адыгея	7	5	0	0	2	2	1
Карачаево-Черкесская Республика	6	3	0	0	2	1	0
Ставропольский край	7	1	0	0	0	0	1
Всего:	149	53	4	6	21	6	16

Таблица 3. Содержание пыльцы *Amorpha fruticosa* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>A. fruticosa</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>A. fruticosa</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Ростовская область	12	3	1	1	1	0	0
Краснодарский край	75	20	2	5	4	7	2
Республика Адыгея	7	3	0	1	0	0	2
Карачаево-Черкесская Республика	6	1	0	0	1	0	0
Всего:	100	27	3	7	6	7	4

Следует подчеркнуть, что исследованные нами образцы южного мёда отличались высоким разнообразием пыльцевых зёрен чужеродных растений в составе их спектров. Однако большинство из них – софора японская (*Sophora japonica* L.), сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.), сумах дубильный (*Rhus coriaria*) (в Ростовской обл. и Ставропольском крае), эвкалипт (*Eucalyptus*), орех грецкий (*Juglans regia* L.), не могли быть отнесены к ресурсным из-за низких процентов пыльцы в мёде.

Heracleum sosnowskyi занял второе место по показателю встречаемости пыльцы в пробах мёда из Европейской части России. В целом, его пыльцевые зёрна были обнаружены нами в составе 74 образцов из 25 регионов, от Карелии до Камчатки (табл. 4). Чаще всего пыльца *H. sosnowskyi* встречалась в пробах мёда из Европейской России: Псковская, Вологодская, Ярославская и Московская области. Здесь также отмечены самые высокие проценты пыльцевых зёрен этого вида: Республики Коми (26.7%) и Чувашия (13.7%), Архангельская, Калужская (по 7.1%) и Ленинградская области (5.0%). Примечательно, что в пробах из Краснодарского края, где вид является аборигенным, его пыльца диагностировалась гораздо реже и в небольших количествах. Несмотря на высокие показатели мёдопродуктивности, *H. sosnowskyi* не являлся ресурсным видом, так как ни в одном из российских регионов он не обеспечивал сбор монофлорного мёда.

Аналогичные характеристики были свойственны представителям рода *Parthenocissus* и *Elaeagnus angustifolia*. Согласно нашим данным, их пыльцевые зёрна также часто

встречались в образцах мёда из европейских регионов России. Монофлорные пробы с этих видов не выявлены. Максимальная доля пыльцевых зёрен *Parthenocissus* отмечена в краснодарских мёдах (34.2%) (табл. 5). Содержание пыльцы *Elaeagnus angustifolia* в спектрах не превышала 5%. Наибольший процент обнаружен в пробах из Московской обл. (табл. 6).

Solidago canadensis расположился на третьем месте по встречаемости пыльцы в пробах мёда из Европейской части России. В общей сложности его пыльцевые зёрна были идентифицированы в 57 образцах из 23 российских регионов (табл. 7). Золотарниковый мёд с *S. canadensis* встречался редко и исключительно в европейских регионах. Всего было диагностировано 4 монофлорные пробы, по два образца из Краснодарского края (64.0 и 75.6%) и Нижегородской обл. (72.1 и 88.8%). Также, стоит отметить, что пыльца данного инвазионного вида была обнаружена во всех калининградских пробах, где её максимальная доля доходила до 30.2%.

В сибирском блоке инвазионные медоносные растения по частоте встречаемости их пыльцы в изученных образцах мёда распределились следующим образом: *Conium maculatum* (пыльцевые зёрна отмечены в 181 сибирской пробе), *Amoria hybrida* (167), *Centaurea scabiosa* (156), *Centaurea jacea* (110), *Echium vulgare* (131), *Pastinaca sylvestris* (71), *Solidago canadensis* (8), *Heracleum sosnowskyi* (2), *Oenothera biennis* (1), *Centaurea diffusa* (1) и *Parthenocissus* (1). Треть из них была отнесена к ресурсным.

Наиболее значимую медоносную роль среди представленных выше растений играл

Таблица 4. Содержание пыльцы *Heracleum sosnowskyi* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>H. sosnowskyi</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>H. sosnowskyi</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Республика Карелия	8	1	0	0	0	1	0
Архангельская область	22	6	0	0	2	2	2
Республика Коми	1	1	0	1	0	0	0
Ленинградская область	22	6	0	0	1	1	4
Вологодская область	5	2	0	0	1	0	1
Псковская область	10	4	0	0	1	1	2
Тверская область	27	3	0	0	0	1	2
Ярославская область	3	2	0	0	0	1	1
Костромская область	10	1	0	0	0	0	1
Ивановская область	4	1	0	0	0	0	1
Владимирская область	7	1	0	0	0	0	1
Московская область	34	12	0	0	2	4	6
Калужская область	23	4	0	0	1	0	3
Пензенская область	136	1	0	0	0	1	0
Нижегородская область	36	2	0	0	0	0	2
Республика Чувашия	13	3	0	0	1	1	1
Кировская область	27	6	0	0	0	5	1
Пермский край	27	4	0	0	0	3	1
Республика Башкортостан	635	3	0	0	0	1	2
Курская область	42	3	0	0	1	1	1
Краснодарский край	75	4	0	0	1	0	3
Сибирь							
Челябинская область	19	1	0	0	0	1	0
Алтайский край	228	1	0	0	0	1	0
Дальний Восток							
Камчатский край	8	1	0	0	0	0	1
Приморский край	20	1	0	0	0	1	0
Всего:	1442	74	0	1	11	26	36

вид – *Centaurea scabiosa*. Монофлорные образцы василькового мёда с *C. scabiosa* были отмечены в Кемеровской обл., Алтайском и Красноярском краях. Максимальное содержание пыльцы этого медоноса (43.6%) было характерно для кемеровских проб (табл. 8). Указанный вид василькового мёда отнесён нами к медам с недопредставленной пыльцой, монофлорная проба должна была содержать не менее 10% пыльцы *C. scabiosa*.

К ресурсным также был причислен другой вид василька – *Centaurea jacea*. Монофлорные пробы мёда с очень высоким содержанием пыльцы данного медоноса (81.4 и 89.7%)

были диагностированы среди образцов, полученных из горных районов Западной Сибири (Республика Алтай) (табл. 9).

Echium vulgare в Сибири отличался менее значимой ресурсной ролью, чем в Европейской части России, где вид относится к одним из основных медоносов и является аборигенным. Так, в медах, отобранных из европейских регионов России, его пыльца диагностировалась нами в каждой второй пробе. В сибирских образцах пыльцевые зёрна *E. vulgare* встречались в два раза реже. Синяковый мёд в Сибири добывался нечасто. Всего было выделено 3 пробы: по одному среди красноярских

Таблица 5. Содержание пыльцы *Parthenocissus* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>Parthenocissus</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>Parthenocissus</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Ленинградская область	22	1	0	0	0	0	1
Псковская область	10	1	0	0	0	0	1
Тверская область	27	1	0	0	0	0	1
Московская область	34	4	0	0	1	1	2
Калужская область	23	1	0	0	0	0	1
Орловская область	4	1	0	0	0	0	1
Курская область	42	5	0	0	1	0	4
Воронежская область	10	1	0	0	0	0	1
Тамбовская область	12	1	0	0	0	0	1
Краснодарский край	75	5	0	1	1	1	2
Республика Адыгея	7	1	0	0	0	1	0
Пензенская область	136	3	0	0	0	0	3
Самарская область	43	2	0	0	1	1	0
Саратовская область	21	1	0	0	0	1	0
Республика Удмуртия	13	2	0	0	0	2	0
Республика Башкортостан	635	8	0	0	0	2	6
Сибирь							
Тюменская область	33	1	0	0	0	0	1
Всего:	1147	39	0	1	4	9	25

Таблица 6. Содержание пыльцы *Elaeagnus angustifolia* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>E. angustifolia</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>E. angustifolia</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Московская область	34	1	0	0	1	0	0
Рязанская область	11	1	0	0	0	1	0
Воронежская область	10	1	0	0	0	1	0
Краснодарский край	75	9	0	0	0	4	5
Нижегородская область	36	2	0	0	0	0	2
Пензенская область	136	1	0	0	0	0	1
Ульяновская область	42	4	0	0	0	0	4
Самарская область	43	1	0	0	0	1	0
Саратовская область	21	1	0	0	0	0	1
Республика Башкортостан	635	1	0	0	0	1	0
Дальний Восток							
Республика Бурятия	10	1	0	0	0	0	1
Всего:	1053	23	0	0	1	8	14

(67.1%), новосибирских (48.3%) и алтайских образцов (48.6%) (табл. 10).

Conium maculatum вносил весомый вклад в составы красноярских, алтайских и кеме-

ровских мёдов (табл. 11). Монофлорный болиголовый мёд (59.1%) был выделен только среди красноярских проб.

Таблица 7. Содержание пыльцы *Solidago canadensis* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>S. canadensis</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>S. canadensis</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Калининградская область	3	3	0	2	0	0	1
Ленинградская область	22	2	0	0	0	1	1
Московская область	34	3	0	0	0	2	1
Калужская область	23	1	0	0	0	0	1
Тульская область	14	2	0	0	2	0	0
Орловская область	4	1	0	0	1	0	0
Курская область	42	4	0	0	0	4	0
Тамбовская область	12	1	0	0	0	1	0
Ростовская область	12	1	0	0	0	0	1
Краснодарский край	75	8	2	0	1	0	5
Республика Адыгея	7	3	0	0	1	1	1
Пензенская область	136	2	0	0	1	0	1
Ульяновская область	42	1	0	0	0	0	1
Самарская область	43	3	0	0	0	2	1
Кировская область	27	1	0	0	0	0	1
Нижегородская область	36	8	2	1	2	1	2
Республика Чувашия	13	1	0	0	0	1	0
Республика Удмуртия	13	2	0	0	1	0	1
Республика Башкортостан	635	2	0	0	0	2	0
Сибирь							
Тюменская область	33	1	0	0	0	0	1
Новосибирская область	45	3	0	0	0	0	3
Алтайский край	228	2	0	0	1	0	1
Кемеровская область	58	2	0	0	0	1	1
Всего:	1524	57	4	3	10	16	24

Оставшиеся виды инвазионных растений ресурсного значения в Сибири не имели. Наиболее весомый вклад в пыльцевые спектры сибирского мёда вносила пыльца *Amoria hybrida*. Наивысшие доли пыльцевых зёрен данного вида были выделены в образцах из Красноярского края (до 36.8%), Кемеровской (до 19.5) и Тюменской областей (до 18.7%) (табл. 12). Максимальная доля пыльцы *Pastinaca sylvestris* в сибирских мёдах не превышала 16.8%. Чаще всего пыльцевые зёрна этого вида встречались в новосибирских, алтайских и красноярских пробах. Менее высокие доли пыльцы (до 5%) были характерны для таких видов, как *Heracleum sosnowskyi*, *Solidago canadensis* и видам рода *Parthenocissus* (табл. 4, 5, 7). Кроме того, единичные пыльцевые зёрна *Oenothera biennis*

были выделены нами в одном образце мёда из Иркутской обл. (0.5%). Редкая пыльца *Centaurea diffusa* была диагностирована в одной пробе из Алтайского края (0.4%).

На Дальнем Востоке первое место по встречаемости пыльцы в исследованных пробах мёда заняла *Amoria hybrida* (табл. 12). Пыльцевые зёрна этого вида были идентифицированы в 14 образцах. Одна из этих проб, отобранная на Камчатке, содержала 66.3% пыльцы *A. hybrida* и была причислена к монофлорной.

Пыльцевые зёрна *Amoria repens* были выявлены в 8 образцах мёда. Ресурсного значения в дальневосточных регионах он не имел. Небольшое количество пыльцы *A. repens* (< 10%) было отмечено нами в бурятских, забайкальских, якутских, камчатских и при-

Таблица 8. Содержание пыльцы *Centaurea scabiosa* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>C. scabiosa</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>C. scabiosa</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Сибирь							
Свердловская область	22	1	0	0	0	0	1
Челябинская область	19	6	0	0	3 (0*)	2	1
Тюменская область	33	5	0	0	0	1	4
Томская область	2	1	0	0	1 (0*)	0	0
Новосибирская область	45	1	0	0	0	1	0
Алтайский край	228	60	0	2	9 (0*)	16	33
Республика Алтай	22	1	0	0	0	1	0
Кемеровская область	58	32	0	3	13 (5*)	7	9
Красноярский край	112	46	0	2	12 (4*)	21	11
Иркутская область	19	3	0	0	0	0	3
Дальний Восток							
Республика Бурятия	10	1	0	0	0	1	0
Магаданская область	1	1	0	0	0	0	1
Всего:	571	158	0	7	38	50	63

* – пробы с долей пыльцы 10.0–15.9%.

Таблица 9. Содержание пыльцы *Centaurea jacea* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>C. jacea</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>C. jacea</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Сибирь							
Челябинская область	19	2	0	0	0	1	1
Тюменская область	33	1	0	0	1	0	0
Омская область	4	1	0	0	1	0	0
Новосибирская область	45	4	0	0	1	2	1
Алтайский край	228	76	0	6	25	26	19
Республика Алтай	22	14	2	3	7	0	2
Кемеровская область	58	6	0	0	0	4	2
Красноярский край	112	6	0	0	1	3	2
Всего:	521	110	2	9	36	36	27

морских мёдах. Максимальный процент выделен в пробе из Сахалинской обл. (19.2%).

Пыльца *Nonea rossica* была также обнаружена в составе 8 изученных образцов. Две пробы монофлорного нонеевого мёда с высоким содержанием пыльцевых зёрен данного вида (63.3 и 86.2%) были добыты в Республике Бурятия. Повышенная доля пыльцы *N. rossica* (до 42.1%) отмечена также в образцах из Забайкальского края. Данный вид, как и *Amoria hybrida*, имел локальное ресурсное значение.

Оставшиеся 7 выделенных нами инвазивных видов не включены в список ресурсных. Чаще всего в образцах дальневосточного мёда встречалась пыльца *Linaria vulgaris*. Она была выделена в бурятских, камчатских, сахалинских и приморских мёдах. Наибольший процент отмечен в сахалинской пробе (11.3%). Схожие показатели имел другой сорный вид – *Echium vulgare*, максимальная доля пыльцы которого была выделена в забайкальском мёде (11.8%) (табл. 10). В бурятских пробах в небольшом количестве (< 3%)

Таблица 10. Содержание пыльцы *Echium vulgare* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>E. vulgare</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>E. vulgare</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Сибирь							
Свердловская область	22	2	0	0	0	1	1
Челябинская область	19	7	0	2	3	2	0
Курганская область	1	1	0	0	1	0	0
Тюменская область	33	4	0	0	1	0	3
Новосибирская область	45	16	1	0	6	5	4
Алтайский край	228	79	1	2	25	28	23
Республика Алтай	22	4	0	1	2	1	0
Кемеровская область	58	7	0	0	1	2	4
Красноярский край	112	9	1	1	1	3	3
Республика Хакасия	2	1	0	0	0	0	1
Иркутская область	19	1	0	0	0	0	1
Дальний Восток							
Забайкальский край	5	2	0	0	1	1	0
Магаданская область	1	1	0	0	0	1	0
Приморский край	20	1	0	0	0	1	0
Всего:	582	135	3	6	41	45	40

Таблица 11. Содержание пыльцы *Conium maculatum* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>C. maculatum</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>C. maculatum</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Сибирь							
Челябинская область	19	2	0	0	0	0	2
Тюменская область	33	3	0	0	0	2	1
Омская область	4	1	0	0	0	1	0
Новосибирская область	45	12	0	0	6	3	3
Алтайский край	228	88	0	6	42	23	17
Республика Алтай	22	6	0	2	1	0	3
Кемеровская область	58	35	0	4	21	6	4
Красноярский край	112	32	1	2	11	9	9
Иркутская область	19	2	0	0	0	1	1
Всего:	540	181	1	14	81	45	40

были отмечены пыльцевые зёрна *Convolvulus arvensis*, *Centaurea scabiosa* и *Elaeagnus angustifolia*. Также единичная пыльца *Carum carvi* и *Centaurea scabiosa* присутствовала в магаданском мёде. Единичные пыльцевые зёрна *Heracleum sosnowskyi* встречались в камчатских и приморских образцах.

Отдельно стоит остановиться на безнектарных пергааносных инвазионных видах. Всего в эту группу было включено 5 таксонов: *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*,

Sambucus racemosa, *Ambrosia* и *Xanthium*. Чаще всего в исследованных пробах мёда встречалась пыльца *Ambrosia* (табл. 13).

Максимальные проценты представителей этого рода отмечены в пыльцевых спектрах образцов из степных регионов Европейской части России: Краснодарский край (27.7%), Липецкая (20.5%), Самарская (19.6%), Саратовская области (29.7%) и Республика Башкортостан (16.3%). При этом, стоит отметить, что в составе данных проб мёда преобладали

Таблица 12. Содержание пыльцы *Amoria hybrida* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пылью <i>A. hybrida</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>A. hybrida</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Сибирь							
Свердловская область	22	8	0	0	4	3	1
Челябинская область	19	3	0	0	2	1	0
Тюменская область	33	20	0	1	9	3	7
Ханты-Мансийский автономный округ	4	3	0	0	1	2	0
Новосибирская область	45	10	0	0	4	4	2
Алтайский край	228	49	0	0	4	18	27
Республика Алтай	22	6	0	0	1	1	4
Кемеровская область	58	20	0	1	5	9	5
Красноярский край	112	35	0	1	9	17	8
Иркутская область	19	13	0	0	2	9	2
Дальний Восток							
Забайкальский край	5	1	0	1	0	0	0
Камчатский край	8	7	1	0	2	1	3
Амурская область	1	1	0	0	0	1	0
Сахалинская область	1	1	0	0	0	1	0
Приморский край	20	4	0	0	0	2	2
Всего:	597	181	1	4	43	72	61

пыльцевые зёрна таких сельскохозяйственных медоносов, как подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus* L.) и гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum* Moench).

На втором месте по встречаемости находился *Lupinus polyphyllus* (табл. 14). Высокий процент пыльцы этого вида отмечен в пыльцевых спектрах образцов из Калининградской, Псковской, Московской, Курской, Белгородской, Кировской, Нижегородской областей, Пермского края, Республик Чувашия и Башкортостан. Максимальное содержание пыльцы выявлено в пробах мёда из Европейской части России: Нижегородская (39.4%), Курская (27.2%) и Кировская области (25.9%).

Xanthium имел схожие с *Ambrosia* особенности распространения (табл. 15). Максимальные проценты пыльцевых зёрен видов рода *Xanthium* также отмечены в образцах из степных регионов: Липецкая (5.1%) и Самарская области (3.6%).

В России *Galega orientalis* на основе показателей мёдопродуктивности относят к медоносным растениям, в Европе по мелиссопали-

нологическим данным этот вид причисляют к перганосам. Полученные нами материалы подтвердили его перганосную роль. Пыльца *G. orientalis* в российских пробах мёда встречалась редко и исключительно в регионах Европейской части России. Она обнаружена в 4 пробах из Республики Башкортостан, в 3 – из Удмуртии и 1 – из Оренбургской области. Процент содержания её пыльцевых зёрен низкий (< 3%). *Sambucus racemosa* также не представлял ресурсного значения. Единичная пыльца этого вида отмечена лишь в одном образце из Краснодарского края.

Таким образом, на основе полученных данных установлено, что ресурсное медоносное значение среди российских инвазионных растений имели 11 видов. В Европейской части России медоносами, обеспечивающими сбор монофлорного мёда, являлись *Robinia pseudoacacia*, *Gleditsia triacanthos*, *Amorpha fruticosa*, *Solidago canadensis* и *Ailanthus altissima*, в Сибири – *Centaurea scabiosa*, *C. jacea*, *Echium vulgare* и *Conium maculatum*, на Дальнем Востоке – *Nonea rossica* и *Amoria hybrida*. К ресурсным безнектарным пер-

Таблица 13. Содержание пыльцы *Ambrosia* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пылью <i>Ambrosia</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>Ambrosia</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Смоленская область	8	1	0	0	0	1	0
Московская область	34	2	0	0	0	0	2
Рязанская область	11	1	0	0	1	0	0
Липецкая область	19	6	0	1	1	3	1
Тамбовская область	12	5	0	0	0	2	3
Курская область	42	6	0	0	0	2	4
Белгородская область	11	4	0	0	0	2	2
Ростовская область	12	3	0	0	0	1	2
Краснодарский край	75	9	0	1	2	1	5
Республика Адыгея	7	1	0	0	1	0	0
Карачаево-Черкесская Республика	6	2	0	0	1	0	1
Ставропольский край	7	1	0	0	0	0	1
Республика Крым	8	1	0	0	0	0	1
Пензенская область	136	6	0	0	1	4	1
Нижегородская область	36	1	0	0	0	0	1
Ульяновская область	42	1	0	0	0	1	0
Республика Татарстан	9	1	0	0	0	1	0
Самарская область	43	8	0	1	1	1	5
Саратовская область	21	7	0	1	1	2	3
Оренбургская область	49	6	0	0	1	4	1
Республика Башкортостан	635	19	0	1	4	6	8
Сибирь							
Алтайский край	228	8	0	0	0	5	3
Дальний Восток							
Приморский край	20	1	0	0	0	1	0
Всего:	1471	100	0	5	14	37	44

ганосным видам можно отнести *Lupinus polyphyllus* и виды рода *Ambrosia*. Высокая пыльцевая продуктивность данных растений делает их привлекательными для медоносных пчёл.

Обсуждение результатов

Всего в результате палинологического анализа 2121 пробы мёда были идентифицированы пыльцевые зёрна 26 различных инвазионных растений. Наибольшее их разнообразие отмечено в мёдах, отобранных из Краснодарского и Алтайского краёв, Курской, Московской, Пензенской, Тюменской областей и Республики Башкортостан. При этом ресурсную роль они играют в основном

в пределах двух зон: южной (Краснодарский край, Республика Адыгея, Ростовская обл.) и сибирской (Алтайский и Красноярский края, Новосибирская и Кемеровская области). Локально их медоносный потенциал проявляется в некоторых регионах Поволжья (Нижегородская обл.) и Дальнего Востока (Бурятия и Камчатский край). Данную особенность следует учитывать при разработке дальнейших мер борьбы с ними. Причём стратегия по снижению их негативного влияния должна быть иной, нежели подход, предложенный к лекарственным, пищевым и другим сырьевым видам. Данный способ, основанный на изъятии ресурсных инвазионных растений из естественных популяций и использовании

Таблица 14. Содержание пыльцы *Lupinus polyphyllus* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>L. polyphyllus</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>L. polyphyllus</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Калининградская область	3	1	0	0	1	0	0
Республика Карелия	8	1	0	0	0	1	0
Вологодская область	5	1	0	0	0	1	0
Псковская область	10	4	0	0	3	0	1
Смоленская область	8	2	0	0	0	2	0
Ивановская область	4	1	0	0	0	0	1
Московская область	34	8	0	0	1	3	4
Калужская область	23	1	0	0	0	1	0
Курская область	42	5	0	1	1	1	2
Белгородская область	11	2	0	0	1	1	0
Краснодарский край	75	2	0	0	0	1	1
Кировская область	27	11	0	1	4	3	3
Нижегородская область	36	14	0	3	7	2	2
Республика Чувашия	13	3	0	0	2	1	0
Республика Мордовия	8	1	0	0	0	1	0
Пермский край	27	3	0	0	2	1	0
Республика Башкортостан	635	6	0	0	2	2	2
Сибирь							
Красноярский край	112	1	0	0	0	0	1
Дальний Восток							
Камчатский край	8	2	0	0	0	0	2
Сахалинская область	1	1	0	0	0	1	0
Всего:	1090	70	0	5	24	22	19

Таблица 15. Содержание пыльцы *Xanthium* в пробах российского мёда

Регион	Общее число проб	Число проб с пыльцой <i>Xanthium</i>	Число проб с соответствующей долей пыльцы <i>Xanthium</i>				
			> 45.0	16.0–44.9	3.0–15.9	1.0–2.9	< 1.0
Европейская часть							
Липецкая область	19	1	0	0	1	0	0
Ростовская область	12	2	0	0	0	1	1
Краснодарский край	75	1	0	0	0	0	1
Республика Крым	8	1	0	0	0	0	1
Пензенская область	136	3	0	0	0	1	2
Самарская область	43	3	0	0	1	0	2
Саратовская область	21	2	0	0	0	2	0
Республика Башкортостан	635	2	0	0	0	1	1
Сибирь							
Алтайский край	228	1	0	0	0	0	1
Дальний Восток							
Сахалинская область	1	1	0	0	0	1	0
Всего:	1178	17	0	0	2	6	9

их запасов в качестве сырья, не годится для медоносов и пергааносов, так как при использовании медоносно-пергааносных запасов чужеродных (инвазионных) видов растений мы получаем обратный эффект. Изъятие таких ресурсов как нектар и пыльца способствует активному опылению медоносно-пергааносных растений, что в итоге ведёт к увеличению их семенной продуктивности и содействует дальнейшему расселению.

Пчеловодам можно порекомендовать отказаться от возделывания растений, которые не дают монофлорный мёд и не обеспечивают пчёл большим количеством пыльцы, таких как, например, *Galega orientalis*, *Elaeagnus angustifolia* или *Oenothera biennis*. Нельзя также допускать широкого распространения сорных трав – *Solidago canadensis*, *Echium vulgare*, *Conium maculatum*, *Centaurea jacea*, *Nonea rossica*, *Amoria hybrida*, представителей рода *Ambrosia*, а также видов, используемых при озеленении – *Amorpha fruticosa*, *Gleditsia triacanthos*, *Ailanthus altissima*, которые обладают высоким медоносно-пергааносным потенциалом. Для важных ресурсных медоносных (*Robinia pseudoacacia* и *Centaurea scabiosa*) и безнектарных пергааносных видов (*Lupinus polyphyllus*) можно предложить использовать локальный подход к их сдерживанию, применяемый в европейских странах [Vitkova et al., 2017], когда в одних районах к виду относятся толерантно, а в других полностью искореняют. К примеру, акациевый мёд в России добывается часто. Большой интерес к *Robinia pseudoacacia*, как к перспективному медоносу, проявляется во многих регионах юга, а также в некоторых центральных областях. Однако важную ресурсную роль вид играет лишь в трёх из них: Краснодарском крае, Ростовской обл. и Республике Адыгея. Поэтому, на наш взгляд, целесообразным является использование *R. pseudoacacia* в качестве медоносного вида лишь в пределах указанной территории.

В завершении своей работы мы хотели бы коснуться темы интродукции чужеродных медоносных растений. На примере проб мёда, полученных в ботаническом саду Кубанского государственного аграрного университета им. И.С. Косенко, нами ранее уже

было показано [Курманов и др., 2013], что многие интродуцированные виды родов *Eucalyptus*, *Sophora* и др., обладающие высокими теоретическими показателями мёдопродуктивности, практически не посещаются медоносными пчёлами. Аналогично невысокие проценты пыльцы чужеродных растений отмечаются нами в пробах мёда, собранных в городских условиях. К примеру, во всех пробах мёда из г. Калининграда присутствуют пыльцевые зерна *Castanea sativa* Mill., но их доля не превышает 13.2%. Этому способствуют как неподходящие климатические условия для нектаровыделения, так и небольшие площади, занимаемые этими медоносами. Все эти данные следует учитывать, при решении вопросов целенаправленной интродукции медоносов в различных регионах России.

Особое внимание на эти особенности нужно обратить при создании специализированных нектароносных дендрариев, первый из которых планируется открыть на территории Республики Башкортостан [Кулуев и др., 2022]. Предлагаемый для интродукции список видов включает наименования 100 древесных таксонов. Он основан исключительно на данных об их потенциальной мёдопродуктивности и совсем не учитывает реальных показателей медосбора с этих растений в указанном регионе. В публикуемой статье нам удалось наглядно показать, что мёдопродуктивные зоны чужеродных древесных видов сконцентрированы в южных регионах России. Учитывая наши данные, можно дать прогноз, что предлагаемый проект нектарного леса в Республике Башкортостан на деле не сможет обеспечить пчёл желаемыми объёмами мёда, и в итоге он рискует стать всего лишь ещё одним вектором инвазий.

Заключение

Анализ пыльцевого состава образцов российского мёда позволил обозначить ресурсную роль 13 инвазионных растений, 11 медоносов и 2 безнектарных пергааносов. К важным медоносным видам Европейской части России были отнесены *Robinia pseudoacacia* (выделена 41 монофлорная проба), *Gleditsia triacanthos* (4) *Solidago canadensis* (4), *Amorpha fruticosa* (3), *Ailanthus*

altissima (1), Сибири – *Centaurea scabiosa* (16), *Echium vulgare* (3), *Centaurea jacea* (2), *Conium maculatum* (1), Дальнего Востока – *Nonea rossica* (2) и *Amoria hybrida* (1). Хорошими безнектарными перганосами являлись *Lupinus polyphyllus* и виды рода *Ambrosia*. Другая половина выделенных нами видов ресурсного значения не имела.

Дальнейший мониторинг кормовой базы пчеловодства в России, основанный на данных пыльцевого анализа мёда, позволит следить за состоянием медоносно-перганосных ресурсов инвазионных видов растений и даст возможность вырабатывать рекомендации по потенциальному сокращению их площадей в регионах, где они не играют ресурсной роли.

Финансирование работы

Лабораторные исследования проведены в рамках реализации государственной бюджетной темы № FMRS-2022-0010. 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

Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. *Robinia pseudoacacia* L. на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 2–23.

Виноградова Ю.К. Ключевые направления изучения фитоинвазий в России // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: Материалы Всерос. научно-практич. конф. с междунар. участием (Москва, Ботанический сад биологического факультета МГУ, 10–11 февраля 2022 г.). М.: Изд-во Московского университета, 2022. С. 29–39.

Виноградова Ю.К., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю.,

Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Ногов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терёхина Т.А., Трemasова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Black»-лист инвазионных растений России // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Материалы IV междунар. конф. (Кемерово, 1–2 октября 2015 г.). Кемерово, 2015. С. 68–72.

Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Черныгина 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.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 185 с.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Бриндза Я. Инвазионные виды растений для хозяйственного использования и здоровья. Нитра, 2019. 163 с.

Докукин Ю.В., Прокофьева Л.В., Шагун Я.Л., Лебедев В.И. Медоносные ресурсы – стратегический фактор развития пчеловодства // Пчеловодство. 2017. № 3. С. 5–7.

Дудкина Н.И., Виноградова Ю.К. Анализ изменчивости плодов и семян *Robinia pseudoacacia* L. в инвазионных популяциях // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тезисы докл. междунар. науч. конф. (Ростов-на-Дону, 5–8 июня 2007 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во Южного НЦ РАН, 2007. С. 114–115.

Кулуев Б.Р., Членов И.В., Полякова Н.В., Мурзабулатова Ф.К., Рязанова Н.А., Абдуллина Р.Г., Билалова Р.А., Мусин Х.Г., Заикина Е.А., Бережнева З.А., Кулуев А.Р., Галимова А.А., Шигапов З.Х. Создание первого нектароносного ландшафтного участка непрерывного цветения (нектарного леса) в Республике Башкортостан // *Biomics*. 2022. Т. 14 (1). С. 1–31.

Курманов Р.Г. К вопросу о стандартизации российских монофлорных видов мёда // Пчеловодство и апитеррапия: современные подходы и развитие: Материалы Междунар. научно-практич. конф. 3–4 декабря 2021 г., г. Рыбное. Рыбное: ФГБНУ «ФНЦ пчеловодства», 2021. С. 252–257.

Курманов Р.Г., Ишбирдин А.Р., Морева Л.Я. Пыльцевой состав южного мёда // Пчеловодство. 2013. № 7. С. 49–50.

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 А.А., Виноградова

- Ю.К., Вехов Д.А., Воронин В.И., Гололобова М.А., Губанова А.А., Гусев А.А., Гусева Д.О., Дергунова Н.Н., Дгебуадзе П.Ю., Загородная Ю.А., Залота А.К., Звягинцев А.Ю., Зиброва М.Г., Зиновьева С.В., Карabanов Д.П., Корнева Л.Г., Косьян А.Р., Кузнецов Д.Н., Куранова В.Н., Мищенко А.Л., Морозова Т.И., Орлова М.И., Осколкова 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.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А. Чёрная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Изд-во М. и К. Котляровых, 2021. 200 с.
- Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антипова С.В., Буко Т.Е., Верхозина А.В., Доронькин В.М., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кирина А.О., Ковригина Л.Н., Ламанова Т.Г., Михайлова С.И., Ноженков А.Е., Пликина Н.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Тарасова И.В., Терёхина Т.А., Филиппова А.В., Хрусталёва И.А., Шауло Д.Н., Шереметова С.А. Чёрная Книга флоры Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Энциклопедия. Пчела медоносная. *Apis mellifera* L. / Под ред. А.Г. Бутова, В.А. Зотова, И.М. Калиниченко. М.: Мир книги; Константа; Московские учебники; Картолиитография, 2005. 478 с.
- Bucher E., Kofler V., Vorwohl G., Zieger E. Das Pollenbild der Südtiroler Hönlige. Biologisches Labor der Landesagentur für Umwelt und Arbeitsschutz, 2004. P. 17–37.
- Handbook of Alien Species in Europe. DAISIE. Vol. 3 of Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, 2009. P. 269–374.
- Martin P. Geographical Sources of Chinese Product: Honey Types by Chinese Province. IHC. // Available online: URL (<https://www.ihc-platform.net/2geographical-sourcesofchineseproducthoneytypesbychineseprovincepetermartinuk.pdf>). Accessed on 6 September 2019.
- Oddo L.P., Piana M.L., Bogdanov S., Bentabol A., Gotsiou P., Kerkvliet J., Martin P., Marlot M., Ortiz Valbuena A., Ruoff K., Von der Ohe K. Botanical species giving unifloral honey in Europe // *Apidologie*. 2004b. Vol. 35. P. 82–93.
- Oddo L.P., Piro R., Bruneau E., Guyot-Declerck C., Ivanov T., Piskulova J., Flamini C., Lheritier J., Marlot M., Russmann H., Von der Ohe W., Von der Ohe K., Gotsiou P., Karabournioti S., Kefalas P., Passaloglou-Katrali M., Thrasyvoulou A., Tsigouri A., Marcazzan G.L., Piana M.L., Piazza M.G., Sabatini A.G., Kerkvliet J., Godinho J., Bentabol A., Ortiz Valbuena A., Bogdanov S., Ruoff K. Main European unifloral honeys: descriptive sheets // *Apidologie*. 2004a. Vol. 35. P. 38–81.
- Prđun S., Flanjak I., Svečnjak L., Primorac L., Lazarus M., Orct T., Bubalo, D., Bilic Rajs B. Characterization of Rare Himalayan Balsam (*Impatiens glandulifera* Royle) Honey from Croatia // *Foods*. 2022. Vol. 11. 3025. P. 1–14.
- Vinogradova Yu.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S. Plant Invasion Research in Russia: Basic Projects and Scientific Fields // *Plants*. 2021. Vol. 10. 1477. P. 1–26.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: a story of an invasive tree in Central Europe // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 384. P. 287–302.
- Von der Ohe W., Oddo L.P., Piana M.L., Morlot M., Martin P. Harmonized methods of melissopalynology // *Apidologie*. 2004. Vol. 35. P. 18–25.

RESOURCE MELLIFEROUS-POLLENIFEROUS ROLE OF INVASIVE PLANTS IN RUSSIA

© 2023 Kurmanov R.G.

Institute of Geology of the UFRC RAS, Ufa, 450077, Russia;
e-mail: ravil_kurmanov@mail.ru

The resource melliferous-polleniferous potential of Russian invasive plant species was studied on the basis of the results of melissopalynological (pollen) analysis. The study of the pollen composition of 2121 honey samples from 70 Russian regions made it possible to diagnose the pollen of 26 invasive plants in their composition, 13 of which were resource plants. In the European part of Russia, important melliferous plants were *Robinia pseudoacacia* L., *Gleditsia triacanthos* L., *Amorpha fruticosa* L., *Solidago canadensis* L., and *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle. Monofloral honey types from these invasive species were obtained mainly in the southern regions. In Siberia, *Centaurea scabiosa* L., *C. jacea* L., *Echium vulgare* L., and *Conium maculatum* L. were of resource importance. Monofloral greater and brown knapweed, viper's bugloss and wild hemlock honey types were found mainly in the regions of Western Siberia. In the Far East, sources of monofloral honey were *Nonea rossica* Steven and *Amoria hybrida* (L.) C. Presl. The species *Lupinus polyphyllus* Lindl. and species of the genus *Ambrosia* were classified as important Russian polleniferous plants.

Key words: resource species, melliferous plant, polleniferous plant, pollen analysis of honey, melissopalynology.

АДАПТАЦИЯ *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (ТОКУНАГА, 1906) К ГИПО- И ГИПЕРОСМОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ: РЕАКЦИЯ ГЕМОЦИТОВ

© 2023 Кухарева Т.А.*, Рычкова В.Н.**, Солдатов А.А.***, Андреева А.Ю.****,
Кладченко Е.С.*****

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, 299011, Россия

e-mail: *altali@yandex.ru; **novitsky_valya@mail.ru; ***alekssoldatov@yandex.ru; ****andreevaal@gmail.com;
*****kladchenko_ekaterina@bk.ru

Поступила в редакцию 13.12.2022. После доработки 28.08.2023. Принята к публикации 01.09.2023

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) – вид-вселенец, успешно колонизировавший акваторию Чёрного и Азовского морей, несмотря на значительно меньший уровень солёности этих вод в сравнении с родным регионом. Методом светооптической микроскопии оценены морфологические и морфометрические характеристики эритроцитов двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* при адаптации к гипо- и гиперосмотическим экспериментальным нагрузкам. Контрольную группу моллюсков содержали при солёности 18‰. Экспериментальные группы – при 8, 14, 35 и 45‰. Снижение солёности достигалось путём разбавления морской воды дистиллированной со скоростью $1.5 \pm 0.5\%$ в сутки. Для повышения солёности в аквариумы добавляли морскую соль. Солёность повышали со скоростью $2.5 \pm 0.5\%$ в сутки. Экспозиция – 2 дня. Установлено, что диапазон солёности 14–35‰ для анадары является естественным. Значительных изменений морфологии клеток в данных условиях не наблюдали. Вместе с тем нахождение в среде с уровнем солёности 8 и 45‰ вызывало явное напряжение: появлялись клеточные аномалии, менялись размерные характеристики эритроцитов. Однако лизиса клеток не происходило, значения удельной поверхности и ядерно-цитоплазматического отношения сохранялись. Это свидетельствует о способности анадары некоторое время существовать в регионах с экстремальными гипо- и гиперосмотическими условиями.

Ключевые слова: анадара, эритроциты, гипо- и гиперосмотический стресс, светооптическая микроскопия, морфометрия.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-117-125

Введение

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) (далее анадара) – двустворчатый моллюск, который широко представлен в малакофауне Индо-Пацифики: прибрежных водах Индии, Шри-Ланки, Индонезии, Японии и Австралии [Routiers, 1998]. В Чёрное и Азовское море этот вид-вселенец был занесён вместе с балластными водами судов [Шиганова, 2009]. Впервые анадара была обнаружена у берегов Кавказа в 1968 г. [Киселёва, 1992]. В последующие годы она массово колонизировала прибрежные воды Чёрного и Азовского морей и стала одним из доминирующих бентосных видов [Revkov et al., 2008]. Широкому расселению способствовала высокая степень эврибионтности анадары. Показана её толерантность к острым формам гипоксии (анок-

сии) [Андреевко и др., 2009; Soldatov et al., 2021], сероводородному заражению [Soldatov et al., 2018]. Освоение азово-черноморского региона типично океаническим видом допускает его способность к существованию в гипоосмотических условиях среды. Особенно это касается Азовского моря, где *Anadara kagoshimensis* получила широкое распространение [Zhivoglyadova et al., 2021]. Однако пределы осмотической толерантности её изучены недостаточно.

Известно, что морские двустворчатые моллюски являются типичными осмоконформерами [McFarland et al., 2013, Solan, Whiteley 2016]. Осмолярность их внутренней среды (гемолимфы) соответствует внешнему окружению. В этом случае решающее значение приобретает способность клеточных си-

стем осмоконформера компенсировать гипо- или гиперосмотическую нагрузку. Удобными элементами для изучения процессов осморегуляции являются клетки гемолимфы (гемоциты). У анадары они в массе представлены эритроидными формами, что отличает её от других видов двустворок [Holden et al., 1994; Morello et al., 2004]. Было показано, что снижение солёности приводит к уменьшению общего числа гемоцитов у *Anadara kagoshimensis*, обитающей у берегов Китая. Однако при этом возрастала их фагоцитарная активность, а также способность генерировать АФК [Zhang et al., 2019]. В условиях эксперимента была изучена способность гемоцитов черноморской анадары реагировать на дефицит кислорода и сероводородное заражение водной среды. При этом отмечали изменения формы, размеров клеток и их ядер, числа гранулярных включений, образование характерных аномалий и т. д. [Soldatov et al., 2018, 2021]. Это означает, что гемоциты чувствительны к условиям внешней среды и их можно использовать в качестве маркера состояния организма моллюска в целом.

В настоящей работе в условиях эксперимента *in vivo* предпринята попытка определения диапазона осмотической толерантности организма анадары. Исследуются эритроидные элементы гемолимфы моллюска. Анализируются их морфологические и морфометрические характеристики в условиях гипо- и гиперосмотических нагрузок.

Материал и методика

Работа проводилась на двустворчатых моллюсках (*A. kagoshimensis* Tokunaga, 1906). Исследовано 50 особей (сырая масса вместе с раковиной – 15.6 ± 1.5 г, диаметр створки – 35.5 ± 1.1 мм). Моллюсков отбирали осенью 2020 г. в Чёрном море близ г. Севастополя (координаты точки сбора 44.60° с. ш., 33.44° в. д., температура воды 20°C , солёность 18.3 ‰, содержание кислорода 8.5 мг/л) и доставляли в лабораторию в пластиковых контейнерах без воды. В лаборатории анадару рассаживали в аквариумы, плотность посадки – одна особь на 3–5 литров. В аквариумах поддерживались условия близкие к месту сбора материала: температура – $23.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$,

солёность – 18.2 ± 0.02 ‰, pH – 8.1 ± 0.01 , содержание кислорода – 7.7 ± 0.1 мг/л. Содержание кислорода и температуру воды оценивали при помощи портативного оксиметра с температурным датчиком ST300D (Ohaus, США). Солёность и pH воды контролировали при помощи портативного кондуктометра-солемера sensION 5 HACH (США) и pH-метра ST2100-F (Ohaus, США).

Для оценки диапазонов солёносной адаптации моллюсков разделили на 5 групп по 10 особей в каждой. Контрольная группа содержалась при солёности 18 ‰, экспериментальные при 8 ‰, 14 ‰, 35 ‰ и 45 ‰. Экспериментальное снижение солёности (точки 14 ‰ и 8 ‰) достигалось путём разбавления морской воды дистиллированной со скоростью 1.5 ± 0.5 ‰ в сутки. После достижения необходимых значений солёности, моллюсков выдерживали в заданных экспериментальных условиях 2 суток. Для повышения солёности до 35 ‰ и 45 ‰ в экспериментальные аквариумы постепенно добавляли соль (Red sea salt, France). Солёность повышалась со скоростью 2.5 ± 0.5 ‰ в сутки. После достижения солёности 35 ‰ (через 6 суток, без учёта периода акклимации) и 45 ‰ (ещё через 4 суток) экспозиция в экспериментальных условиях составляла 2 суток. На протяжении всего эксперимента, включая период акклимации к лабораторным условиям, для удаления метаболитов ежедневно меняли воду, с сохранением значения солёности. Моллюсков кормили смесью микроводорослей *Tetraselmis viridis* (штамм IBSS–25) из коллекции Отдела биотехнологии и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ. На каждые 50 л аквариумной воды вносили 5–10 мл взвеси микроводорослей. Температура воды, содержание кислорода и значение pH поддерживались на уровне контроля в течение всего экспериментального периода.

Гемолимфу для анализа отбирали стерильным шприцем из экстрапаллиальной полости моллюска, затем трижды отмывали в стерильной морской воде в течение 5 минут (500 г) и пропускали через фильтр с диаметром ячейки 20 мкм для удаления агрегатов. После отмывки клетки концентрировали и готовили мазки. Окраску мазков проводили по комбинированному методу Паппенгейма [Зо-

лотницкая, 1987]. Мазки анализировали при помощи светового микроскопа (Biomed PR-2 Lum), оборудованного камерой (Levenhuk C NG Series). В программе ImageJ 1.44 р по фотографиям измеряли большой (C_1) и малый (C_2) диаметры клеток (без учёта псевдоподий) и их ядер (N_1, N_2).

На основании полученных значений рассчитывали объём и площадь поверхности у отдельных клеток (V_c, S_c) и их ядер (V_n, S_n) [Новицкая, Солдатов, 2013]. Затем определяли удельную поверхность клеток (S_c/V_c) и ядерно-цитоплазматическое отношение (V_n/V_c). На каждом мазке подсчитывалось не менее 1000 клеток.

Нормальность распределения проверяли при помощи теста Колмогорова – Смирнова. Различия между группами анализировали с помощью программного обеспечения RStudio версия 4.1.0 (R Core Team, 2021). Данные анализировали с использованием дисперсионного анализа (ANOVA). Достоверность результатов проверяли при помощи критерия

Тьюки с доверительным интервалом 95%. Результаты выражены как среднее значение \pm стандартная ошибка среднего.

Результаты

Выживаемость особей. Гипо- и гиперосмотическая нагрузка не вызвала гибели *Anadara kagoshimensis*. Створки раковины моллюска оставались приоткрытыми на протяжении всех этапов эксперимента.

Морфология эритроцитов. На мазках были обнаружены эритроциты анадары, которые представляли собой крупные округлые клетки слегка вытянутой формы со средним диаметром большой и малой оси 16.2 ± 0.1 мкм и 13.3 ± 0.1 мкм, соответственно (рис.1, С). Иногда встречались случаи образования псевдоподий. В цитоплазме присутствовали множественные гранулярные включения. Ядро небольшое, диаметр осей – 5.0 ± 0.03 мкм и 3.7 ± 0.03 мкм, располагалось ацентрично. Окраска ядра базофильная, хроматин высоко концентрирован.

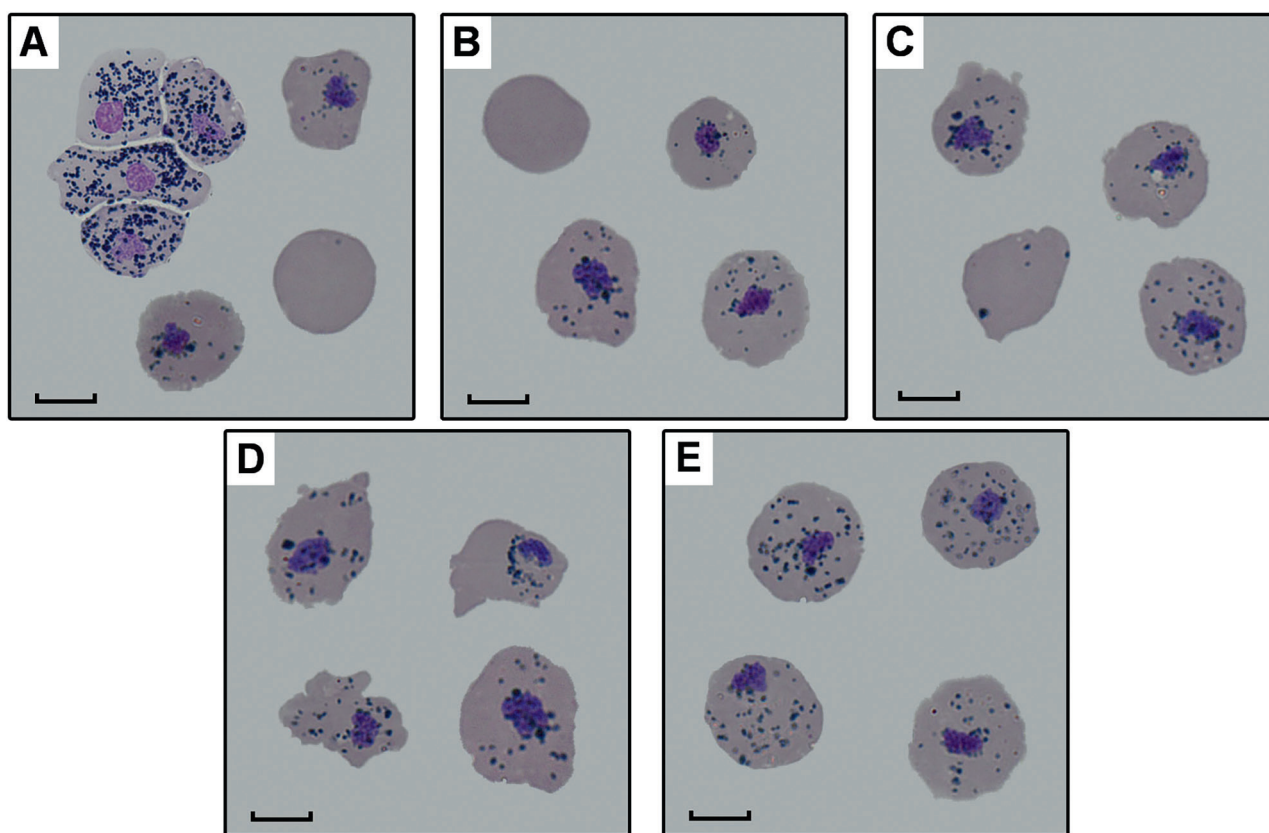


Рис. 1. Влияние уровня солёности на морфологические характеристики эритроцитов *A. kagoshimensis*: А – уровень солёности 8 ‰, В – уровень солёности 14 ‰, С – уровень солёности 18 ‰ (контрольный уровень), D – уровень солёности 35 ‰, E – уровень солёности 45 ‰. Линейка соответствует 10 мкм.

В результате гипо- и гиперосмотического воздействия морфологические особенности эритроцитов претерпевали ряд изменений. При снижении солёности до 14 ‰ эритроциты и их ядра приобретали неправильную форму, зёрна при этом смещались ближе к ядру. Количество псевдоподий у клеток становилось меньше. Наблюдали появление в гемолимфе безъядерных клеток (рис. 1, В). При дальнейшем снижении солёности до 8 ‰ описанные морфологические изменения сохранялись, кроме того, клетки набухали и начинали образовывать агрегаты, которые наблюдались по всей площади мазка (рис. 1, А). Однако увеличения численности эритроцитарных теней, которые отображают случаи лизиса, не наблюдали.

Увеличение уровня солёности до 35 ‰ также приводило к нарушениям формы клеток и ядер, число псевдоподий у клеток увеличивалось. Зёрна концентрировались вокруг ядра (рис. 1, D). Однако при дальнейшем повышении солёности до 45 ‰ форма клеток вновь становилась округлой, а зёрна располагались равномерно вокруг ядра. Псевдоподии у клеток практически не наблюдались (рис. 1, E). Роста числа эритроцитарных теней также не отмечали.

Линейные размеры клеток. Изменения уровня солёности морской воды статистически значимо влияли на размерные характеристики клеток (рис. 2, А, В). Снижение солёности привело к возрастанию длины большой и малой оси клеток, которая составила 17.1 ± 0.1

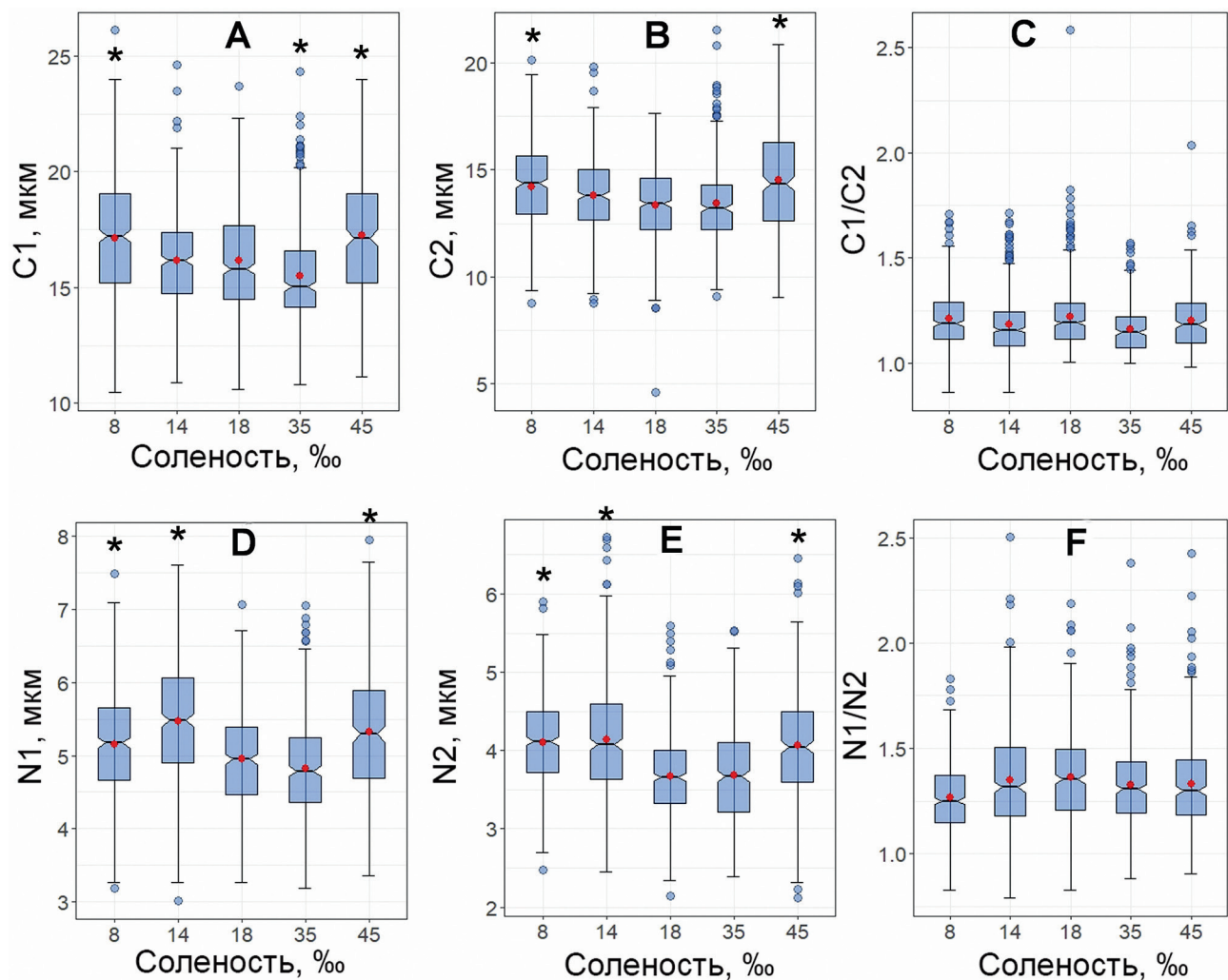


Рис. 2. Влияние уровня солёности на размерные характеристики эритроцитов и их ядер у *A. kagoshimensis*: А – длина большой оси клетки, В – длина малой оси клетки, С – соотношение длин большой и малой осей клетки, D – длина большой оси ядра, E – длина малой оси ядра, F – соотношение длин большой и малой осей ядра. * – существуют достоверные различия между опытной и контрольной группой ($p < 0.05$).

мкм и 14.2 ± 0.1 мкм при уровне солёности воды 8 ‰. Увеличение солёности воды до 35 ‰ вызвало некоторое уменьшение длины большой оси (15.5 ± 0.1 мкм) на фоне роста малой оси (13.4 ± 0.1 мкм), однако при солёности воды 45 ‰ длина обеих осей возрастала (17.2 ± 0.2 мкм и 14.5 ± 0.1 мкм). Значения в крайних точках, соответствующих 8 ‰ и 45 ‰ солёности, были на 6–8% выше контрольных значений ($p < 0.05$). Отношение осей C_1/C_2 в ходе эксперимента существенно не изменялось и находилось на уровне 1.1–1.3 (рис. 2, С).

Линейные размеры ядра. Изменения претерпевали и размерные характеристики ядер эритроцитов (рис. 2, D, E). Снижение уровня солёности воды до 14 ‰ вызвало набухание ядер: длина большой и малой оси возросла до

5.5 ± 0.04 мкм и 4.1 ± 0.04 мкм, соответственно. Дальнейшее опреснение (8 ‰) сопровождалось некоторым снижением этих значений до 5.15 ± 0.03 мкм и 4.1 ± 0.02 мкм. Засоление воды привело к росту большой и малой оси ядра, и при её солёности 45 ‰ эти длины составили 5.3 ± 0.1 мкм и 4.1 ± 0.04 мкм, соответственно. В крайних точках, соответствующих солёности 8 ‰ и 45 ‰, размеры большой и малой осей ядра (N_1, N_2) были на 4–7% больше контрольных значений ($p < 0.05$). Соотношение осей ядра (N_1/N_2) в ходе эксперимента при всех солёностях воды находилось на уровне 1.2–1.5 (рис. 2, F).

Объёмные характеристики эритроцитов и их ядер. Рост диаметра большой и малой оси в условиях гипоосмотической нагрузки привёл к закономерному увеличе-

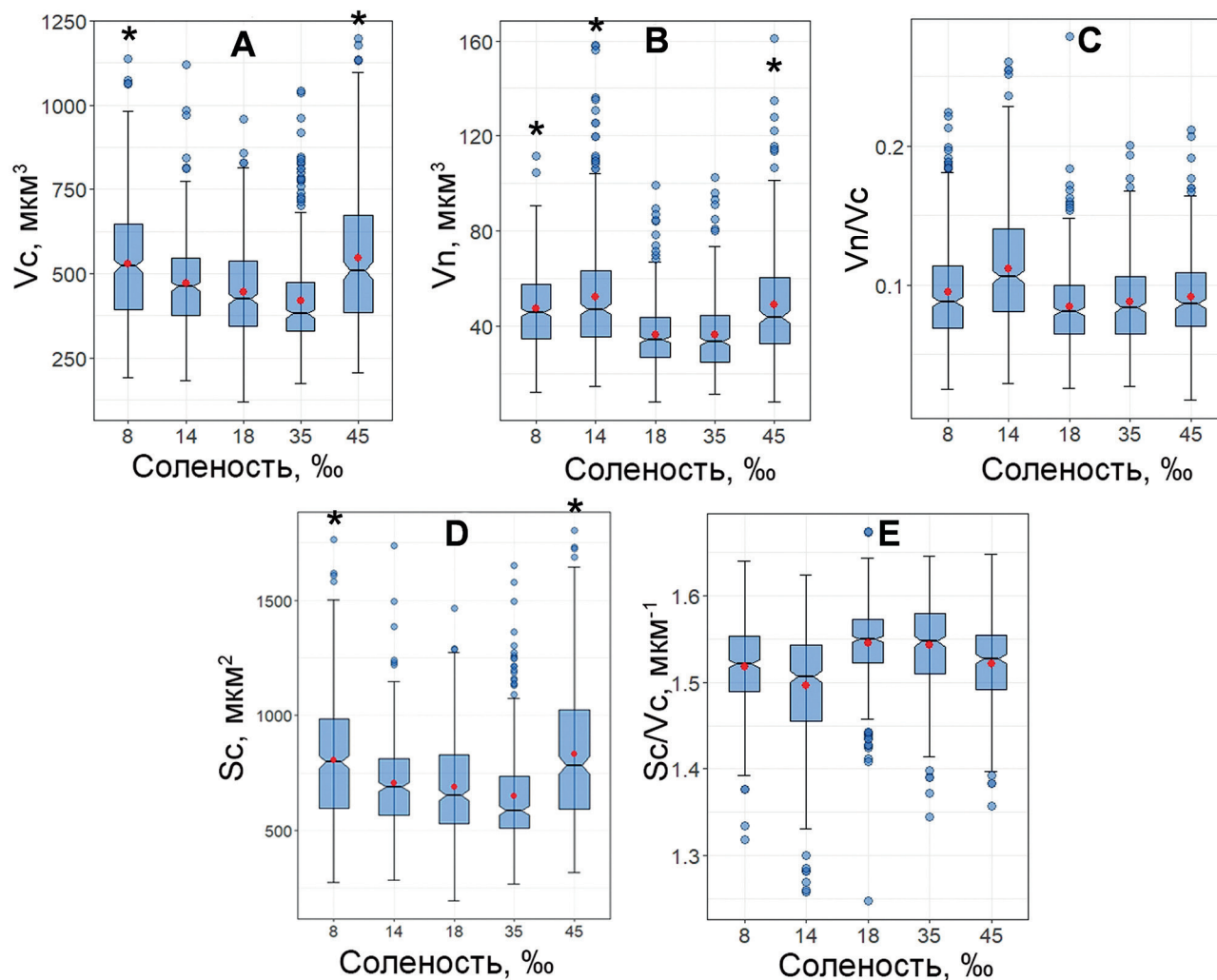


Рис. 3. Влияние уровня солёности на расчётные характеристики эритроцитов и их ядер у *A. kagoshimensis*: А – объём эритроцитов, В – объём ядра эритроцитов, С – ядерно-цитоплазматическое отношение, D – общая площадь поверхности эритроцитов, Е – удельная площадь поверхности эритроцитов. * – существуют достоверные различия между опытной и контрольной группой ($p < 0.05$).

нию объёма эритроцитов (V_c) (рис. 3, А). При солёности воды 8 ‰ V_c составил 529.4 ± 8.4 мкм³, что на 19% выше уровня контроля ($p < 0.05$). Гиперосмотическая нагрузка вначале приводила к некоторому снижению объёма до 420.4 ± 7.6 мкм³ при 35 ‰, а затем к его росту до 547.3 ± 12.1 мкм³ при солёности воды 45 ‰, что на 23% выше контрольных значений ($p < 0.05$). Объём ядра (V_n) увеличился на треть в условиях минимальной и максимальной солёности и составил 47.3 ± 0.8 мкм³ и 48.9 ± 1.3 мкм³ при солёностях воды 8 ‰ и 45 ‰, соответственно ($p < 0.05$) (рис. 3, В). При этом максимальное значение объёма ядра (52.2 ± 1.2 мкм³) регистрировали при солёности воды 14 ‰. Изменения объёма ядра были количественно сопоставимы с изменением объёма клеток, о чём свидетельствует отсутствие существенных различий между значениями ядерно-цитоплазматического отношения V_n/V_c у контрольной и опытных групп (рис. 3, С).

Общая и удельная площадь поверхности эритроцитов. Общая площадь поверхности эритроцитов (S_c) возрастала в гипосмотических условиях и составила 804.2 ± 12.9 мкм² при 8 ‰. В гиперосмотических условиях S_c вначале несколько снижалась при 35 ‰, а затем увеличивалась до 829.9 ± 17.9 мкм² при 45 ‰ (рис. 3, D). В крайних точках, соответствующих 8 ‰ и 45 ‰, общая площадь поверхности эритроцитов была выше в 1.2 раза в сравнении с контрольными значениями ($p < 0.05$). Удельная поверхность клетки S_c/V_c оставалась на уровне 1.5 мкм⁻¹ в ходе эксперимента (рис. 3, E).

Обсуждение результатов

Из представленной выше информации необходимо акцентировать внимание на следующих моментах, которые стоит обсудить:

- гипосмотическая нагрузка сопровождалась устойчивым ростом средноклеточного объёма клеток красной крови и их ядер;
- аналогичные изменения наблюдали и в условиях гиперосмотических нагрузок; при этом увеличение объёма клеток было более выраженным (до 23%);
- морфологические изменения эритроидных форм были незначительны и сводились

в основном к изменению формы клеточных ядер, дислокации зернистых включений, изменению числа псевдоподий; агрегирование клеток отмечали только при 8 ‰, при этом образования эритроцитарных теней не наблюдали.

Увеличение объёма эритроцитов в гемолимфе анадары в условиях гипосмотической нагрузки ожидаемо, ввиду гидратации гемолимфы и цитоплазмы клеток, что обычно происходит в организме осмоконформеров [Bregante et al., 2016]. Однако оно составило не более 19%, что допускает развитие процессов, направленных на снижение клеточного объёма (regulatory volume decrease, RVD). В основе данного процесса может лежать катионно-анионный обмен на уровне клеточных мембран по схеме: K^+Cl^- симпорт и (или) K^+H^+ антипорт [Cossins, Gibson, 1997]. В обоих случаях из клетки выводится осмотически связанная вода. В отношении гемоцитов мидий допускается первый процесс [Bregante et al., 2016]. Не исключается из внимания и выведение органических осмолитов, таких как таурин и бетаин [Jackson et al., 1994; Torre et al., 2013].

При гиперосмотической нагрузке реакции организма были более сложными. Нагрузка средней интенсивности (35 ‰) сопровождалась незначительным уменьшением клеточного объёма гемоцитов, без какой-либо его последующей коррекции. Эта реакция вполне естественна, ввиду гипертонии гемолимфы. Однако нахождение в среде при солёности 45‰ сопровождалось существенным увеличением объёма клеток красной крови. Это можно объяснить только процессами регуляторного увеличения объёма (regulatory volume increase, RVI). В основе этого может лежать вход гидратированных ионов в клетку: Na^+/H^+ обменник, а также Na^+ , K^+ и Cl^- котранспорт [Cossins, Gibson, 1997].

Можно допустить развитие процессов осморегуляции по типу RVD и RVI на уровне эритроцитов анадары при адаптации к гипо- и гиперосмотическим условиям среды. Однако, в таком случае, эти процессы далеки от совершенства. Это видно из того, что клеточный объём не возвращается к исходным значениям. В то же время, развития каких-либо

существенных клеточных аномалий не происходит. Главное, в гемолимфе не отмечалось повышение числа эритроцитарных теней, которые фактически представляют собой разрушенные клетки. Это можно объяснить только высокой осмотической стойкостью клеток красной крови, которая была зарегистрирована для эритроцитов анадары ранее [Новицкая, Солдатов, 2011]. Последнее отражает высокую эластичность цитоплазматической мембраны клеток, что скорее является следствием особенностей их фосфолипидного состава.

Из представленной информации следует, что диапазон солёности 14–35 ‰ лежит в пределах диапазона осмотической толерантности анадары. Об этом свидетельствует отсутствие заметных изменений в морфологии и морфометрии клеток красной крови. Нахождение в среде, имеющей солёность 8 и 45 ‰, вызывает некоторое напряжение. Оно выражается в увеличении объёма клеток красной крови, что свидетельствует о несовершенстве процессов осморегуляции по типу RVD и RVI. Это в значительной степени компенсируется высокой осмотической стойкостью эритроидных клеток. При этом удельная поверхность клеток красной крови сохраняется, что важно для полноценного выполнения респираторной функции гемолимфы. Все эти адаптивные механизмы, по-видимому, позволяют анадаре успешно осваивать гипоосмотические акватории Чёрного и Азовского морей [Revkov et al., 2008; Zhivoglyadova et al., 2021], а также некоторое время выдерживать крайне низкие (8 ‰) и высокие (45 ‰) значения солёности водной среды.

Заключение

Таким образом, диапазон солёности воды 14–35 ‰ для организма анадары является зоной функционального комфорта. Об этом свидетельствует отсутствие значительных изменений морфологии и морфометрии у клеток красной крови. Границами осмотической толерантности данного вида, по-видимому, являются солёности воды 8 и 45 ‰. При таких величинах отмечается значительное изменение линейных и объёмных характери-

стик эритроидных элементов, появляется ряд клеточных аномалий (форма ядер, локализация зернистых включений, изменение числа псевдоподий) и существенно увеличивается клеточный объём. Однако разрушения клеток не происходит, что свидетельствует в пользу их высокой осмотической стойкости. Сохраняется и удельная поверхность эритроцитов. Это означает, что организм анадары в течение некоторого времени способен выдерживать пребывание в условиях экстремальных гипо- и гиперосмотических нагрузок.

Финансирование работы

Исследование влияния гипоосмотической нагрузки на гемоциты анадары выполнено в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Закономерности организации иммунной системы промысловых гидробионтов и исследование влияния факторов внешней среды на функционирование их защитных систем» (№ 121102500161-4). Исследование влияния гиперосмотической нагрузки на гемоциты анадары выполнено в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№121041400077-1).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них 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 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Андреев Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двусторчатого моллюска *Anadara inaequalis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Доклады Национальной академии наук Украины. 2009. № 7. С. 155–160.
- Золотницкая Р.П. Методы гематологических исследований // Лабораторные методы исследования в клинике: Справочник. М.: Медицина, 1987. С. 106–148.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1992. С. 84–99.
- Новицкая В.Н., Солдатов А.А. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara inaequalis* (Mollusca: Arcidae) в условиях экспериментальной аноксии: функциональные и морфометрические характеристики // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10. № 1. С. 56–64.
- Новицкая В.Н., Солдатов А.А. Особенности функциональной морфологии эритроидных элементов гемолимфы двусторчатого моллюска *Anadara inaequalis*, Чёрное море // Гидробиологический журнал. 2013. Т. 49. № 4. С. 69–77.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 56 с.
- Bregante M., Carpaneto A., Piazza V., Sbrana F., Vassalli M., Faimali M. & Gambale F. Osmoregulated chloride currents in Hemocytes from *Mytilus galloprovincialis* // PloS one. 2016. Vol. 11, No. 12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167972>
- Cossins A.R., Gibson J.S. Volume-sensitive transport systems and volume homeostasis in vertebrate red blood cells // The Journal of experimental biology. 1997. Vol. 200, iss. 2. P. 343–352. <https://doi.org/10.1242/jeb.200.2.343>
- Holden J.A., Pipe R.K., Quaglia A. & Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequalis* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1994. Vol. 74, iss. 2. P. 287–299. <https://doi.org/10.1017/S0025315400039333>
- Jackson P.S., Morrison R., Strange K. The volume-sensitive organic osmolyte-anion channel VSOAC is regulated by nonhydrolytic ATP binding // American Journal of Physiology-Cell Physiology. 1994. Vol. 267, iss. 5. P. C1203–C1209. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.1994.267.5.C1203>
- McFarland K., Donaghy L., Volety A.K. Effect of acute salinity changes on hemolymph osmolality and clearance rate of the non-native mussel, *Perna viridis*, and the native oyster, *Crassostrea virginica*, in Southwest Florida // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8, iss. 3. P. 299–310. <https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.06>
- Morello E.B., Solustri C., Frogliа C. The alien bivalve *Anadara demiri* (Arcidae): a new invader of the Adriatic Sea, Italy // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84, iss. 5. P. 1057–1064. <https://doi.org/10.1017/S0025315404010410h>
- Poutiers J.M. Gastropods // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. 1998. Vol. 1. P. 363–648.
- Revkov N.K., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E. ... & Kucheruk N.V. The state of zoobenthos // Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. 2008. P. 243–290.
- Solan M., Whiteley N. Stressors in the marine environment: physiological and ecological responses; societal implications. Oxford University Press, 2016. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718826.001.0001>
- Soldatov A., Kukhareva T., Morozova V., Richkova V., Andreyeva A., Bashmakova A. Morphometric parameters of erythroid hemocytes of alien mollusc *Anadara kagoshimensis* under normoxia and anoxia // Ruthenica. 2021. Vol. 31, iss. 2. P. 77–86. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(2\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(2).3)
- Soldatov A.A., Kukhareva T.A., Andreeva A.Y., Efremova E.S. Erythroid elements of hemolymph in *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under conditions of the combined action of hypoxia and hydrogen sulfide contamination // Russian Journal of Marine Biology. 2018. Vol. 44, iss. 6. P. 452–457. <https://doi.org/10.1134/S1063074018060111>
- Torre A., Trischitta F., Corsaro C., Mallamace D., Faggio C. Digestive cells from *Mytilus galloprovincialis* show a partial regulatory volume decrease following acute hypotonic stress through mechanisms involving inorganic ions // Cell biochemistry and function. 2013. Vol. 31, iss. 6. P. 489–495 <https://doi.org/10.1002/cbf.2925>
- 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.
- 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, iss. 2. P. 192–202. <https://doi.org/10.1134/S207511721020120>

ADAPTATION OF *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) TO HYPO- AND HYPEROSMOTIC ENVIRONMENTAL CONDITIONS: HEMOCYTE RESPONSE

© 2023 Kukhareva T.A.*, Rychkova V.N.**, Soldatov A.A.***, Andreyeva A.Yu.****, Kladchenko E.S.*****

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russia
e-mail: *altali@yandex.ru; **novitsky_valya@mail.ru; ***alekssoldatov@yandex.ru; ****andreevaal@gmail.com; *****kladchenko_ekaterina@bk.ru

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) is an invasive species that has successfully colonized the waters of the Black Sea and the sea of Azov, despite the significantly lower salinity level of these waters in comparison with the native region. The morphological and morphometric characteristics of bivalve mollusk *A. kagoshimensis* erythrocytes were analyzed by light microscopy during adaptation to hypo- and hyperosmotic experimental conditions. The control group of mollusks was kept at 18‰ salinity. Experimental groups were acclimated to 8, 14, 35 and 45 ‰ salinity. A decrease of salinity was achieved by diluting seawater with distilled water at a rate of 1.5 ± 0.5 ‰ per day. Sea salt was added to each aquarium to increase salinity. Salinity was increased at a rate of 2.5 ± 0.5 ‰ per day. Exposure period was 2 days. It has been shown that the salinity range of 14–35 ‰ is natural for ark clam. No significant changes in cell morphology were observed under these conditions. At the same time, environmental salinity levels of 8 and 45‰ caused obvious stress: cellular anomalies appeared, and the linear characteristics of erythrocytes were changed. However, cell lysis did not occur, the values of the specific surface area and nuclear-cytoplasmic ratio did not change. The results of the present work indicate the ability of the ark clam to exist for some time in regions with extremely low and high salinity of the aquatic environment.

Keywords: ark clam, erythrocytes, hypo- and hyperosmotic stress, light optical microscopy, morphometry.

О НАХОДКАХ НЕКОТОРЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА РОАСЕАЕ В ДАГЕСТАНЕ

© 2023 Муртазалиев Р.А.^{а, *}, Мухумаева П.О.^{б, **}

^а Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, г. Махачкала, 367000, Россия

^б Дагестанский государственный университет, г. Махачкала, 367000, Россия

e-mail: *murtazaliev.ra@yandex.ru; **pati.muchumaeva@gmail.com

Поступила в редакцию 31.03.2023. После доработки 27.07.2023. Принята к публикации 11.08.2023

В работе приводятся сведения о новых чужеродных для флоры Дагестана и Восточного Кавказа видах семейства Роасеае, выявленных во время полевых исследований и при анализе различных гербарных фондов за 2020–2022 гг. Для флоры Восточного Кавказа впервые указываются *Echinochloa tzevevii* и *Setaria adhaerens*, а также подтверждено наличие во флоре Дагестана одичавших культурных видов: *Avena sativa*, *Lolium multiflorum*, *Sorghum drummondii*, *Sorghum technicum*. Впервые для флоры Дагестана приводится карантинный вид *Cenchrus longispinus*. Для каждого вида дана краткая характеристика местонахождения, приведены сведения о состоянии популяции, фенофазе и пр. Кроме того, каждому виду присвоен инвазионный статус, согласно критериям и методическим рекомендациям, используемым при ведении региональных «Чёрных книг». *Sorghum technicum* и *Cenchrus longispinus* имеют более высокий инвазионный потенциал (статус 2), а остальные 5 видов (*Avena sativa*, *Echinochloa tzevevii*, *Lolium multiflorum*, *Sorghum drummondii*, *Setaria adhaerens*) встречаются в нарушенных и сеgetальных сообществах (статус 3).

Ключевые слова: инвазионный статус, флористические находки, чужеродные виды, Роасеае, Дагестан, *Cenchrus longispinus*.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-126-130

Введение

В последние годы актуальными становятся работы, посвящённые выявлению и изучению путей проникновения инвазионных видов, а также оценкам их влияния на природные сообщества и агроландшафты [Виноградова, Майоров, Хорун, 2010; Нотов, Виноградова, Майоров, 2010].

Инвазионные виды представляют явную угрозу биологическому разнообразию, иногда приводя к исчезновению аборигенных видов, кардинально меняя природные экосистемы. Весьма ощутимый урон инвазионные виды наносят и агропромышленному комплексу, тем самым влияя на продовольственную безопасность целых стран [IPBES, 2018].

Мониторинг и инвентаризация инвазионных видов являются начальным этапом в разработке механизмов борьбы и принятия мер по предотвращению ущерба от их внедрения в природные и культурные сообщества. В России уже во многих регионах ведётся работа по выявлению инвазионных видов и составлению «Чёрных книг» регионов [Vinogradova

et al., 2021]. В этом отношении Дагестан всё ещё является малоизученным регионом, и работы по выявлению общего состава чужеродных видов весьма актуальны, как и исследования, касающиеся изучения отдельных таксономических групп.

Одно из первых мест по числу инвазивных видов на Кавказе принадлежит семейству Роасеае. В целом для Кавказа в настоящее время выявлено 96 чужеродных видов этого семейства [Lytvinskaya, Abdyeva, 2021]. Дагестан до сих пор не охвачен целенаправленными исследованиями по изучению чужеродной флоры. Однако, некоторые районы достаточно хорошо изучены. Например, были выполнены кандидатские диссертации по изучению сорной растительности Терско-Сулакской низменности К.Г. Ибрагимовым [1965] и по Южному Дагестану Н.Х. Гамидовой [2004]. Определённые сведения по новым находкам чужеродных видов в регионе можно найти в работах П.Л. Львова [1971, 1979] и в некоторых наших совместных публикациях [Мухумаева, Магомедова, 2016;

Мухумаева, Омарова, 2016; Мухумаева, Муртазалиев, 2017; Мухумаева, 2017; Verkhozina et al., 2020, 2022].

Целью данной работы являлось уточнение видового состава инвазионных видов злаков, ранее не отмеченных для Дагестана. С этой целью были проведены полевые исследования, анализирован гербарный материал, а также были собраны сведения о видах для определения их инвазионного статуса.

Материал и методика

В статье представлены результаты исследований чужеродных видов семейства Poaceae Дагестана, проведённых за последние годы (2020–2022 гг.) в низменных, предгорных и отчасти среднегорных районах республики. Кроме того, был просмотрен и обработан большой материал в основных гербариях региона – кафедры ботаники Дагестанского госуниверситета (LENUD) и Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (DAG).

Для каждого вида дана краткая характеристика местонахождения, приведены сведения о состоянии популяции, фенофазе и пр. Кроме того, каждому виду присвоен инвазионный статус, согласно критериям и методическим рекомендациям, используемым при ведении региональных «Чёрных книг» [Виноградова, Майоров, Хорун, 2010; Нотов, Виноградова, Майоров, 2010; и др.].

Названия таксонов приведены согласно монографии Н.Н. Цвелёва и Н.С. Пробатовой [2019].

Гербарные материалы найденных видов хранятся в гербарии кафедры ботаники Дагестанского госуниверситета (LENUD), Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (DAG), часть передана в кавказский сектор гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Результаты и обсуждение

Ниже приведены краткие сведения выявленных в последние годы чужеродных видов семейства Poaceae в Дагестане.

Avena sativa L. – широко культивируемое растение. На территории России в одичавшем виде приводится для многих регионов

европейской части страны, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока и Кавказа [Цвелёв, Пробатова, 2019]. Сведения о находке уточняют ареал данного вида на территории Дагестана: Дагестан, окрестности пос. Турали, у дороги 20.VI.2021, П. Мухумаева (LENUD), 42°50'47.8" с. ш., 47°38'56.6" в. д.; Дагестан, Кизилюртовский район, село Шущановка, у дороги, 10.VII.2022, П. Мухумаева (LENUD), 43°11'51.4" с. ш., 46°58'46.0" в. д. В обеих локациях вид встречается небольшими группировками или единичными экземплярами. Скорее всего он будет распространяться вдоль дорог, по обочинам и вполне может засорять сельхоз посевы. Инвазионный статус в Дагестане: 3.

Cenchrus longispinus (Hack.) Fernald – однолетнее растение родом из Северной Америки. Вид входит в перечень карантинных объектов, ограниченно распространённых в Российской Федерации [Перечень..., 2014]. Впервые в Восточной Европе вид был выявлен в середине XX в. на Украине [Ларионов, 1951]. В России впервые отмечен в Краснодарском крае в начале 1990-х гг. [Цвелёв, Бочкин, 1992]. Впоследствии стал отмечаться во многих регионах юга России. В настоящее время известен в Ростовской, Волгоградской, Белгородской и других областях [Волкова, 2011]. На Северном Кавказе, помимо Краснодарского края, отмечен в Чеченской Республике [Терекбаев, 2015].

Впервые нами выявлен для Дагестана в 2020 г. вдоль железной дороги на территории г. Буйнакска: Дагестан, Буйнакский р-он, г. Буйнакска, территория ж/д вокзала, вдоль дороги, 18.IX.2020, Р. Муртазалиев (DAG, LE), 42°49'26.1" с. ш., 47°07'31.5" в. д. В данном местонахождении встречается довольно часто, местами образуя небольшие группировки. Здесь он, в основном, предпочитает участки с редкой растительностью и держится на откосах насыпи железнодорожного полотна. Растения имели размеры близкие к средним значениям и находились на стадии плодоношения. Позднее (18.IX.2021 г.) этот вид был собран также в пригороде Каспийска М. Маллалиевым в полунарушенных сообществах [Inaturalist.org..., 2023]. Скорее всего вид проник в Дагестан по железной дороге из

соседнего региона, где он был выявлен ранее. Вполне вероятно, что в ближайшее время он будет выявлен и в других пунктах вдоль железной дороги и населённых пунктах. Инвазивный статус в Дагестане: 2.

Echinochloa tzvelevii Mosyakin ex Mavrodiev et H. Scholz. Данный вид на территории России распространён в европейской части и Западной Сибири [Цвелёв, Пробатова, 2019]. На Кавказе встречается в Предкавказье и на Западном Кавказе. Для флоры Дагестана вид приводится впервые: Дагестан, окрестности г. Махачкалы вдоль трассы «Кавказ» в питомнике «Долина роз» 18.VII.2021, Р. Муртазалиев (LENUD), 43°00'30.9" с. ш., 47°18'35.2" в. д. В местонахождении вид представлен небольшим числом особей, большая часть которых находилась в момент сбора в фазе плодоношения. Скорее всего, вид проник совсем недавно вместе с посадочным материалом из средней полосы России. Инвазивный статус в Дагестане: 3.

Lolium multiflorum Lam. – входит в состав газонных видов, встречается у дорог, в населённых пунктах, на полях и плантациях, а также на приречных галечниках. В России вид широко распространён в европейской части, в Сибири, на Кавказе [Цвелёв, Пробатова, 2019]. Родина вида – Древнее Средиземноморье [Plants..., 2023]. В ходе инвентаризации флоры злаков впервые он был выявлен на территории Дагестана: Дагестан, Приморская низменность, г. Махачкала, проспект Акушинского, вдоль дороги, 3.VI.2022, П. Мухумаева (LENUD), 42°58'25.9" с. ш., 47°25'46.8" в. д. Вид встречается разрозненно единичными экземплярами и отмечался вдоль дороги в пределах 1.5–2 км. Вероятно, он будет в ближайшее время распространяться вдоль дорог и, возможно, проникнет во многие районы низменной части Дагестана. Инвазивный статус в республике: 3.

Setaria adhaerens (Forssk.) Chiov. Данный вид был собран впервые для Дагестана во время экспедиции по Центральному Дагестану. Является новым видом для флоры Восточного Кавказа: Дагестан, Унцукульский район, окрестности села Гимры, 500 м, 20.VI.2021, П. Мухумаева (LENUD), 42°45'25.2" с. ш., 46°49'54.5" в. д. Во флористических сводках

вид для российской части Кавказа приводится для Предкавказского и Причерноморского районов [Цвелёв, Пробатова, 2019]. Общий ареал вида охватывает Африку, Юго-Западную и Южную Азию, а также некоторые острова Океании [Plants..., 2023]. Вид был отмечен в абрикосовом саду на площади 1.5 га и имел довольно большую численность (несколько сот экземпляров), основная часть из которых в момент сбора находилась в фазе плодоношения. Вопрос инвазии данного вида в регион остаётся открытым. Инвазивный статус в Дагестане: 3.

Sorghum × drummondii (Nees ex Steud.) Millsp. et Chase. В одичавшем виде встречается во многих регионах Российской Федерации: европейская часть, Западная Сибирь и Кавказ [Цвелёв, Пробатова, 2019]. Родина вида – север Африки [Plants..., 2023]. На территории Дагестана обнаружен в Центральном Дагестане: Дагестан, Хунзахский район окрестности села Обода, у дороги, 14.VIII.2021, П. Мухумаева (LENUD), 42°34'29.6" с. ш., 46°40'23.0" в. д. Было отмечено несколько экземпляров вдоль автомобильных дорог между населёнными пунктами на Хунзахском плато. Скорее всего проник совсем недавно, судя по численности вида – было отмечено всего около десятка экземпляров. Пути проникновения вида остаются пока не известными. Инвазивный статус в Дагестане: 3.

Sorghum technicum (Korn.) Trab. Приводится для флор разных регионов России, расположенных на территории европейской части, Западной Сибири, Дальнего Востока и Кавказа [Цвелёв, Пробатова, 2019]. Естественный ареал вида охватывает почти весь Африканский континент и Южную Азию [Plants..., 2023]. Для флоры Дагестана отмечен на территории Прикаспийской низменности в нескольких точках: Дагестан, Кизилюртовский район, Янгиюртовский заказник, на опушке леса, 10.VIII.2021, П. Мухумаева (LENUD), 43°13'25.2" с. ш., 46°59'47.2" в. д.; Дагестан, Самурский национальный парк, на опушке леса, 18.VI.2020, Р. Муртазалиев (LENUD), 41°51'48.4" с. ш., 48°33'20.0" в. д. Вид отмечается в лесных, относительно увлажнённых местах. Популяции представлены небольшим числом особей, образуют неболь-

шие группировки. Вполне возможно, что в ближайшее время вид будет осваивать естественные лесные экосистемы, создавая конкуренцию аборигенным видам. Инвазионный статус в Дагестане: 2.

Заключение

Таким образом, во флоре Дагестана выявлено 7 новых чужеродных видов из семейства Роасеае с разным инвазионным потенциалом. Из них два вида – *Sorghum technicum* и *Cenchrus longispinus* имеют более высокий инвазионный потенциал (статус 2). Данные виды отмечены в естественных сообществах рядом с населёнными пунктами. Остальные пять видов встречаются только в нарушенных и сеgetальных сообществах и имеют инвазионный статус 3.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Мониторинг и прогноз динамики почвенного покрова и биопродуктивности ландшафтов Северо-Западного Прикаспия и дагестанской части Восточного Кавказа», № FMSW-2022-0032, и частично за счёт средств авторов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Волкова Е.М. Опасный сорняк осваивает новые регионы России // Защита и карантин растений. 2011. № 8. С. 30–32.
- Гамидова Н.Х. Сорные растения Южного Дагестана. Махачкала. 2004. 42 с.
- Ибрагимов К.Г. Сорно-полевая растительность междуречья Терек – Сулак: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 1965. 21 с.
- Ларионов Д.К. Ценхрус якорцевый (*Cenchrus tribuloides* L.) на Україні // Ботаничний журнал. 1951. Т. 8, № 3. С. 78–79.
- Львов П.Л. К флоре Дагестана // Новости сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 284–289.
- Львов П.Л. О новых флористических находках в Дагестане // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 245–246.
- Мухумаева П.О. Новые таксоны семейства для Внутреннегорного Дагестана // Материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России. Нальчик, 2017. С.61–63.
- Мухумаева П.О., Магомедова М.А. Заметки о злаковых Бежтинско-Дидойской депрессии // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 36–41.
- Мухумаева П.О., Муртазалиев Р.А. Некоторые заметки о злаках (Роасеае) Южного Дагестана // Труды Дагестанского отделения РБО. 2017. Вып. 5. С. 51–55.
- Мухумаева П.О., Омарова С.О. Заметки о семействе Роасеае локальной территории низменного Дагестана // Природные и антропогенные изменения аридных экосистем и борьба с опустыниванием: Сб. материалов междунар. научно-практич. конф. (21–26 ноября 2016 г.). Махачкала, 2016. С. 223–225.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Перечень карантинных объектов, утверждённый приказом МСХ РФ от 15.12.2014 г. № 501 (Электронный документ) // (<https://normativ.kontur.ru/document?moduleId=1&documentId=244673>). Проверено 10.07.2023.
- Терекбаев А.А. Изменения в видовом составе и ареалах распространения сорных растений равнинной зоны Чеченской Республики за 2014–2015 гг. // Вестник Чеченского государственного университета. 2015. № 3 (19). С. 121–123.
- Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 646 с.
- Цвелёв Н.Н., Бочкин В.Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. № 5. С. 99–106.
- Inaturalist (Electronic resource) // (<https://www.inaturalist.org/observations/95371288>). Accessed 10.07.2023.
- IPBES. The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia (Report, p. 892), Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2018. DOI: 10.5281/ZENODO.3237429
- Lytvinskaya S.A., Abdyeva R.T. Gramineous fraction of the invasive flora of the Caucasus // South of Russia: ecology, development. 2021. Vol. 16. No. 4. P. 56–70. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-56-70.
- Plants of the World Online (Electronic resource) // (<https://powo.science.kew.org>). Accessed 10.07.2023.
- Verkhovzina 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., Jabborov A.M., Kalmykova O.G., Kapitonova O.A., Kechaykin A.A., Kharugin A.A., Kholodov O.N., Khoreva M.G.,

Kin N.O., Korolyuk A.Yu., Korolyuk E.A., Korotkov Y.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., Malov D.N., Marchuk E.A., Murtazaliev R.A., Olonova M.V., Ovchinnikova S.V., Ovchinnikov Y.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 Wei, Zolotov D.V., Zykova E.Yu., Murashko V.V., Krivenko D.A. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: new national and regional vascular plant records, 4. // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. 2022. Vol. 11. No. 1. C. 129–157.

Verkhovzina Alla V., Chernysheva Olga A., Ebel Alexandr L., Erst Andrey S., Dorofeev Nikolay V., Dorofeyev Vlad-

imir I., Grebenjuk Alexey V., Grigorjevskaja Anna Ya., Guseinova Ziyarat A., Ivanova Anastasia V., Khapugin Anatolij A., Korolyuk Andrey Yu., Korznikov Kirill A., Kuzmin Igor V., Mallaliev Maxim M., Murashko Vladislav V., Murtazaliev Ramazan A., Popova Ksenia B., Safronova Irina N., Saksonov Sergey V., Sarajeva Lyudmila I., Senator Stepan A., Troshkina Victoria I., Vasjukov Vladimir M., Wang Wei, Xiang Kunli, Zibzeev Evgenii G., Zolotov Dmitry V., Zykova Elena Yu., Krivenko Denis A. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: new national and regional vascular plant records, 2. // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. 2020. Vol. 9. No. 1. C. 139–154.

Vinogradova Yu., Tokhtar V., Notov A., Mayorov S., Danilova E. Plant Invasion Research in Russia: Basic Projects and Scientific Fields // *Plants*. 2021. Vol. 10 (7). 1477. <https://doi.org/10.3390/plants10071477>.

TO THE FINDING OF SOME ALIEN SPECIES OF THE FAMILY POACEAE IN DAGESTAN

© 2023 Murtazaliev R.A.^{a,*}, Mukhumaeva P.O.^{b,**}

^a Precaspian Institute of Biological Resources of the DFRC RAS, Makhachkala, 367000, Russia

^b Dagestan State University, Makhachkala, 367000, Russia

e-mail: *murtazaliev.ra@yandex.ru; **pati.muchumaeva@gmail.com

The paper provides information on new species of the Poaceae family, alien for the flora of Dagestan and the Eastern Caucasus, identified during field studies and in the analysis of various herbarium collections in 2020–2022. For the flora of the Eastern Caucasus, *Echinochloa tzvelevii* and *Setaria adhaerens* are indicated for the first time, and the presence of feral cultivated species in the flora of Dagestan is confirmed: *Avena sativa*, *Lolium multiflorum*, *Sorghum drummondii*, *Sorghum technicum*. For the first time for the flora of Dagestan, the quarantine species *Cenchrus longispinus* is presented. For each species, a brief description of the location is given, information on population status, phenophase, etc. is presented. In addition, an invasive status was assigned to each species, according to the criteria and guidelines used in the work on the regional “Black Books”. *Sorghum technicum* and *Cenchrus longispinus* have a higher invasive potential (status 2), while the remaining 5 species (*Avena sativa*, *Echinochloa tzvelevii*, *Lolium multiflorum*, *Sorghum drummondii*, *Setaria adhaerens*) occur in disturbed and segetal communities (status 3).

Keywords: invasive status, floristic finds, alien species, Poaceae, Dagestan, *Cenchrus longispinus*.

ИНТРОДУКЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ОСТРОВА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2023 Нестеренко В.А.

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, 690022, Россия
e-mail: vanester@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2023. После доработки 01.07.2023. Принята к публикации 16.08.2023

Интродукция чужеродных видов на морские острова приводит к дестабилизации сформировавшихся на них уникальных экосистем, отличающихся высоким уровнем экологической уязвимости. Сделан обзор чужеродных видов млекопитающих в составе островных териокомплексов Северо-Западной части Тихого океана и проанализированы результаты произошедшего за последние 150 лет массивного вселения инвайдеров. В настоящее время на островах Северо-Западной Пацифики обитает 43 чужеродных вида, относящихся к 19 семействам 7 отрядов млекопитающих, среди которых 9 включены в перечень 14 самых опасных инвазионных видов мира, а на островах Российского сегмента этого региона обитает 8 из 10 наиболее опасных млекопитающих-интродуцентов РФ.

Ключевые слова: Северо-Западная Пацифика, Тихий океан, острова, млекопитающие, чужеродные виды, интродукция.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-131-148

Введение

Интродукция наряду с другими формами деятельности человека стала одним из важнейших факторов, влияющих на изменение биоразнообразия многих регионов планеты в антропоцене [Lewis, Maslin, 2015; Petrosyan et al., 2023]. Расселение чужеродных видов справедливо сравнивается с биологическим загрязнением, которое не только изменяет облик сообществ, но может приводить к их дестабилизации [Шварц, 2004; Хляп и др., 2011]. Особое место среди территорий, подвергающихся массивному вселению инвайдеров, занимают морские острова, которые различаются по возрасту, географическому положению и степени изолированности, что обуславливает формирование на них уникальных экосистем. На островах, отличающихся экологической неустойчивостью и уязвимостью, именно инвазионные виды в 86% случаев стали причиной вымирания нативных видов [Спатц, Холмс, 2021]. Чтобы предотвратить возможные негативные последствия интродукции чужеродных видов, следует детально разобраться в ситуациях, складывающихся на островах Северо-Западной части Тихого океана, где расположено

самое большое количество островов России и даже целое островное государство. Задача настоящей статьи – сделать обзор млекопитающих, интродуцированных на острова Северо-Западной Пацифики (СЗП) и проанализировать результаты этой интродукции.

Материал и методика

Под Северо-Западной Пацификой понимается условная северо-западная четверть Тихого океана с сопредельными морями от Берингова на севере до являющегося переходным к субтропикам Восточно-Китайского на юге. На этой территории сосредоточено более 7 тысяч островов. Уточним, что островом считается окружённый морем участок суши более 100 м в окружности, и по размерам можно условно выделить три группы островов: большие (более 1000 га), средние (до 1000 га) и малые (от 1 до 10 га). Острова, лишённые почвы и растительности, традиционно называются камнями или кекурами.

Российский сектор СЗП включает около 140 островов, большая часть которых сгруппирована в архипелаги. С севера на юг мы рассматриваем: о. Каргинский и Командорские острова (Берингово море, 4 острова),

Шантарский архипелаг (Охотское море, состоит из 15 островов), о. Сахалин и о. Моне-рон (между Охотским и Японским морями). Восточнее, между Охотским морем и Тихим океаном, расположен самый крупный Курильский архипелаг, который объединяет 56 островов и делится на две гряды: Малую и Большую, которая, в свою очередь, подразделяется на имеющие особенности в геологии и климате Северные, Средние и Южные Курилы. В зал. Петра Великого Японского моря насчитывается до 50 островов, 30 из которых входит в состав двух архипелагов: Римско-Корсакова (10) и императрицы Евгении (20). Японский архипелаг (Япония) включает более 6.5 тысячи островов, сгруппированных вокруг четырёх основных (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю). Остров Чеджу (Южная Корея) лежит на севере Восточно-Китайского моря.

Для настоящего обзора были проанализированы опубликованные данные по островным териокомплексам северной части Тихого океана, собственные материалы, собранные на этих островах в течение 30 лет, а также наблюдения коллег из Лаборатории териологии ФНЦ биоразнообразия и сведения из архивов лаборатории.

Ввиду многозначности терминов и их трактовок [Richardson et al., 2000; A Global..., 2001; Хляп и др., 2008; Глоссарий..., 2023] необходимо определиться со смысловой нагрузкой используемых в данной статье понятий. Проблема биологических инвазий чужеродных видов в её современном понимании начала интенсивно исследоваться после появления сводки Ч. Элтона [Элтон, 1960]. Под биологическими инвазиями понимают проникновение и создание самовоспроизводящейся популяции видом за пределами его естественного ареала. Важнейшим вектором инвазии является интродукция, которая подразделяется на преднамеренную (внедрение вида в новую среду человеком с заранее намеченной целью) и непреднамеренную (происходящая в результате человеческой деятельности случайная интродукция). Относительно млекопитающих к случайной интродукции относится проникновение вида на новые территории с транспортом и грузами,

в результате побега животных, содержащихся местными жителями в качестве домашних питомцев, побега или выпуска из зоопарков и со звероферм, а также одичания или бродяжничества домашних животных. В противоположность аборигенным или автохтонным видам виды-вселенцы называются чужеродными, которые после формирования самоподдерживающихся популяций считаются натурализовавшимися. Вариантом интродукции является реинтродукция – переселение видов на территории, где они вымерли или были истреблены.

Классификация млекопитающих, а также латинские и русские названия обитающих в России видов приведены по Лисовскому [Лисовский и др., 2019]. Для остальных видов и относительно самостоятельности отрядов землеройкообразных и ежеобразных использована сводка Уилсона и Ридера [Wilson, Reeder, 2005]. В настоящем обзоре не рассматриваются рукокрылые и морские млекопитающие.

Картосхемы расположения островов не приводятся, так как это при необходимости легко сделать в любой электронной карте. Названия островов Японии приведены в русской транскрипции, поэтому опущено, например, окончание «-ohshima», добавляемое в японском языке к названию острова для указания того, что он немного крупнее остальных в островной группе. При указании географического пункта в Японии в скобках приведено название префектуры. Для статей, опубликованных на японском языке, приведён имеющийся в публикации английский перевод.

Результаты

ОТРЯД SORICOMORPHA GREGORY,
1910 – ЗЕМЛЕРОЙКООБРАЗНЫЕ

Семейство Soricidae Fischer, 1814

– Землеройковые

В СЗП белозубка японская *Crocidura dsinezumi* Temminck, 1842 была завезена на о. Хоккайдо с северо-востока о. Хонсю и на о. Чеджу с юго-запада о. Хонсю, хотя время и цели этих интродукций неизвестны [Ohdachi et al., 2004].

Многозубка домовая *Suncus murinus* Linnaeus, 1766 была непреднамеренно завезе-

на в Японию с грузами. Сейчас встречается на двух островах: на о. Кюсю (Нагасаки) этот вид попал ещё в конце XVII в., а в Кагосима – в 1820-х гг. Время завоза на о. Фукуэ неизвестно [Abe, Yokohata, 1998].

ОТРЯД ERINACEOMORPHA GREGORY,
1910 – ЕЖЕОБРАЗНЫЕ

Семейство Eginaceidae Fischer, 1814

– ЕЖИНЫЕ

Ёж амурский *Erinaceus amurensis* Schrenk, 1858 был интродуцирован на о. Сахалин и о. Хонсю. На о. Сахалин 200 ежей несколькими партиями было завезено для коммерческой продажи в 1972 г. Содержание ежей как домашних питомцев довольно неблагодарное занятие, и большая часть купленных животных была выпущена в окрестностях г. Южно-Сахалинск или сбежала [Матюшков и др., 2021]. За 50 лет ежи не только хорошо прижились на юге острова, но ареал вида значительно расширился, причём не без участия местных жителей, активно переселяющих ежей в северные районы. В Японии сейчас зарегистрировано две изолированные популяции: первая появилась в окрестностях г. Одовара (Канагава) в 1987 г., занимает площадь около 1 км² и стабильна, вторая существует с 1995 г. на п-ове Идзу (Сидзуока), в 2007 г. занимала площадь около 58 км² и расширялась со скоростью 1 км²/год [Ohdachi et al., 2015].

ОТРЯД CARNIVORA BOWDICH, 1821 –
ХИЩНЫЕ

Семейство Canidae Fischer, 1817 – Псовые

В 1929 г. на острова Аскольд, Рикорда и Попова в зал. Петра Великого выпустили по 20 енотовидных собак *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 и через 3 года после интродукции на о. Аскольд их насчитывалось уже около 350 [Шапошников, 1938]. В настоящее время в количестве 20–30 особей этот вид обитает только на о. Рикорда [Шереметьев, 2001]. Енотовидная собака обитала на о. Сахалин, но была истреблена, и в начале XX в. японские звероводы начали реинтродукцию этого вида. О единичных особях, выживших в результате реализации этой программы, сообщалось в 1950-х гг. [Васин, 1953]. В 1956 г. на остров завезли из Приморья

192 енотовидные собаки и выпустили в Поронайской и Муравьевской низменностях. К 1966 г. численность этого вида достигла 7 тыс. особей и его ареал расширился на 30 км в год [Воронов, 1982]. С 2018 г. численность енотовидной собаки колеблется в диапазоне 2300–3900 особей [Численность..., 2023]. Енотовидная собака завозилась и на Шантарские о-ва, но интродукция оказалась безуспешной [Голубь, Соловей, 2020]. На о. Монерон малочисленная популяция, которая, вероятно, была искусственно создана в конце XIX в., была уничтожена к 1949 г. В 1941 г. вид неизвестно откуда был интродуцирован на о. Тибу (Симанэ) и в 1980-х гг. – на о. Яку (Кагосима).

Лисица обыкновенная *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 обитала на Курилах до начала их освоения человеком. Но в XIX в. Русско-американская компания организовала завоз лисиц почти по всем островам Курильского архипелага. Для организации островного звероводства японцы с 1917 по 1945 г. также расселяли лисиц по Курильским островам (откуда их брали, неизвестно). После 1945 г. уже советскими звероводами были выпущены чёрно-бурые лисицы на острова Симушир, Матуа, Монерон, но эффекта от этого пополнения не было [Бромлей, 1981]. Лисы подвида *V. v. schrencki* зачем-то были завезены с о. Хоккайдо на о. Хонсю (Тоба и Сайтама), где обитает подвид *V. v. japonica* [Ohdachi et al., 2015].

Для интродукции на острова СЗП песка *Vulpes lagopus* Linnaeus, 1758 использовался обитающий на Командорских о-вах подвид *V. l. beringensis* Merriam, 1902 (= *V. l. semenovi* – песец медновский), названный за уникальный цвет меха голубым песцом. Расселялся на многие острова Курильского архипелага (по крайней мере, на те, где обитает полёвка-экономка, интродуцированная как раз для создания кормовой базы песцов и лис). Последний песец был отстрелен на о. Симушир в 1980 г. [Костенко и др., 2004], и сейчас угнетённые популяции этого вида обитают только на о-вах Ушишир (Янкича и Рыпонкича). В 1925 г. и 1927 г. 31 особь голубых песцов выпустили на о. Большой Шантар [Голубь, Соловей, 2020], в 1928 г. – на о. Карагинский [Герасимов, 2018]

и о. Завьялова [Колосов, Лавров, 1968]. В 1930 г. был проведён выпуск 30 песцов с о. Медный и Сахалинского питомника на о. Фуругельма в зал. Петра Великого. Интродукция везде была неудачной: на северных островах песцы вскоре исчезли сами, а на о. Фуругельма к 1939 г. были уничтожены из-за разорения колоний морских птиц и «отсутствия перспектив для развития хозяйства» [Бромлей, 1981].

Собака домашняя бродячая *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758 встречается почти по всей территории Японии и на о. Сахалин, где стаи бездомных животных регулярно нападают на людей. На Южные Курилы собак завезли японцы, и при их эвакуации с островов в 1949 г. животные были брошены и долгое время существовали в одичавших стаях. Сейчас встречаются на о. Кунашир и о. Итуруп, но это, вероятно, уже животные, брошенные или сбежавшие от местных жителей и из воинских частей в новейшее время. При работе на Северных Курилах в 1995–2000 гг. мы не видели собак на о. Шумшу и предлагали даже исключить их из списка млекопитающих этого острова [Костенко и др., 2004], но, вероятно, поторопились с выводами. Одичавшие собаки до сих пор обитают на о. Парамушир, а на о. Шумшу нападали на интродуцированных туда в 2006–2007 гг. северных оленей.

Семейство Mustelidae Fischer, 1817 – Куны

В связи со складывающейся непростой ситуацией с норкой европейской *Mustela lutreola* Linnaeus, 1761 было принято решение о создании «резервных популяций» этого вида, изолированных от американской норки [Терновский, 1975]. Использовать для этой цели о. Карагинский не удалось [Герасимов, 2018], но 134 особи было выпущено в 1981–1985 гг. на о. Кунашир [Терновский и др., 1986], а в 1986–1989 гг. 254 европейских норок завезли на о. Итуруп [Костенко и др., 2004]. В конце 1980-х гг. на двух островах учтено 500 особей. Затем норку перестали регистрировать, и одно время даже считали, что вид на островах не натурализовался. Но с 2014 г. появились сведения о встречах норки на о. Кунашир [Kisleyko et al., 2022]. Что происходит на о. Итуруп – неизвестно.

Колонок *Mustela sibirica* Pallas, 1773 в Японии автохтонен только на о. Цусима. Завезён на о. Хонсю для разведения, но часть животных в 1930-х гг. сбежали с ферм в префектуре Хёго и совместно с животными, завезёнными на о. Кюсю в 1940-х гг., явились основой для формирования популяции западных частей Японии [Hosoda et al., 2000]. В восточных частях Японии вид расселился вплоть до префектуры Гифу [Ando, 1989]. В последние годы расширение области распространения замедлилось [Ohdachi et al., 2015]. В рамках программы ограничения численности крыс, колонков расселяли и на небольшие соседние острова, но из-за истребления представителей аборигенной фауны от этого метода борьбы отказались, хотя колонки на некоторых из этих островов остались.

Итатси *Mustela itatsi* Temminck, 1844 издавна расселяли на многие острова Японии вплоть до архипелага Яма на юге, поэтому трудно точно установить, на каких островах этот вид нативен [Ohdachi et al., 2015]. Животных разводили на фермах и выпускали для контроля над численностью крыс [Shiraishi, 1982]. В 1868–1911 гг. был завезён с о. Хонсю на о. Хоккайдо на корабле с грузом зерна, куда итатси проникли, преследуя крыс [Inukai, 1943]. С о. Хоккайдо расселён на о. Ребун и о. Рисири. Затем для уничтожения размножившихся серых крыс в 1932 г. был завезён на о. Сахалин, где на юге острова до 1940 г. было расселено по одним данным 123 особи [Inukai, 1943] этого вида, по другим – до 300 [Беньковский, 1974]. Сначала ареал итатси увеличивался, но после интродукции американской норки и соболя, сократился до нескольких изолированных очагов [Беньковский, 1977, Воронов, 1982]. К 1980-м гг. ареал был представлен двумя изолятами в Анивском и Долинском районах, где с 2000-х гг. регистрировали только единичные встречи [Туманов, 2014]. Вид уже не включили в новое издание Красной книги Сахалинской области [2016] и предложили вычеркнуть из списка животных, обитающих в настоящее время на о. Сахалин [Здорилов, 2011].

Интродукцию норки американской *Neovison vison* Schreber, 1777 на Дальнем Востоке СССР проводили по общегосудар-

ственному плану [Колосов, Лавров, 1968]. На о. Сахалин впервые завезена из Приморья в 1956 г. 79 особей выпущены в нижнем течении р. Поронай. С 1956 по 1971 г. в пяти районах острова выпущено ещё 636 особей из Приморья и с Алтая [Павлов и др., 1973]. С 1961 г. велось внутриостровное расселение [Воронов, 1982]. На о. Уруп норки завезены японцами в 1930-х гг. и содержались на ферме, но были выпущены перед капитуляцией Японии в 1945 г. В 1960–1970-х гг. в приустьевых участках рек насчитывалось до 1000 особей [Воронов, 1974]. Данных на настоящее время нет. На о. Беринга американскую норку завезли в 1965 г. и к 1975 г. она заселила остров, заняв все удобные местообитания [Валенцев и др., 2022]. В зал. Петра Великого дикие популяции американской норки существовали на о. Попова и о. Путятина в период функционирования ферм по её разведению. В настоящее время норка пока ещё встречается на о. Путятина, но численность её крайне низкая и, видимо, в ближайшие годы этот вид здесь будет элиминирован.

В рамках программы реинтродукции соболя *Martes zibellina* Linnaeus, 1758 в 1927–1929 гг. его завозили на о. Феклистова, где вид был истреблён к 1913 г. [Тимофеев, Надеев, 1955]. В настоящее время обитает как на о. Феклистова, так и о. Большой Шантар [Даренский, Голубь, 2007]. К 1890-м гг. соболь был истреблён на о. Карагинский и впоследствии завозился на остров несколько раз, в частности, в 1901 г. – 10 особей выпущены охотниками [Тимофеев, Надеев, 1955], в 1928 г. – 20 особей В.И. Разумовским [Герасимов, 2018] и добавочно 3 особи завозили в 1930 г. [Вершинин, Белов, 1973]. В 1958 г. на о. Монерон было выпущено 6 особей соболя, привезённых с Сахалина [Воронов, 1982]. Животные быстро размножились, заселили весь остров и уничтожили большую часть колоний птиц [Бромлей, 1981]. В настоящее время это единственный хищник на острове, хотя данные по его численности отсутствуют.

Соболь японский *Martes melampus* Wagner, 1840 является эндемиком южных Японских островов и на о. Хоккайдо был интродуцирован для разведения. Сбежавшие животные стали основой дикой популяции на юге о.

Хоккайдо [Murukami, Ohtaishi, 2000]. Интродуцирован на о. Садо [Ohdachi et al., 2015].

Хотя калан *Enhydra lutrus* Linnaeus, 1758 считается морским млекопитающим, которые не рассматриваются в данном обзоре, следует упомянуть о попытке переселения этого вида на о. Монерон в 1958–1959 гг. хотя бы в качестве примера неграмотного подхода к интродукции. Из 12 отловленных около о. Уруп каланов 9 особей погибли во время передержки и в первые дни после выпуска, а оставшиеся 3 особи исчезли в 1961 г. Интродукция была обречена на провал из-за неучтённых различий в температуре воды в месте выпуска, ледовой обстановки и отсутствия водорослевых полей [Бромлей, 1981].

Семейство Procyonidae Gray, 1825 – Енотовые

Первая натурализация на островах СЗП енота-полоскуна *Procyon lotor* Linnaeus, 1758 произошла от 12 особей, сбежавших в 1962 г. из зоопарка в Инуяме на о. Хонсю (Айти), вторая – в префектуре Энива на о. Хоккайдо в 1979 г. Еноты были невероятно популярны в Японии и с 1970-х гг. их выпуск и побег из зоопарков случались по всей Японии, в результате чего в настоящее время в диком состоянии этот вид зарегистрирован в 36 префектурах. В 1936 г. К.Г. Абрамов выпустил двух енотов-полоскунов на о. Петрова [Бромлей, 1981]. Цель эксперимента не ясна, но вскоре животные ожидаемо погибли.

Семейство Felidae Fischer de Waldheim, 1817 – Кошачьи

Одичавшие кошки домашние *Felis catus* Linnaeus, 1758 обитают практически по всей территории Японии, включая многие мелкие острова [Invasive species..., 2023]. Так, на о. Ао (400 га) живёт около 200 кошек, являющихся потомками животных, завезённых на остров для борьбы с грызунами в середине XX в. [Холин, 2023]. В отличие от других домашних животных в Японию кошек завозили ещё 1000 лет назад, но первая дикая популяция была официально зарегистрирована на о. Окинава в 1970 г. [Invasive species..., 2023]. Несмотря на то, что кошки не образуют стай, подобно диким собакам, они стали в стране

серьёзной проблемой [Izawa, 2015]. Одичавшие кошки живут по всему Сахалину, а также встречаются на многих обитаемых островах СЗП в России и Корею.

Семейство Mephitidae Bonaparte, 1845 – Скунсовые

В 1933–1939 гг. в разных участках СССР делались попытки интродукции скунса полосатого *Mephitis mephitis* Schreber, 1776 с удалёнными анальными железами [Колосов, Лавров, 1968]. Все эти эксперименты оказались неудачными, включая выпуск К.Г. Абрамовым в 1936 г. трёх скунсов на о. Петрова [Бромлей, 1981].

Семейство Herpestidae Bonaparte, 1845 – Мангустовые

Для контроля численности крыс и ядовитой змеи жёлто-зелёной куфии (хабы) в 1910 г. на о. Окинава было выпущено 17 пойманных в Бангладеш мангустов яванских *Herpestes javanicus* Gerffroy, 1818. В 1979 г. 30 особей было выпущено на о. Амами и 4 – на о. Тонаки. Животные прижились и стали медленно расширять область распространения [Ohdachi et al., 2015]. Но мангусты не стали хищниками для змей и Правительством для сохранения биоразнообразия субтропических островов была принята программа их искоренения [Invasive species..., 2023].

Семейство Viverridae Gray, 1821 – Виверровые

Время и место интродукции гималайской циветты *Paguma larvata* Smith, 1827 в Японии неизвестно. Первое официальное упоминание о регистрации вида в стране относится к периоду окончания Второй мировой войны [Asahi, 1985]. Встречается по всей территории о. Хонсю и о. Сикоку, а также в северной части о. Кюсю.

ОТРЯД ARTIODACTYLA OWEN, 1848 – ПАРНОКОПЫТНЫЕ

Семейство Suidae Gray, 1821 – Свиньи

Одичавшие популяции кабана *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 издавна обитают на территории островов Хонсю, Сикоку и Кюсю

[Ohdachi et al., 2015], а также зарегистрированы на островах Отодзима и Окиноэрабу [Invasive species..., 2023]. На о. Чеджу популяция кабана образовалась из сбежавших с ферм по разведению этого вида животных в 2003 г., и в настоящее время численность её увеличивается [Jo et al., 2012]. В 1980 г. была предпринята неудачная попытка интродукции кабанов (выпущено 6 особей) на Сахалине [Данилкин, 2002]. Дикие кабаны периодически переплывают морские проливы в зал. Петра Великого и подолгу живут на островах. Так в 2006 г. беременная кабаниха перебралась на о. Фуругельма и родила, а самец из появившегося на острове выводка зарегистрирован в 2022 г. [Фотоловушка..., 2023].

Семейство Cervidae Goldfuss, 1820 – Олени

В 1965 г. была начата интродукция на о. Сахалин оленя благородного *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 и за 5 лет выпущено 29 отловленных в Приморском и Хабаровском краях особей, из которых к 1972 г. погибло 20. Однако вопреки ошибкам охотоведов животные выжили. В 1990-х гг. изюбри были переселены в Тымовский район [Доклад..., 2021], где прижились, и к концу 1990-х гг. численность популяции достигла 700 животных. Затем началось снижение, и долгое время уровень численности этих оленей колебался в районе 120 особей. В последние годы численность вновь начала расти, и в настоящий момент по официальным данным в Сахалинской области насчитывается 438 изюбрей, и в сезон 2022/23 гг. на них даже открыта лимитированная охота [Численность..., 2023]. Алтайский благородный олень (марал) совместно с пятнистым оленем *Cervus nippon* Temminck, 1838 (всего 300 особей) в 2017 г. был выпущен в свободный выпас на о. Аскольд частными предпринимателями, арендовавшими участок островной территории. Никто из местных властей этому выпуску не препятствовал. Какова ситуация с вселенцами на острове неизвестно, но в 2022 г. местные жители наблюдали марала, переплывающего 8-километровый пролив между островами Аскольд и Путятина.

Пятнистого оленя *Cervus nippon* Temminck, 1838 выпускали в зал. Петра Великого на острова Аскольд, Путятина, Русский, Попова, Рикорда, Большой Пелис, Стенина [Гептнер и др., 1961; Бромлей, 1981]. В настоящее время на этих островах сохранился только на о. Аскольд и о. Путятина. На о. Путятина в диком состоянии обитает не более 30 особей [Шереметьев, 2001]. На о. Аскольд численность оленей при их подкормке и охране в начале века достигала 2500 особей [Бромлей, 1981], но в 2000-х гг. уже не превышала 35 особей [Шереметьев, 2001]. В 2017 г. на остров выпущена новая партия животных (суммарно 300 особей оленей пятнистого и благородного *Cervus elaphus*), и чем закончится этот очередной эксперимент пока не понятно. Последняя встреча оленя на о. Рикорда, где хозяйство по разведению этих животных существовало до 1930-х гг., зарегистрирована в 1965 г. [Бромлей, Нечаев, 1966]. На о. Стенина последнее наблюдение следов жизнедеятельности оленей сделано в 1965 г. [Бромлей, Нечаев, 1966], а островная популяция на о. Большой Пелис просуществовала до 1978 г. [Шереметьев, 2001]. В 2017 г. на о. Сахалин из Приморья частная фирма «Роз-Агро» завезла (за свои деньги, но при поддержке областного министерства сельского хозяйства) 102 пятнистых оленя с заявленной целью развития агротуризма, получения мяса и пантов. К 2020 г. на экоферме было уже около 200 животных. На основе опыта оленеводческих хозяйств Приморского края побеги оленей из вольеров неизбежны и сбежавших оленей жители Южно-Сахалинска уже регистрируют в окрестностях города. Так что скоро на о. Сахалин можно ожидать формирование дикой популяции этого вида. В Южное Корею на о. Чеджу пятнистый олень был истреблен к 1915 г., но в 1992 г. 12 особей с о. Тайвань были завезены на остров и выпущены местными землевладельцами. Статус реинтродуцированной популяции пока не ясен [Jo et al., 2012].

Первые лоси *Alces alces* Linnaeus, 1758 были завезены на о. Сахалин в 1988 г. Это было пять молодых животных, отловленных на Чукотке. Животные прижились и, по данным Минсельхоза, сейчас на Сахалине (преи-

мущественно в Смирныховском и Тымовском районах) обитает примерно 90 лосей [Численность..., 2023].

Впервые на о. Беринга северные олени *Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758 появились в 1882 г. по инициативе Б.И. Дыбовского, который организовал завоз 15 особей с Камчатки [Мараков, 1972]. Достигнув численности примерно 1000 особей, олени подорвали кормовую базу и вымерли к 1917 г. [Мараков, 1977]. Повторная интродукция прошла в 1927 г., когда с о. Карагинский было завезено 17 особей, и, вероятно, 28 особей в 1928 г. [Бобров и др., 2014]. Популяция быстро росла: к 1937 г. поголовье увеличилось до 350 животных, а максимума в 3500 особей достигло к 1954 г. [Мараков, 1972]. Затем истощение кормовой базы и болезни обусловили сокращение численности, и к 1970-м гг. на острове обитало около 100 оленей. В 1984 г. А.Г. Коваленков завёз на остров ещё 32 оленя, отловленных на о. Карагинский. В 2018 г. популяция северного оленя на о. Беринга оценивалась в 2000 особей. В 1925 г. вид был интродуцирован также на о. Симушир [Isino-Esiuki, 1925], где было выпущено 15 особей с Сахалина. Группировка поддерживалась до истребления оленей в 1945 г. [Воронов, 1982]. В 1925 г. 23 оленя были выпущены на о. Большой Шантар. Животные прижились, и в 1985 г. на о. Феклистова наблюдалось стадо численностью до 100 особей. С 1990-х гг. оленей на Шантарах не регистрировали, и считалось, что эта островная популяция исчезла. Но в 2017 г. на о. Феклистова медведь выгнал оленя на берег моря [На Шантарах..., 2023]. Так что существование северного оленя на Шантарских островах пока продолжается. В 2005 г. и 2007 г. 18 особей северного оленя завезены с Камчатки на о. Шумшу [Ерёмин, 2011], где сейчас обитает около 90 особей [Численность..., 2023].

Мунтжак китайский *Muntiacus reevesi* Ogilby, 1839 был завезён в Японию как выставочное животное и натурализован в префектуре Тиба в период с 1960 по 1980 г. [Asada et al., 2000]. Сейчас поголовье мунтжака на п-ове Босо оценивается в 1400–5400 особей. В 1970 г. завезён на о. Осима.

Семейство Bovidae Gray, 1821 – Полорогие

Коза домашняя *Capra hircus* Linnaeus, 1758 занимает особое место в списке инвазионных млекопитающих Японии, так как первичная интродукция началась на Рюкю ещё в XV в. и продолжалась в XIX в., когда животных завозили на о-ва Огасавара моряки и китобой с целью возможности пополнения запасов продуктов [Ikeda, 2015]. Одичавшие популяции произошли от сбежавших домашних животных, и сейчас козы в диком состоянии обитают на 19 островах [Ohdachi et al., 2015], оказывая негативное влияние на растительность, включая эндемичные виды, и местообитания птиц, а также вызывая деградацию почв [Invasive species..., 2023].

ОТРЯД PERISSODACTYLA OWEN, 1848 – НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ

Семейство Equidae Gray, 1821 – Лошадиные

В Японии одичавшая популяция лошади домашней *Equus caballus* Linnaeus, 1758 обитает на о. Кюсю (Миядзаки) ещё с XVI в. [Invasive species..., 2023] и на о. Юрури, расположенном около о. Хоккайдо. В настоящее время группировка одичавших лошадей, состоящая примерно из 20 особей, обитает на о. Кунашир. На о. Итуруп табун из примерно 15 лошадей в 2010 г. ещё держался в районе перешейка Рока, но дожила ли эта группировка до наших дней не известно. После оставления японцами Курильских островов в 1945 г. на островах Симушир, Шикотан, Зелёный, Юрий и Танфильева существовали малочисленные группировки одичавших лошадей [Воронов, 1982], которые в настоящее время исчезли [Костенко и др., 2004].

ОТРЯД LAGOMORPHA BRANDT, 1855 – ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ

Семейство Leporidae Fischer, 1817 – Заячьи

Заяц-беляк *Lepus timidus* Linnaeus, 1758 был завезён на о. Парамушир по просьбе местных охотников [Воронов, 1970]. Отловленных на юге Камчатки 37 особей выпустили двумя партиями в 1971 г. и 1972 г. в окрестностях г. Северо-Курильск [Воронов, 1982]. В

настоящее время из-за отсутствия достаточно количества пригодных местообитаний образовалось несколько локализованных очагов с малой численностью [Костенко и др., 2004]. В 1940 г. с промысловой целью осуществлён выпуск 27 беляков на о. Большой Шантар. Зайцы здесь встречались до зимы 1946–1947 гг. и позднее не регистрировались [Бромлей, 1981].

Первый завоз кроликов *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758 в Японию с целью разведения для меха и использования в пищу произошёл, вероятно, ещё в XVI в. Одичавшие кролики регистрируются с начала XIX в. На многих мелких островах были выпущены в естественные местообитания с неизвестной целью в 1950–1990-х гг. Сейчас зарегистрированы на 12 островах [Yamada, 1991; Ohdachi et al., 2015]. Существует программа по уничтожению одичавших кроликов, и об искоренении этого вида уже объявлено в 2019 г. на о. Ното [Искоренение..., 2023].

На о. Анучина домашние кролики были выпущены местными жителями в 1946 г. [Воронов, 1974]. В 1955 г. на острове их было «огромное количество» [Клумов, 1960], но уже в 1972 г. сохранилась лишь небольшая (около 100 особей) популяция, которая полностью исчезла к 1995 г. [Костенко и др., 2004].

ОТРЯД RODENTIA BOWDICH, 1821 – ГРЫЗУНЫ

Семейство Sciuridae Fischer, 1817 – Беличьи

Популяция белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758 на о. Чеджу сформировалась в 2000-х гг. из сбежавших животных, использовавшихся как домашние питомцы [Jo et al., 2018]. Единственная популяция обыкновенной белки на о. Хонсю, образовавшаяся по той же причине, что и в Корее, регистрируется в окрестностях г. Саяма (Сайтама) с 1998 г. [Ohdachi et al., 2015].

Белка краснобрюхая *Callosciurus erythraeus* Pallas, 1779 была завезена с о. Тайвань на о. Осима, откуда животные вывозились в зоопарки соседних островов. Выпущенных и сбежавших из неволи особей начали регистрировать на о. Осима в диком

состоянии с 1935 г., на о. Хонсю – с 1951 г. В настоящее время дикие популяции этого вида отмечены для 9 префектур Японии на островах Осима, Хонсю, Кюсю, Ики и Фукуэ.

На о. Хонсю бурундук азиатский *Tamias sibiricus* Lachmann, 1769 был завезён, вероятно, с о. Хоккайдо в 1970-х гг. Специально выпущенные и сбежавшие животные образовали изолированные популяции в префектурах Ниигата, Гифу и Яманаси [Ohdachi et al., 2015]. На о. Чеджу популяция бурундука сформировалась из выпущенных животных в 1980-х гг. [Jo et al., 2014, 2018].

В 2003 г. на о. Парамушир выпущено 43 особи сурка камчатского (черношапочного) *Marmota camtschatica* Pallas, 1811. Сурки прижились. В августе 2005 г. было учтено 12 сеголетов, а к 2009 г. в популяции насчитывалось уже около 200 особей [Колотилин, 2019]. В настоящее время, по официальным данным, на острове обитает 550 особей этого вида [Численность..., 2023].

Семейство Castoridae Hemprich, 1820 – Бобровые

В 1980-х гг. предпринималась неудачная попытка интродукции на о. Сахалин бобра канадского *Castor canadensis* Kuhl, 1820 [Басарукин, Здориков, 1990].

Семейство Cricetidae Fischer, 1817 – Хомяковые

В 1927 г. на совещании Общества изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока было принято решение о разведении ондатры *Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766 на островах северных и восточных морей и в 1928 г. три десятка закупленных в Канаде ондатр были выпущены на о. Карагинский [Герасимов, 2018]. В Японию ондатру завезли из Северной Америки ориентировочно в 1943 г. для разведения в неволе с целью получения меха для одежды летчиков [Ohdachi et al., 2015]. После войны животные были выпущены в природу. В настоящее время ондатра в небольшой численности регистрируется на о. Хонсю в префектурах Сайтама и Тиба. После неудачи с первой островной интродукцией на о. Карагинский, ондатра была завезена на о.

Сахалин только в 1952 г. (76 особей), а затем в 1955 г. (187 особей). С 1956 г. внутриостровное расселение (904 особи) осуществлялось 10 лет [Гизенко, 1956]. В настоящее время численность ондатры на острове составляет около 4700 особей [Доклад..., 2021].

Полёвка красная *Myodes rutilus* Pallas, 1779 случайно с дровами была завезена на о. Беринга с Камчатки в 1880-х гг. [Мараков, 1972]. Этот вид быстро натурализовался и сейчас занимает самые разные островные местообитания, достигая высокой численности. В 1962 г. остатки красной полёвки были обнаружены в остатках пищи песка на о. Медном, поэтому обитание этого вида здесь вероятно, хотя и не подтверждено отловами.

Полёвка красно-серая *Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846 непреднамеренно завезена с грузами на о. Итуруп в конце XX в. Место происхождения вселенцев неизвестно, но на острове вид представлен формой *irkutensis*, отсутствующей на островах Малой Курильской дуги [Костенко, 2000]. Сейчас численность довольно высока [Костенко и др., 2004].

С целью создания кормовой базы для разводимых лисиц и песцов с 1916 г. полёвку-экономку *Alexandromys oeconotus* Pallas, 1776 с о. Парамушир и о. Шумшу расселяли на острова Шиашкотан, Рыпонкича, Матуа, Кетой и Симушир [Воронов, 1982], а также острова Анциферова, Маканруши и Расшуа [Костенко и др., 2004]. По некоторым данным [Isino-Esiuki, 1925], к началу 1920-х гг. этот вид уже был на о. Онекотан, но, возможно, этот остров был заселён в числе первых в 1916 г. На большинстве островов Курильской гряды популяции полёвки-экономки освоили все пригодные местообитания от морского побережья до верхнего пояса гор [Костенко и др., 2004].

Семейство Muridae Illiger, 1811 – Мышиные

Мышь домовая *Mus musculus* Linnaeus, 1758 и крыса серая *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 завозились человеком на острова преимущественно с грузами, и вселение этих видов произошло примерно 200 лет назад [Тимофеева, 1968]. Лишь на о. Итуруп серую крысу японцы разводили специально

для кормления лисиц [Сурков, 1986]. Сейчас этот вид встречается на большей части островов СЗП, кроме малых необитаемых островов. В отличие от домового мыши, существование которой тесно связано с постройками человека, серая крыса успешно заселяет природные биотопы и продолжает обитать на островах даже после покидания их человеком [Костенко и др., 2004].

Крыса чёрная *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 и крыса малая *Rattus exulans* Peale, 1848 имеют на островах СЗП меньшее распространение, но также попали туда при транспортировке грузов морем. Первый вид отмечен для о. Матуа и о. Монерон [Костенко, 2000], но ошибочно указан для о. Шикотан [Григорьев, 2008]. Был обычен на о. Медный в 1930-е гг., но исчез там после 1952 г. [Бобров и др., 2008]. Второй вид зарегистрирован на о. Мияко архипелага Рюкю [Ohdachi et al., 2015].

Кроме синантропов, ещё один представитель рассматриваемого семейства – мышь полевая *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 случайно проникла при транспортировке грузов на о. Фуругельма и о. Большой Пелис в зал. Петра Великого [Шереметьев, 2001].

Семейство Myocastoridae Ameghino, 1904 – Нутриевые

Нутрия *Myocastor coypus* Molina, 1782 была впервые завезена на о. Хонсю из Южной Америки в 1907 г. в парк Уэно в окрестностях Токио. Второй массовый завоз произошёл в 1939 г., когда 150 особей прибыли из Франции. В 1939–1945 гг. нутрию разводили в неволе во многих местах о. Хонсю и о. Сикоку для получения меха. После окончания войны в результате массового выпуска и побегов образовались многочисленные изолированные дикие популяции [Канеко, Kawaguchi, 2009]. Сейчас в Японии считается одним из самых опасных чужеродных видов. Только в префектуре Ямагути количество истреблённых нутрий увеличилось с 11 в 2013 г. до 1000 в 2019 г. [Japantimes..., 2023]. Нутрию активно разводили в Корее с 1985 г., но в связи со снижением спроса в 2000-х гг. большинство ферм разорилось, и животные были выпущены в природу. Одичавшая популяция нутрии

на о. Чеджу к настоящему времени уничтожена [Jo et al., 2017].

ОТРЯД PRIMATES LINNAEUS, 1758 – ПРИМАТЫ

Семейство Cercopithecidae Gray, 1821 – Мартышковые

Одичавшие популяции макака тайваньского *Macaca cyclopis* Swinhoe, 1863 формировались на о. Хонсю из сбежавших животных, привезённых с о. Тайвань. В настоящее время только на о. Осима обитает довольно многочисленная популяция, существующая с 1940-х гг. На п-ов Симоки (Аомори), этот вид был привезён в 1952 г. Одичавшая популяция появилась с 1971 г., но просуществовала немногим более 30 лет, и в 2004 г. объявлено о её искоренении [Ohdachi et al., 2015]. Популяция на п-ове Кии (Вакаяма) была основана из животных, выпущенных на волю из обанкротившегося в 1954 г. зоопарка. К 2009 г. там оставалось только 20 особей, и в 2017 г. также было объявлено об искоренении этой группировки [Invasive species..., 2023].

Макак-резус *Macaca mulatta* Zimmermann, 1780 обитает на о. Хонсю. Одичавшая популяция образовалась на п-ове Босо (Тиба) в 1960-х гг. из особей, завезённых, вероятно, из Китая [Hagiwara et al., 2003] и сбежавших из частного туристического объекта [Ohdachi et al., 2015].

Таким образом, на острова СЗП было интродуцировано 45 видов млекопитающих, из которых хотя бы на одном острове натурализовались представители 43 видов, относящихся к 19 семействам из 8 отрядов.

С конца XIX в. фауна островов российского сектора СЗП пополнялась 29 видами чужеродных млекопитающих, из которых к настоящему времени выжило 24 вида. 10 видов являются случайными вселенцами (табл. 1). Из них 3 вида грызунов относятся к синантропам (два вида крыс и домовая мышь), 3 вида грызунов попали на острова с транспортными грузовыми потоками с материка (полевая мышь, красная и красно-серая полёвка) и 1 вид является сбежавшим домашним питомцем (амурский ёж). Все виды, отнесённые к

Таблица 1. Виды млекопитающих, случайно интродуцированные на острова Северо-Западной части Тихого океана

№	Вид	Командоры	Шангары	Сахалин	Монерон	Курилы	Залив ПВ	Хоккайдо	Хонсю	Сикоку	Кюсю	Челджу
На островах только российского сектора СЗП												
1	Полёвка красная	+										
2	Полёвка красно-серая					+						
3	Мышь полевая						+					
На островах российского и зарубежного секторов СЗП												
4	Ёж амурский			+					+			
5	Собака домашняя	+		+		+		+	+	+	+	+
6	Кошка домашняя			+		+		+	+	+	+	+
7	Лошадь домашняя					+		+			+	
8	Мышь домовая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9	Крыса серая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10	Крыса чёрная	–			+		+				+	
Современное обитание только на островах зарубежного сектора СЗП												
11	Белозубка японская							+				+
12	Многозубка домовая										+	
13	Циветта гималайская								+	+	+	
14	Мунтжак китайский										+	
15	Кролик европейский					–		+	+	+	+	
16	Белка обыкновенная								+			+
17	Белка краснобрюхая								+		+	
18	Бурундук азиатский								+			+
19	Крыса малая										+	
20	Ондатра							+				
21	Нутрия								+	+		–
22	Макак тайваньский								+			
23	Макак-резус								+			

Примечание. (+) – существует минимум одна натурализованная популяция, (–) – интродуцированный вид вымер.

группе «случайные интродуценты», успешно натурализовались на островах, куда они непреднамеренно были завезены. Три относящиеся к категории «домашние животные» вида (кошка, собака и лошадь) – результат присутствия на островах человека.

В России 19 видов млекопитающих (табл. 2) интродуцировали на острова преднамеренно. Из них интродукция 5 видов оказалась полностью неудачной: бобр канадский, итатси и кабан элиминированы из экосистем о. Сахалин, а енот-полоскун и скунс – с островов зал. Петра Великого. Степень натурализации большинства видов не ясна. Неизвестно, выживут ли популяции европейской норки на островах Итуруп и Кунашир, изюбря, лося и северного оленя на о. Сахалин, черношапочного сурка и северного оленя на о. Шумшу, песца на о-вах Ушишир, пятнистого оленя, марала и енотовидной собаки на островах в зал. Петра Великого, зайца-беляка на о. Парамушир. В любом

случае, интродукцию перечисленных видов нельзя признать успешной хотя бы потому, что на большей части мест их островных выпусков, животные уже исчезли. Например, песец выпускался минимум на 12 островах СЗП, а остался пока на трёх. Ондатра исчезла на мелких островах и натурализовалась только на о. Сахалин, а американская норка – на о. Сахалин и о. Беринга. Единственным безусловным успехом можно считать пока только интродукцию полёвки-экономки, проведённую на Курильских островах с целью пополнения кормовой базы хищников, часть из которых уже элиминирована.

Число инвазионных видов в Японии оценено в 39 [Ikeda, 2015; Invasive species..., 2023], но сюда включено 7 видов, существование диких популяций которых не подтверждено, а также 1 представитель отряда рукокрылых. Таким образом, без учёта перечисленных выше категорий, список чужерод-

Таблица 2. Виды млекопитающих, преднамеренно интродуцированные на острова Северо-Западной части Тихого океана

№	Вид	Карагинский	Командоры	Шантары	Сахалин	Монерон	Курилы	Залив ПВ	Хоккайдо	Хонсю	Сикоку	Кюсю	Чеджу
1	Собака енотовидная				+P	-		+				+	
2	Лисица обыкновенная					-	+P			+M			
3	Песец			-			+	-					
4	Норка европейская						+						
5	Колонок								+	+	+		
6	Итатси				-				+M			+M	
7	Норка американская		+		+		?	+	+	+			
8	Соболь	+		+		+							
9	Соболь японский								+M				
10	Енот-полоскун							-	+	+	+	+	
11	Скунс полосатый							-					
12	Мангуст яванский								+			+	
13	Кабан				-				+				+
14	Олень благородный				+			+					
15	Олень пятнистый							+	+M				+
16	Лось				+P								
17	Олень северный		+	+			-						
18	Коза домашняя											+	
19	Заяц-беляк			-			+						
20	Сурок черношапочный						+						
21	Полёвка-экономка						+						
22	Бобр канадский				-								
23	Ондатра	-			+								

Примечание. (+) – существует минимум одна натурализованная популяция, (-) – интродуцированный вид вымер, (?) – статус не ясен, P – реинтродукция, M – межостровное расселение; **жирным** шрифтом показаны виды, интродуцированные на острова в российском секторе СЗП.

ных видов млекопитающих Японии суммарно включает 31 вид. Три вида крыс, домовая мышь, домовая многозубка и, вероятно, японская белозубка относятся к группе случайных интродуцентов (табл. 1), как и все одичавшие домашние животные. Самую многочисленную группу (55%) из случайно интродуцированных видов млекопитающих составляют в Японии сбежавшие или выпущенные на волю животные, завезённые с целью разведения, как домашние питомцы или зоопарковые объекты.

Преднамеренные интродуценты в Японии составляют всего 19.4% от общего числа чужеродных видов и их можно подразделить на две подгруппы: виды, завезённые для контроля численности других вредных или опасных животных (мангуст, итатси, колонок) и виды, завезённые для использования в пищу (коза,

мунтжак, и на некоторые острова – пятнистый олень).

В Южной Корее из 9 видов чужеродных видов млекопитающих только кабан и пятнистый олень были интродуцированы на о. Чеджу преднамеренно.

Обсуждение

Мероприятия по увеличению численности охотничьих животных известны со времен Древней Руси [Кутепов, 1896], а первые попытки искусственного расселения млекопитающих известны с XVIII в. [Груздев, 1974]. В начале XX в. описания таких мероприятий неоднократно появлялись в литературе [Томкевич, 1914; Доппельмайр, 1916]. После революции и гражданской войны охотничьи ресурсы в России были существенно подорваны, и в 1920-х гг. стали раздаваться

голоса о необходимости «реконструкции» и о «преобразовании» охотничьей фауны. В работах П.А. Мантейфеля [1934], Б.М. Житкова [1934] и Б.К. Фортунатова [1935] содержался не только призыв к «реконструкции» охотничьей фауны страны путём восстановления численности промысловых животных, но предлагалось начать работу по интродукции новых видов млекопитающих и «акклиматизации полезных» видов на новых территориях. До начала Великой Отечественной войны в различных районах страны было расселено более 50 тыс. особей, относящихся к 27 видам охотничьих животных [Лавров, 1947]. После войны биотехния была возведена в ранг науки о разведении в природных условиях диких охотничье-промысловых и других полезных животных [Ларин, 1970]. Интродукция млекопитающих, как один из ключевых моментов такой биотехнии, возобновилась с новой силой по всей России, а на Дальнем Востоке России – в соответствии с идеями А.М. Колодова [1953].

Нельзя не признать, что в СССР работы по интродукции охотничьих животных были масштабными [Павлов и др., 1973], но в большинстве своём не дали ожидаемых результатов и оценивались отрицательно [Шварц, 1959; Насимович, 1961; Гептнер, 1963; Скалон, 1963; Сухомиров, 1990]. Несмотря на очевидные неудачи, работы по интродукции млекопитающих в стране продолжились вплоть до конца 1980-х гг., хотя и со смещением акцента в обоснованиях от «реконструкции» фауны к её «обогащению», особенно на «обеднённых видами» морских островах. Однако суть от этого не изменилась, положительные результаты были единичными, а затраты возросли [Сухомиров, 2022].

Оценка ущерба, нанесённого видами-интродуцентами на островах Российской части СЗП, не проводилась, сначала специально, чтобы не «портить картину» успехов охотоведов-реформаторов, потом из-за отсутствия средств и логистических трудностей с исследованиями на удалённых островах, большая часть из которых необитаема. Но даже появлявшаяся информация была малоутешительной. Наиболее показательным примером являются разоряющие огромные птичьи базары

песцы. На Ушишире миллионные колонии топорков, чаек, бакланов, глупышей и других птиц существовали по всей территории острова, но к середине XX в. были полностью уничтожены потомками интродуцированных особей песцов [Костенко и др., 2004]. В настоящее время птицы гнездятся на острове только на нескольких неприступных для песцов береговых скалах. Аналогичная ситуация сложилась и на других островах, в частности упоминавшемся выше о. Фуругельма, где песцов пришлось отстрелять. Европейскую норку, интродуцированную на о. Кунашир с благой целью спасения находящегося на грани исчезновения вида, после перерыва вновь начали регистрировать на острове. И вопрос, поднятый учёными в ходе обсуждения проекта интродукции европейской норки на изолированные от американской норки острова, может встать с новой силой из-за угрозы существованию эндемичных полозов и дальневосточного сцинка.

В странах, соседствующих с Россией в СЗП, ситуация была иной. Интродукция в Японию некоторых видов животных произошла ещё 6 тыс. лет назад, но основное количество чужеродных видов появилось с открытием торговых путей в период Мэйдзи (1869–1912) и после окончания Второй мировой войны [Asahi, 1985].

Как и на многих других островах СЗП, чужеродные виды млекопитающих стали в Японии источником множества проблем. У местных жителей вызывает тревогу нанесение ущерба сельскохозяйственным культурам от енотов [Ikeda et al., 2004], лесным насаждениям – от краснобрюхой белки [Tamura, 2002], рыбозаведению – от американской норки [Uraguchi, 1996], а также увеличение случаев переносимых енотами и лисами зоонозных и паразитарных инфекций [Miyashita, 1993]. Всё более заметным становится влияние чужеродных видов на природные экосистемы и аборигенные виды животных [Ohdachi et al., 2015]. Наиболее яркими примерами являются, во-первых, яванские мангусты. Они вместо змей, для истребления которых эти хищники были выпущены на острова Окинава и Амами, стали охотиться на редких эндемичных горных агам, рюкйских мышей и

древесных зайцев [Ogura et al., 2003]. Второй пример: ведущая к непредсказуемым генетическим нарушениям гибридизация автохтонных японских макаков с макаками-резусами [Kawamoto et al., 2004].

С начала XXI в. интродукция новых видов на Японские острова фактически запрещена, и начали приниматься меры по ограничению влияния чужеродных видов. Уже начал сказываться эффект от внедрения проектов по снижению численности мангуста на о. Амами [Ishii, 2003], енота – на о. Хоккайдо и нутрии в префектуре Хиого на о. Хонсю [Ikeda, 2015]. Увеличилось количество рапортов об искоренении популяций чёрной крысы и козы на некоторых островах [Tokida, 2006].

Несмотря на растущий объём информации о негативных последствиях воздействия интродуцентов на местных млекопитающих, включая поглощение близкородственных форм в результате гибридизации, циркуляцию губительных для аборигенов возбудителей болезней и разрушение прибрежных биотопов, описанные для Японского архипелага, интродукция млекопитающих на острова российского сектора Северо-Западной части Тихого океана продолжается. Казалось бы, идеи «реставрации» фауны остались в прошлом столетии, но и в XXI в. «обогащение» островной фауны продолжается при молчаливом попустительстве природоохранных организаций и местных правительств: северные олени интродуцированы на о. Шумшу, сурки завезены на о. Парамушир, а маралы выпущены на о. Аскольд с невнятными, зачастую маскирующимися под развитие «экотуризма» целями.

Заключение

Таким образом, суммарно на островах Северо-Западной части Тихого океана в настоящее время обитает 43 чужеродных вида млекопитающих. Из 14 наиболее опасных инвазионных видов млекопитающих мира [Luque et al., 2014] на острова СЗП было интродуцировано 9, а из 10 самых опасных инвазионных видов России [Самые..., 2018] на острова российского сектора СЗП были интродуцированы все 10, но натурализовалось 8.

Понимание опасностей, связанных с ростом количества инвазионных видов и их воз-

действием на структуру экосистем морских островов, к сожалению, пришло довольно поздно. В Японии с начала XXI в. проводятся исследования по оценке влияния чужеродных видов на островные экосистемы, и уже начата реализация программ по снижению ущерба от их вредоносной деятельности вплоть до искоренения на некоторых островах наиболее опасных вселенцев [Ohdachi et al., 2015]. В России такие исследования ограничены, и за исключением особо охраняемых территорий пока не налажен даже мониторинг состояния популяций чужеродных видов млекопитающих на островах.

В эпоху антропоцена трудно избежать случайного проникновения инвайдеров на острова, но эксперименты с преднамеренной интродукцией чужеродных видов должны быть законодательно запрещены, особенно на мелких необитаемых островах из-за непредсказуемых последствий и невозможности осуществления там мониторинга и контроля.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по теме № 121031000153-7 «Современные и позднелепистоценовые сообщества позвоночных животных Восточной Азии».

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

- Басарукин А.М., Здориков А.И. Успехи и неудачи акклиматизации охотничье-промысловых животных на Сахалине // В сб.: Экологические основы рационального природопользования на Сахалине и Курильских островах. Южно-Сахалинск, 1990. С. 95–98.
- Беньковский Л.М. Расселение колонка-итатси (*Mustela sibiricus itatsi* Temminck) // Териология. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1974. С. 303–305.
- Беньковский Л.М. Особенности итатси на Сахалине // В сб.: Редкие виды млекопитающих и их охрана.

- Материалы II Всесоюзного совещания. М.: Наука, 1977. С. 107–108.
- 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 Дальнем Востоке России // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Мат-лы международной научно-практической конференции, Владивосток, 25–27 ноября 2014 / Под ред. А.П. Савельева, И.В. Серёдкина. Владивосток: ООО «Рея», 2014. С. 24–32.
- Бромлей Г.Ф. Акклиматизация млекопитающих на юге Дальнего Востока СССР и охрана природы // В кн.: Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–9.
- Бромлей Г.Ф., Нечаев В.А. Птицы и млекопитающие Артёмовского и Владивостокского лесхозов // Отчёт по хозяйственной теме. Архив БПИ ДВО РАН. Владивосток, 1966. 78 с.
- Валенцев А.С., Снегур П.П., Примаков Т.И. Итоги акклиматизации американской норки в Камчатском крае // Вестник охотоведения. 2022. Т. 19. № 3. С. 143–150.
- Васин Б.Н. Фауна млекопитающих Сахалинской области, её использование и реконструкция // Научный отчёт за 1950–1952 гг. Фонды СахКНИИ. Новоалександровск, 1953. 273 с.
- Вершинин А.А., Белов Г.А. Камчатка и о. Карагинский // Соболь, куницы, харза: размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1973. С. 118–131.
- Воронов В.Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 163 с.
- Воронов Г.А. Биоценологическая роль некоторых акклиматизированных животных на Сахалине // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. Владивосток: Примиздат, 1970. С. 249–252.
- Воронов Г.А. Акклиматизация млекопитающих на Сахалине и Курильских островах: Итоги и перспективы. М.: Наука, 1982. 134 с.
- Гептнер В.Г. Каковы же пути обогащения фауны? // Охота и охотничье хозяйство. 1963. № 2. С. 21–26.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза (парнокопытные и непарнокопытные). М.: Высшая школа, 1961. Т. 1. 776 с.
- Герасимов Н.Н. Остров Карагинский: путешествие в непознанный мир природы. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2018. 220 с.
- Гизенко А.И. Первые результаты акклиматизации ондатры на Сахалине // Сообщ. СахКНИИ. 1956. Вып. 4. С. 42–52.
- Глоссарий. Чужеродные виды на территории России (Электронный ресурс) // (<http://www.sevin.ru/invasive/glossary.html>). Проверено 25.04.2023.
- Голубь А.М., Соловей А.А. Охотничьи млекопитающие Шантарского архипелага // Гуманитарные аспекты охоты и охотничьего хозяйства. 2020. № 1 (26). С. 36–49.
- Григорьев Е.М. Мелкие млекопитающие южных Курильских островов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 22 с.
- Груздев В.В. Экология зайца-русака: население вида как элемент ландшафта // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отд. зоол. М.: Изд. Моск. ун-та, 1974. Т. 48. 162 с.
- Данилкин А.А. Свиные (Suidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Даренский А.А., Голубь А.М. Соболь Шантарского архипелага // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Мат-лы международной научно-практической конференции, посвящённой 85-летию ВНИОЗ, Киров, 22–25 мая 2007 г. Киров, 2007. С. 109.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Сахалинской области в 2020 году / Министерство экологии Сахалинской области. Южно-Сахалинск: ООО «Эйкон», 2021. 179 с.
- Доппельмайр Г.Г. Очерки германского охотничьего хозяйства. Петроград: Типография М. Меркушева, 1916. 127 с.
- Ерёмин Ю.П. Животный мир Сахалина (как обогащалась островная фауна) // Газета «Рыбак Сахалина» № 40 от 13 октября 2011 г.
- Житков Б.М. Акклиматизация животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 124 с.
- Здориков А.И. О причинах исчезновения популяции итатси *Mustela (Kolonomus) sibirika itatsi* на Сахалине // Вестник Сахалинского музея. 2011. № 1 (18). С. 333–337.
- Искоренение кроликов в национальном заповеднике дикой природы Нанаусима (Электронный ресурс на японском языке) // (https://chubu.env.go.jp/pre_2019/post_44.html). Проверено 25.04.2023.
- Клумов С.К. Промысловые животные Курильских островов // Охрана полезных животных. М., 1960. № 3. С. 9–28.
- Колосов А.М. Реконструкция и обогащение промысловой фауны Дальнего Востока // Труды Московского пушно-мехового института. М.: Заготиздат, 1953. Т. 4. С. 7–30.
- Колосов А.М., Лавров Н.П. Обогащение промысловой фауны СССР. М.: Лесная промышленность, 1968. 256 с.
- Колотилин Н.Е. Черношапочный сурок острова Парамушир – что тебя ждёт? // Охота и охотничье хозяйство. 2019. № 1. С. 4–5.
- Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 209 с.
- Костенко В.А., Нестеренко В.А., Трухин А.М. Млекопитающие Курильского архипелага. Владивосток: Дальнаука, 2004. 186 с.
- Красная книга Сахалинской области: Животные / Под ред. В.Н. Ефанова. М.: Буки Веди, 2016. 252 с.
- Кутепов Н.И. Великокняжеская и царская охота на Руси с X по XVI век. СПб., 1896. Т. 1. 212 с.
- Лавров Н.П. Новые пушные звери СССР. М., 1947. 76 с.
- Ларин Б.А. Биотехния // Охотоведение. Т. I. / Под ред. В.Ф. Гаврина. Киров: Кировское отд. Волго-Вятского кн. изд-ва, 1970. 386 с.

- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М.: Товарищество книжных изданий КМК, 2019. Т. 56. 191 с.
- Мантейфель П.А. Реконструкция охотничье-промысловой фауны млекопитающих СССР // Социалистическая реконструкция и наука. 1934. Вып. 2. С. 41–53.
- Мараков С.В. Природа и животный мир Командор. М.: Наука, 1972. 185 с.
- Мараков С.В. Загадочный мир островов. М.: Мысль, 1977. 128 с.
- Матюшков Г.В., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Здориков А.И. Современное распространение и видовой статус ежей, обитающих на Сахалине // Вестник Сахалинского музея. 2021. № 4. С. 130–138.
- На Шантарах сенсация: нашёл северный олень (Электронный ресурс) // (<https://todaykhv.ru/news/society/6832/>). Проверено 25.04.2023.
- Насимович А.А. Некоторые общие вопросы и итоги акклиматизации наземных позвоночных // Зоологический журнал. 1961. Т. 40. № 7. С. 956–967.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Кировское отд. Волго-Вятского кн. изд-ва, 1973. Ч. 1. 536 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Скалон В. Покончить с прожектёрством // Охота и охотничье хозяйство. 1963. № 9. С. 26–28.
- Спатц Д.Р., Холмс Н.Д. Острова: хрупкая сокровищница биоразнообразия // Курьер ЮНЕСКО. 2021. № 3. С. 23–25.
- Сурков В.С. Некоторые экологические особенности серой крысы Сахалина и Южных Курил // Серая крыса (Экология и распространение). М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 114–128.
- Сухомиров Г.И. Эффективность акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных // Экономические проблемы рационального природопользования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО РАН СССР, 1990. С. 86–102.
- Сухомиров Г.И. Биотехнические мероприятия в охотничьем хозяйстве: определение, содержание, эффективность // Биосферное хозяйство: теория и практика. 2022. № 6 (47). С. 14–57.
- Терновский Д.В. Исчезнет ли европейская норка? // Природа. 1975. № 11. С. 55–58.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., Воронов В.Г., Воронов Г.А. Курильские острова – природные резерваты исчезающих и редких видов млекопитающих // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск, 1986. С. 29–34.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
- Тимофеева А.А. Мелкие млекопитающие и их эктопаразиты на Сахалине и Курильских островах в связи с эпидемиологическим значением этих животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Иркутский гос. ун-т, 1968. 23 с.
- Томкевич Н.Ф. Об организации правильного охотничьего хозяйства. СПб., 1914. 87 с.
- Туманов И.Л. Японский колонок на Сахалине // Учёные записки Петрозаводского госуниверситета. 2014. № 8 (145). С. 21–27.
- Фортунатов Б.К. О генеральном плане реконструкции фауны // Труды Первого Всесоюзного съезда по охране природы. М., 1935. С. 318–338.
- Фотолушка поймала «призрачного» жителя острова Фуругельма (Электронный ресурс) // (<https://leopardland.ru/about/news/974>). Проверено 25.04.2023.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: Млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 78–94.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Холин С.К. Генетический профиль популяции домашней кошки (*Felis catus* L.) острова Аошима (Япония) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2023. Т. 27. № 2. С. 169–176. <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-23>
- Численность охотничьих ресурсов по состоянию на 01.04.2022 (Электронный ресурс) // (<https://les.sakhalin.gov.ru/dejatelnost/okhotniche-khozjaistvo>). Проверено 25.04.2023.
- Шапошников Л.В. Акклиматизация пушных зверей в СССР // Зоологический журнал. 1938. Т. 17. № 5. С. 939–960.
- Шварц А.А. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Труды Института биологии АН СССР Уральского филиала. 1959. Вып. 18. С. 3–22.
- Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 112 с.
- Шереметьев И.С. Формирование наземной териофауны островов залива Петра Великого (Японское море) // Вестник ДВО РАН. 2001. № 4. С. 11–22.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 232 с.
- A Global Strategy on Invasive Alien Species / Eds. J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. Neville et al. Switzerland-Cambridge, Gland. UK: IUCN, 2001. 50 p.
- Abe H., Yokohata Y. The Natural History of Insectivora (Mammalia) in Japan. Shobara: Hiba Society of Natural History, 1998. P. 275–349.
- Ando S. *Mustela sibirica* naturalized in Gifu Pref. // Bulletin of the Gifu Prefectural Museum. 1989. Vol. 10. P. 15–16.
- Asada M., Ochiai K., Hasegawa M. Introduced Reeves' Muntjac in Boso peninsula and Izu-Oshima, central Japan // Journal of the Natural Museum and Institute, Chiba. 2000. Vol. 6. P. 87–94.
- Asahi M. Dispersion of mammals introduced to Japan // Contemporary Mammalogy of China and Japan / Ed. T. Kawamichi. Tokyo: Mammalogical Society of Japan, 1985. P. 124–145.

- Hagiwara K., Aizawa K., Kabaya H., Kawamoto Y. Habitat status and genetic profile of the macaque population containing alien species in the Bousou Peninsulæ // *Primate Research*. 2003. Vol. 19. P. 229–241.
- Hosoda T., Suzuki H., Harada M., Tsuchiya K., Han S.H., Zhang Y., Kryukov A.P., Lin L.K. Evolutionary trends of the mitochondrial lineage differentiation in species of genera *Martes* and *Mustela* // *Genes & Genetic Systems*. 2000. Vol. 75. P. 259–267. <https://doi.org/10.1266/ggs.75.259>
- Ikeda T. Invasive alien mammal problems in Japan // *The wild mammals of Japan*. 2nd ed. / Eds. S.D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M.A. Iwasa, T. Satoh. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers. 2015. P. 269–271.
- Ikeda T., Asano M., Matoba Y., Abe G. Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan // *Global Environmental Research*. 2004. Vol. 8. P. 125–131.
- Inukay T. Birds and animals distribution on the Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands // *Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands*. Tokyo, 1943. P. 79–97.
- Ishii N. Controlling mongooses introduction to Amami-Ohima Island: a population estimate and programm evaluation // *Japanese journal of conservation ecology*. 2003. Vol. 8. P. 73–82.
- Isino-Esiuki. The fur hunting on the Kuril Islands // *The sciences about Earth*. Tokyo, 1925. Vol. 37. 70 p.
- Invasive species of Japan (Electronic resource) // (https://www.nies.go.jp/biodiversity/invasive/index_en.html). Accessed 25.04.2023.
- Izawa M. The feral cat (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) as a free-living pet for humans and an effective predator, competitor and disease carrier for wildlife // *The Wild mammals of Japan*. 2nd ed. / Eds. S.D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M.A. Iwasa, T. Satoh. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers, 2015. P. 230–231.
- Japantimes: Invasive rats spreading across Yamaguchi, damaging crops (Electronic resource) // (<https://www.japantimes.co.jp/news/2022/06/21/national/yamaguchi-nutrias-agricultural-damage>). Accessed 25.04.2023.
- Jo Y.S., Baccus J.T., Koprowski J.L. Mammals of Korea: a review of their taxonomy, distribution and conservation status // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4522. 216 p. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4522.1.1>
- Jo Y.S., Derbridge J.J., Baccus J.T. History and current status of invasive nutria and common muskrat in Korea // *Wetlands*. 2017. Vol. 37. P. 363–369. <https://doi.org/10.1007/s13157-016-0867-z>
- Jo Y.S., Kim T.W., Choi B.J., Oh H.S. Current status of terrestrial mammals on Jeju Island // *Journal of Species Research*. 2012. Vol. 1. P. 249–256. <https://doi.org/10.12651/JSR.2012.1.2.249>
- Jo Y.S., Seomun H., Baccus J.T. Habitat and food utilization of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*, in Korea // *Acta Theriologica*. 2014. Vol. 59. P. 589–594. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0198-5>
- Kaneko Y., Kawaguchi S. Collecting or observation of the nutria (*Myocaster coypus*) on Honjima, Teshima, Otoshima, Shyodoshima and Teshima (Marugame City, or Shyozu-gun, Kagawa Prefecture), Seto Inland Sea, Japan. Kagawa Seibutsu. 2009. Vol. 36. P. 9–18.
- Kawamoto Y., Hagihara K., Aizawa K. Finding of hybrid individuals between native Japanese macaques and introduced rhesus macaques in the Bousou peninsulæ, Chiba, Japan // *Primate research*. 2004. Vol. 20. P. 89–95.
- 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. <https://doi.org/10.3106/ms2021-0044>
- Lewis S.L., Maslin M.A. Defining the anthropocene. *Nature*. 2015. Vol. 519 (7542). P. 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>
- Luque G.M., Bellard C., Bertelsmeier C., Bonnaud E., Genovesi P., Simberloff D., Courchamp F. The 100th of the world's worst invasive alien species // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16, No. 5. P. 981–985. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0561-5>
- Miyashita M. Study of raccoon roundworm (*Baylisascaris procyonis*) larva migrans // *Journal of urban living and health association*. 1993. Vol. 37. P. 137–151.
- Murukami T., Ohtaishi N. Current distribution of the sable and introduced Japanese marten in Hokkaido // *Mammal Study*. 2000. Vol. 25. P. 149–152.
- Ogura G., Kawashima Y., Oda S. Analysis of captured small Asian mongooses, and present situation of countermeasures and problems // *Journal of the veterinary medicine*. 2003. Vol. 56. P. 295–301.
- Ohdachi S.D., Ishibashi Y., Iwasa M.A., Fukui D., Saitoh T. *The Wild Mammals of Japan*. 2nd ed. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers., 2015. 549 pp.
- Ohdachi S.D., Iwasa M.A., Nesterenko V.A., Abe Y., Masuda R., Haberl W. Molecular phylogenetics of *Crocidura* shrews (Insectivora) in East and Central Asia // *J. Mammal*. 2004. Vol. 85. No. 3. P. 396–403.
- Petrosyan V., Osipov F., Feneva I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // *Neobiota*. 2023. Vol. 82. P. 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and distribution*. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Shiraishi S. The weasel as a rat-control agent // *Collecting and Breeding*. 1982. Vol. 44. P. 414–419.
- Tamura N. *Callosciurus everthraeus thaiwanensis* // *Handbook of alien species in Japan*. Tokyo: Chijin Shokan, 2002. P. 66.
- Tokida K. The feral goat eradication program on the Ogasawara Islands // *Mammalian Science*. 2006. Vol. 46. P. 93–94.
- Uraguchi K. Mink // *The Encyclopedia of animals in Japan*. Vol. 2. Mammal II / Eds. K. Izawa, K. Kasuya, T. Kawamichi. Tokyo: Heibonsya, 1996. P. 139.
- Wilson D.E., Reeder D.M. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. 2142 p.
- Yamada F. Feral rabbits on Japanese islands // *Lagomorph Newsletter*. 1991. Vol. 14. P. 9–11.

INTRODUCTION OF MAMMALS TO THE ISLANDS OF THE NORTHWESTERN PACIFIC

© 2023 Nesterenko V.A.

Federal Scientific Centre of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russia;
e-mail: vanester@mail.ru

Introduction of alien species to marine islands leads to destabilization of the unique ecosystems, which are characterized by a high level of ecological vulnerability. A review of alien mammal species in the insular theriocomplexes of the Northwestern Pacific was made and the results of a massive invasion that occurred in the recent 150 years were analyzed. Currently, 43 alien species belonging to 19 families of 7 mammal orders live on the islands of the Northwest Pacific, among which 9 are included in the list of the 14 most dangerous invasive species of the world, and 8 of the 10 most dangerous introduced mammals of the Russian Federation inhabit the islands of the Russian segment of this region.

Key words: Northwest Pacific, Pacific Ocean, islands, mammals, alien species, introduction.

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД УЧЁТА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В МОДЕЛЯХ СОВРЕМЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И КЛИМАТОГЕННОЙ ДИНАМИКИ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. НА КАВКАЗЕ

© 2023 Пшегусов Р.Х.*, Чадаева В.А.**

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

Поступила в редакцию 23.04.2023. После доработки 02.08.2023. Принята к публикации 16.08.2023

Современные климатические изменения, деградация местообитаний и развитие дорожно-транспортной сети способствуют инвазии чужеродных видов растений в более северные широты и высокогорные регионы. В данном исследовании с помощью метода максимално энтропии (Maxent) были построены модели распространения *Ambrosia artemisiifolia* с учётом абиотических, биотических и антропогенных факторов среды. Построены карты современного распространения вида на Кавказе и динамики его ареала в соответствии с принятыми климатическими сценариями. Выявлены наиболее важные переменные, определяющие пространственную локализацию популяций *A. artemisiifolia* в регионе: расстояние до дорог (не более 0–5 м), фактор неровности рельефа (пологие участки) и влагообеспеченность территорий (климат от семиаридного до пергумидного). Расстояние 0–5 м характеризует фактор доступности территорий (способность вида к саморасселению), вклад которого в итоговую модель составил около 47%. Расселению вида за пределы придорожных участков препятствуют ненарушенные лесные и луговые сообщества, в границах которых вероятность обнаружения *A. artemisiifolia* не превышает 0.01%. Центральные зоны современного ареала вида расположены в предгорных и низкогорных районах Западного и Центрального Кавказа, Западного и Центрального Закавказья, на северо-западе Малого Кавказа и побережье Каспийского моря. Инвазия вида в высокогорные районы прогнозируется по пологим речным долинам крупных рек, концентрирующим основные объекты дорожно-транспортной сети. Согласно пессимистическому и оптимистическому сценариям изменения климата, к 2100 г. сокращение площади оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* на Кавказе составит, соответственно, 87 и 27% и затронет в основном равнинные территории наиболее влагообеспеченных в настоящее время регионов. Основные локалитеты пригодных для вида местообитаний спрогнозированы в среднегорьях и высокогорьях Кавказа.

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia*, моделирование, SDM модели, концепция ВМ, климатические изменения, Maxent, ENVIREM, Кавказ.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-149-167

Введение

Горные экосистемы со специфическими, нередко суровыми, природно-климатическими условиями традиционно считались устойчивыми к внедрению чужеродных видов, однако в настоящее время исследователи отмечают активное распространение инвазионных растений вдоль высотного градиента горных систем мира [Pickering et al., 2011; Pollnac et al., 2012; Alexander et al., 2016; Pauchard et al., 2016]. Основными движущими факторами при этом являются антропогенное нарушение местообитаний и современные климатические изменения [Petruна

et al., 2002; Дгебуадзе, 2014; Alexander et al., 2016; Pauchard et al., 2016; Lamsal et al., 2018]. На Кавказе эти процессы также способствуют внедрению в горы чужеродных видов [Комжа, Попов, 1990; Акатова, Акатов, 2019; Чадаева и др., 2019], а широкий спектр природно-климатических условий обеспечивает успешность их натурализации.

Для управления инвазионным процессом необходимо понимание закономерностей распространения чужеродных видов, в том числе на фоне современных климатических изменений. Решение данного вопроса возможно с привлечением методов пространственного

анализа, таких как SDM (Species Distribution Modelling). Основанный на географических информационных системах и статистической обработке переменных окружающей среды, данный подход позволяет оценить потенциальное распространение чужеродных видов [Bowen, Stevens, 2020], спрогнозировать их пространственную динамику на фоне климатических изменений [Banerjee et al., 2019], выявить коридоры инвазий и наиболее уязвимые территории [Yan et al., 2019]. На Кавказе исследования инвазионных процессов с применением методов пространственного анализа ограничены достаточно небольшим числом работ. Для территории Армении представлены результаты моделирования климатогенной динамики пяти чужеродных видов растений, в том числе *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Robinia pseudoacacia* L., *Silybum marianum* (L.) Gaertn., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray и *Impatiens glandulifera* Royle [Файвуш, Таманян, 2011]. Ряд исследований посвящён закономерностям распространения инвазионных видов флоры Северо-Западного Кавказа и юга Российского Причерноморья [Egoshin, 2015; Егoшин, 2016, 2021]. Нами ранее приведены данные о потенциальном распространении видов рода *Ambrosia* L. [Пшегусов и др., 2019] и оценке географического консерватизма экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. [Пшегусов, Чадаева, 2022].

Перечисленные исследования были основаны на использовании абиотических переменных в качестве экологических предикторов распространения видов. В то же время, как известно, положительные и отрицательные биотические связи существенно влияют на распространение биологических объектов. SDM модели должны включать биотические переменные, чтобы результат моделирования имел биологический смысл [Peterson, Soberón, 2012; Simões, Peterson, 2018]. Учёт биотических взаимодействий в пространственном анализе, проводимом за рамками «bioclimate envelope modelling», в настоящее время является актуальной методологической задачей моделирования распространения и экологических ниш видов. Наиболее распространённый подход при этом заключается в дополнительном использовании цифровых

карт почвенно-растительного покрова, в отсутствии (или при недостоверности) которых, на наш взгляд, эффективным способом учёта биотической составляющей распространения видов является включение SDM моделей других видов/ценозов в качестве биотических слоёв в модели изучаемого вида [Pshegusov et al., 2022].

Широко распространённое влияние человека на природные процессы определяет необходимость включения в SDM модели также антропогенных факторов в качестве важнейших предикторов распространения видов. Распространённый подход предполагает оценку расстояний от изучаемого вида (популяции) до объектов инфраструктуры [Ortiz-Urbina et al., 2020; Vignali et al., 2021; Sharma et al., 2023]. Наиболее популярным инструментом при этом является евклидово расстояние (Euclidean distance), которое, однако, не учитывает один из наиболее важных факторов при изучении горных экосистем – градиент высоты. Поэтому в данном исследовании мы использовали показатель путевого расстояния Path Distance. Данный параметр вычисляется с учётом расстояния по поверхности, расстояния по прямой и перепада высот [McCoу et al., 2001].

Ещё одним важным предиктором распространения биологических объектов является доступность территорий / ресурсов, нередко ограниченная пространственными, временными и иными барьерами. Особенно значим данный фактор в условиях горных территорий с выраженной географической изоляцией. В данном исследовании учёт фактора доступности территорий мы реализовали через расстояние от оптимальных местообитаний (участков с порогом пригодности среды обитания больше 0.8), на котором вероятность обнаружения вида сохраняется выше 0.5 [Pshegusov et al., 2022].

Возможность изучить влияние трёх перечисленных типов факторов (абиотический, биотический, доступность среды) по отдельности, а также интегрировать географическое распространение видов-консортов в одновидовые модели предусматривает концепция BAM (Biotic-Abiotic-Movement) [Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón,

2012]. Данная концепция экологических ниш учитывает абиотические (A-factor) и биотические (B-factor) предикторы, определяющие распространения видов (то есть экологической ниши), а также доступность территорий в качестве характеристики способности к саморасселению или подвижности видов (M-factor – movement). В соответствии с концепцией ВАМ, на первом этапе исследований мы построили А-модель пространственного распространения, основанную только на абиотических переменных и отражающую географическое выражение фундаментальной ниши вида [Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012]. Построенная далее ВА-модель, учитывающая также биотические и антропогенные факторы, позволяет анализировать географическое выражение реализованной экологической ниши вида. Дополнительное использование в ВАМ-моделях фактора доступности территорий представляет возможность анализировать так называемую занятую область распространения вида («occupied distributional area»), наиболее близкую к его фактическому распространению в природе [Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012].

Объектом исследований послужила амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L. – агрессивный инвазионный ключевой вид [Самые опасные..., 2018], широко распространённый во всех регионах Кавказа на высоте до 2100 м над ур. м. [Пшегусов и др., 2019]. Возобновление популяций данного однолетнего растения во многом зависит от температурного режима местообитаний, определяющего успешность обсеменения и перезимовки семян. Высокая межвидовая конкуренция в сообществе нередко ограничивает распространение *A. artemisiifolia*, в то время как антропогенные факторы (перенос семян автотранспортом и сельскохозяйственной техникой, с грунтом, строительными и дорожными материалами, зерном и фуражом) способствуют инвазии на новые территории [Чадаева и др., 2019]. Соответственно, амброзия полыннолистная – удобный модельный объект для изучения абиотических, биотических и антропогенных аспектов инвазионных процессов в горах в

настоящее время и в условиях глобальных климатических изменений.

Цели исследования: 1) изучить потенциальное распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе с помощью комплексного учёта абиотических, биотических, антропогенных факторов и доступности территорий в SDM моделях; 2) спрогнозировать возможное изменение ареала вида в условиях различных сценариев изменения климата (оптимистический сценарий SSP1-2.6 и пессимистический сценарий SSP5-8.5 модели UKESM1-0-LL). Мы предположили, что прогнозируемое «потепление климата» будет способствовать активному продвижению *A. artemisiifolia* в горные районы Кавказа.

Материал и методика

Район исследований. Исследование проведено в Кавказском экорегионе на территории площадью около 390 тыс. км² (между 38–47° с. ш. и 36–50° в. д.), включающей семь крупных климато-орографических единиц (Северный Кавказ и Закавказье (части Большого Кавказа), Предкавказье, Колхидская и Кура-Араксинская низменности, Малый Кавказ и Закавказское нагорье) в Российской Федерации, Грузии, Азербайджане и Армении (рис. 1).

Большая часть района исследований представлена территориями с горным рельефом. Нами построена схема классификации климата Кавказа [Pshegusov et al., 2022] с использованием данных о среднемесячной температуре и осадках из базы WorldClim2 [WorldClim..., 2023] на основе алгоритма SagaGis [Conrad et al., 2015] с применением классификационной схемы климата Кеппена – Гейгера [Köppen, 1936; Geiger, 1961] в редакции М. Пила с соавторами [Peel et al., 2007]. Согласно данной схеме, климат от предгорий до среднегорий Кавказа в основном континентальный с тёплым летом (Dfb по классификации Кеппена – Гейгера), в высокогорьях – континентальный с прохладным летом (Dfc) и альпийский (ET) [Pshegusov et al. 2022]. На равнинах Предкавказья преобладает континентальный климат с жарким летом (Dfa). На Западном Кавказе, в Западном Закавказье и Колхидской низменности

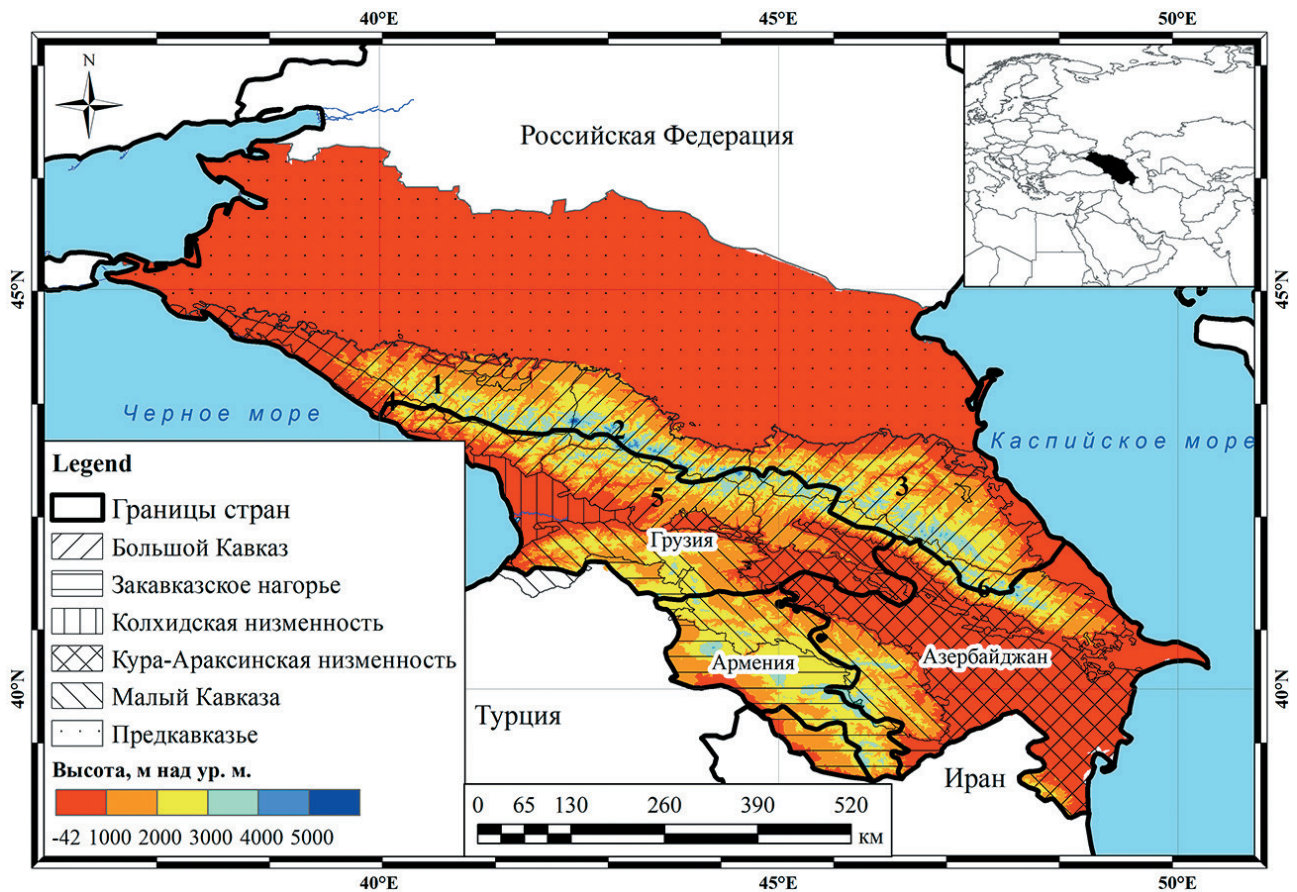


Рис. 1. Географическое положение и климато-орографическое районирование исследуемой территории. 1 – Западный Кавказ, 2 – Центральный Кавказ, 3 – Восточный Кавказ (части Северного Кавказа), 4 – Западное Закавказье, 5 – Центральное Закавказье, 6 – Восточное Закавказье.

распространены территории с океаническим (Cfb) и влажным субтропическим (Cfa) климатом. На юго-востоке Кура-Араксинской низменности и Закавказского нагорья преобладает холодный полуаридный климат (BSk). В целом, сухость климата на Кавказе возрастает с северо-запада на юго-восток [Pshegusov et al., 2022]. В предгорьях и среднегорьях Кавказа широко распространены буковые (*Fagus orientalis* Lipsky), грабовые (*Carpinus betulus* L.) и дубовые (*Quercus* spp.) леса. Еловые (*Picea orientalis* (L.) Peterm.) и пихтовые (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach) формации, встречающиеся в среднегорьях и высокогорьях Западного Кавказа и Западного Закавказья, сменяются сосновыми древостоями (*Pinus sylvestris* L.) и березняками (*Betula* spp.) на Центральном и Восточном Кавказе [Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Гулисашвили и др., 1975]. Дубравы и можжевеловые заросли (*Juniperus* spp.) составляют леса Закавказского нагорья и юго-востока Малого Кавказа. Равнины, предгорья и низ-

менности Кавказа в основном освоены под сельское хозяйство. Остепнённые и субальпийские луга среднегорий и высокогорий традиционно используются под пастбища. Здесь большое распространение получают мезофитные и остепнённые формации пестрокоптовых (*Bromus variegatus* M. Vieb.) лугов [Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Гулисашвили и др., 1975].

Географические записи и экологические предикторы. Точки находки (точки присутствия) *A. artemisiifolia* на Кавказе были получены в ходе экспедиционных исследований 2015–2022 гг. (93 GPS-координаты), включавших обследование пастбищ – от равнинных до высокогорных, ненарушенных луговых и лесных ценозов, объектов городской, сельской и рекреационной инфраструктуры, фермерских хозяйств, придорожных сообществ и т. п. Из базы Глобального информационного фонда по биоразнообразию GBIF получены еще 553 точки [GBIF..., 2023]. Данные о встречаемости вида были проверены на нали-

Таблица 1. Результаты оценки пространственной автокорреляции точек присутствия *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Точки присутствия	n	Наблюдаемое среднее расстояние, м	Ожидаемое среднее расстояние, м	ANNI	z-score	p-уровень	Тип распределения
Полный набор	646	6063	16 010	0.37	-27.72	0.000	Кластеризованный
Разреженный набор	248	20 316	25 713	0.94	-1.26	0.20	Случайный

Примечание: n – число точек присутствия; ANNI (Average Nearest Neighbour Index) – средний индекс ближайшего соседа; z-score – значение статистики, показывающее достоверность нулевой гипотезы (случайное распределение точек); p-уровень – уровень достоверности.

чие дубликатов и пространственно разрежены (функция «clean duplicate» в библиотеке *ntbox* в R [Osorio-Olvera et al., 2020]) до одной записи на 1 км² ячейки сетки. Далее набор разреженных точек был проверен на наличие пространственной автокорреляции с помощью меры кластеризации / рассеивания – среднего индекса ближайшего соседа (Average Nearest Neighbour Index, ANNI) [Petrosyan et al., 2020] в библиотеке *spatialECO* в R [SpatialECO..., 2023]. Полученные значения статистики z-score показали случайное распределение точек после пространственного разреживания (табл. 1). В итоге в анализ были включены 248 точек присутствия.

В качестве абиотических предикторов использовали переменные из набора данных ENVIREM (ENVironmental Rasters for Ecological Modeling) [Title, Bemmels 2018; ENVIREM..., 2023]) с разрешением 30 угловых секунд (~1 км). Ряд климатических предикторов ENVIREM (*embergerQ*, параметры эвапотранспирации) напрямую связаны с физиологическими и экологическими процессами в растительном покрове и, соответственно, эффективны для прогнозирования

распространения биологических объектов [Title, Bemmels 2018; Adhikari et al., 2019; Tytar, 2021]. Кроме того, некоторые из предикторов объединяют переменные, высоко коррелированные в горных районах: TRI (высота над уровнем моря и крутизна склона), *embergerQ* (температура и эвапотранспирация), *aridityIndexThornthwaite* (осадки и эвапотранспирация). Их использование в моделировании SDM, на наш взгляд, способствует решению проблемы высокой коллинеарности экологических переменных в горах. Для снижения степени коррелированности переменных и предотвращения переобучения модели мы также использовали тест VIF (Variance Inflation Factor) в R (порог $VIF \leq 3$), позволяющий отобрать некоррелированные экологические слои, исключая в том числе латентные корреляции. В результате в анализ были вовлечены пять из 18 климатических и топографических переменных ENVIREM (табл. 2).

С учётом значимости объектов дорожной сети, сельского хозяйства и городской инфраструктуры в распространении семян *A. artemisiifolia* на Кавказе [Чадаева и др., 2019], при построении ВА-модели распространения

Таблица 2. Используемые в анализе переменные ENVIREM, отобранные тестом VIF

Переменные	Описание, единицы измерения	VIF
<i>embergerQ</i>	Плювиотермический коэффициент Эмбергера	1.91
<i>PETDriestQuarter</i>	Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого засушливого квартала, мм/мес.	2.37
<i>PETWettestQuarter</i>	Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация наиболее влажного квартала, мм/мес.	1.78
<i>PETColdestQuarter</i>	Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого холодного квартала, мм/мес.	2.06
TRI	Индекс неровности рельефа	2.24

Примечание: названия и единицы измерения переменных ENVIREM приведены по [Title, Bemmels, 2018].

вида анализировали факторы, учтённые с помощью показателя путевого расстояния Path Distance: расстояние до дорог (path_roads), населённых пунктов (path_setlment), сельхозполей и ферм (path_landuse). Path Distance вычисляется для каждой ячейки как расстояние в метрах до ближайшего объекта (дороги, поселения, поля и фермы) с учётом действительного расстояния по поверхности, а также вертикального и горизонтального факторов [McCoy et al., 2001]. Входные данные были представлены классом пространственных объектов из наборов векторных карт сервиса NextGis [NextGis, 2022]. Ячейки, через которые пролегают источники (векторные слои), приобретают значение расстояния «0», удалённость от них рассчитывается как гипотенуза треугольника по формуле:

$$c = \sqrt{a^2 + b^2},$$

где c – расстояние по поверхности, a – расстояние по прямой между центрами ячеек, b – высота (разница между высотами двух центров ячеек) [McCoy et al., 2001].

В качестве биотических факторов использовали слои присутствия (заранее построенные ВА-модели) широко распространённых на Кавказе луговых и лесных формаций – пестроостровые луга из *Bromus variegatus* и буковые древостой из *Fagus orientalis*. Экологические предикторы в ВА-модели в основном слабо коррелированы (табл. 3). Исключение составляет параметр неровности рельефа TRI, коррелирующий ($r > 0.7$) с расстоянием до дорог и населённых пунктов, что объясня-

ется расположением объектов инфраструктуры в основном по пологим речным долинам. Концентрирование дорожной сети и агроценозов в окрестностях поселений объясняет также корреляцию факторов расстояния до этих объектов. Согласно тесту VIF, все 10 переменных умеренно коррелируют друг с другом ($1 < VIF < 5$).

Прогнозирование динамики ареала *A. artemisiifolia* проводили в условиях изменений климата для четырёх временных периодов: 2021–2040, 2041–2060, 2061–2080, 2081–2100 гг. При выборе модели системы Земли использовали сведения межсекторального проекта по сопоставлению моделей воздействия ISIMIP3b (Intersectoral Impact Model Intercomparison Project round 3b) [Lange, Büchner, 2020]. Проект ISIMIP3b предоставляет основу для сопоставления последовательных наборов данных о воздействии климата в различных секторах и масштабах. Часть третьего раунда моделирования проекта посвящена количественной оценке связанных с климатом рисков при различных уровнях изменения климата и антропогенного воздействия. Согласно рекомендациям разработчиков ISIMIP3b, в работе применяли одну из наиболее приоритетных моделей системы Земли (вторую по степени приоритетности) – UKESM1-0-LL (UK Earth System Model) [Sellar et al., 2019], разработанную для проекта CMIP6 в Великобритании. Данная модель обладает высоким значением равновесной чувствительности к изменению климата ECS

Таблица 3. Парные коэффициенты корреляции Пирсона и результаты теста VIF для переменных ВА-модели распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	VIF
1	1.0	0.45	0.27	0.40	–0.06	–0.02	–0.54	0.53	2.20
2	–	1.0	0.66	0.73	–0.37	–0.25	–0.29	0.78	3.51
3	–	–	1.0	0.72	–0.28	–0.18	–0.20	0.58	2.43
4	–	–	–	1.0	–0.36	–0.25	–0.28	0.76	3.67
5	–	–	–	–	1.0	0.57	–0.15	–0.26	1.80
6	–	–	–	–	–	1.0	–0.40	–0.22	2.05
7	–	–	–	–	–	–	1.0	–0.35	2.12
8	–	–	–	–	–	–	–	1.0	4.72

Примечание: 1 – embergerQ, 2 – path_landuse, 3 – path_roads, 4 – path_setlment, 5 – PETColdestQuarter, 6 – PETDriestQuarter, 7 – PETWettestQuarter, 8 – TRI; полужирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции Пирсона $r \geq 0.7$.

(Equilibrium climate sensitivity) – 5.4 °C [Meehl et al., 2020]. В рамках модели UKESM1-0-LL рассматривали два общих социально-экономических пути – оптимистический сценарий SSP1-2.6 и пессимистический (worst-case) сценарий SSP5-8.5. Слои ENVIREM для этих сценариев были рассчитаны на основе климатических слоёв Worldclim2 в пакете envirem ver. 2.3 в R [Title, Vemmel, 2018]. Использовали четыре климатических слоя Worldclim2 с разрешением 30 угловых секунд (~1 км): среднемесячная минимальная температура, среднемесячная максимальная температура, среднемесячное количество осадков, месячная солнечная радиация. Значения солнечной радиации для расчёта параметров потенциальной эвапотранспирации ENVIREM были получены с помощью пакета palinsol в R [Laskar et al., 2004]. Всего построено восемь ВА-моделей климатогенной динамики местообитаний *A. artemisiifolia* на Кавказе – по двум сценариям для четырёх временных периодов. Антропогенный компонент моделей (расстояние до дорог, населённых пунктов и объектов сельского хозяйства) и параметр неровности рельефа TRI принимали неизменными. На основе моделей современного распространения буковых лесов и пестрокоштровых лугов формировали прогнозные карты на анализируемые временные периоды будущего в соответствии с рассматриваемыми сценариями.

Построение и оценка качества моделей.

В данном исследовании мы использовали Maxent [Baldwin, 2009; Phillips et al., 2017] как один из наиболее надёжных, эффективных и простых методов моделирования на основе данных только о присутствии [Elith et al., 2006; Phillips, Dudík, 2008; Komori, Eguchi,

2019]. Программное обеспечение Maxent ver. 3.4.3 [Phillips et al., 2017] применяли в пакете R dismo [Hijmans et al., 2017]. Оптимальный набор параметров моделей Maxent был определён в пакете R ENMeval [Muscarella et al., 2014] с использованием: (1) 10 000 фоновых точек, (2) пяти репликаций при 20% точек присутствия в качестве проверочных и 80% точек в качестве обучающей выборки, (3) типов функций L, Q, H, LQ и LQH, (4) множителя регуляризации от 0.5 до 5 с шагом 0.5, (5) максимумом 500 итераций. Для выбора оптимальных моделей среди 50, созданных для каждого варианта (А-, ВА-, ВАМ-модели) был использован комплекс критериев: непрерывный индекс Бойса СБИ [Boyce et al., 2002], информационный критерий Акаике для малых выборок АICс [Akaike, 1974], разница между АICс и его минимальным значением deltaAICс, площадь под операционной кривой приёмника по данным обучения AUCtrain [Fielding, Bell, 1997] и AUCdiff – разница между AUCTrain и AUCTest (AUC по тестовым данным). Итоговые модели с наименьшими значениями АICс, deltaAICс, AUCdiff и наибольшими значениями СБИ, AUCtrain представлены в таблице 4.

Для анализа важности переменных использовали их процентный вклад в построенные модели и пермутационную значимость [Phillips et al., 2017]. Поскольку не существует единого метода определения порога пригодности местообитаний [Glover-Kapfer, 2015], в данном исследовании для оптимальных территорий использован фиксированный высокий порог пригодности ≥ 0.8 . Такой порог снижает вероятность ложноположительных результатов [Buhl-Mortensen et al., 2019]. Для потенциально пригодных местообитаний

Таблица 4. Настройки и прогностическая эффективность оптимальных моделей Maxent распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Модели	AICc	deltaAICc	CBI	AUCtrain	AUCdiff	Тип функций	RM
А-модель	4892.9	0.00	0.75	0.80	0.03	LQH	0.5
ВА-модель	4828.7	0.00	0.88	0.84	0.06	LQH	1.5
ВАМ-модель	4768.6	0.00	0.96	0.85	0.03	LQH	2.5

Примечание: АICс – скорректированный информационный критерий Акаике, deltaAICс – разница между АICс и его минимальным значением, СБИ – непрерывный индекс Бойса, AUCtrain – площадь под кривой (AUC) по данным обучения; RM (regularization multiplier) – множитель регуляризации.

использовали порог ≥ 0.5 (вероятность обнаружения вида более 50%). Оптимальные и потенциально пригодные значения предикторов (для местообитаний соответственно с ≥ 0.5 и ≥ 0.8 порогами пригодности) получены из анализа кривых отклика, иллюстрирующих связь между каждой переменной и вероятностью наиболее подходящих местообитаний. Для каждой модели созданы прогностические карты *распространения* со шкалой вероятности встречаемости вида от 0 (неподходящие местообитания) до 1 (оптимальные местообитания) в цветовой градации палитры Maxent. Карты *распространения* были созданы путём преобразования выходных файлов Maxent в файлы netCDF с визуализацией в пакете tMap в R [Tennekes, 2018]. При отображении границ крупных водоёмов использованы материалы справочника солёных и пресных водоёмов SeaVoX [BODC..., 2023].

Результаты

А-модель. Значения AUC всех полученных моделей указывают на их высокую прогностическую точность (табл. 5). Основными абиотическими предикторами распространения *A. artemisiifolia* на Кавказе являются

embergerQ и PETWettestQuarter. В меньшей степени расположение пригодных местообитаний определяют PETDriestQuarter и TRI (табл. 5).

Прогнозируемые значения embergerQ в оптимальных местообитаниях варьируют в диапазоне, характеризующем различные типы климата от семиаридного до гумидного и пергумидного [Daget et al., 1988]. Тем не менее, согласно значениям переменных PETWettestQuarter и PETDriestQuarter, наиболее подходящими для произрастания *A. artemisiifolia* являются достаточно влагообеспеченные территории. Диапазон значений TRI определяет пространственную локализацию оптимальных местообитаний вида на пологих формах рельефа (0–80) по классификации Ш. Райли с соавторами [Riley et al., 1999]. Данные абиотические условия обуславливают широкое потенциальное распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе (более 160 тыс. км²) (табл. 6) с формированием крупного центра ареала в наиболее влагообеспеченной западной части Большого Кавказа (от равнинных до низкогорных районов Западного Кавказа и Западного Закавказья) (рис. 2а). Меньший центр обилия амброзии прогнозируется

Таблица 5. Вклад основных экологических переменных в модели распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Переменные	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения
embergerQ	28.4	17	50–350	4.2	0.8	50–350	0.6	1.1	50–350
PETWettestQuarter	27.1	23.4	125–145	5.5	4	125–145	0.4	1.4	125–145
PETDriestQuarter	17.5	16.6	60–120	2.9	3.8	60–120	0.3	0.8	60–120
TRI	17.2	17.7	0–50	0.2	0.3	0–50	0.3	1.3	0–50
PETColdestQuarter	9.8	25.3	17–20	3.9	6.9	17–20	0.1	0	17–20
path_roads, м	–	–	–	53.8	29.7	0–5	34.6	23.8	0–3
path_landuse, м	–	–	–	2.1	4.6	0–100	0.2	0	0–100
path_setlment, м	–	–	–	4.9	4.4	0–300	0.1	0.3	0–300
<i>Bromus variegatus</i> , встречаемость	–	–	–	11.6	29.8	0–0.01	9.24	12.4	0–0.01
<i>Fagus orientalis</i> , встречаемость	–	–	–	10.9	15.7	0–0.01	7	4.9	0–0.01
Подвижность вида, м	–	–	–	–	–	–	47.16	54	0–5
AUC±SD	0.76±0.03			0.84±0.03			0.86±0.02		

Примечание: Важность переменных в моделях Maxent оценена с помощью процентного вклада PC (percentage contribution) и коэффициента пермутации PI (permutation importance). Значения – диапазон изменения переменной для точек в оптимальных местообитаниях (≥ 0.8 порог пригодности местообитаний) – были получены из кривых отклика.

Таблица 6. Площади пригодных и оптимальных в настоящее время местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе согласно моделям Maxent

Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель
163.1	86.8	79.4	41.8	39.9	21.5

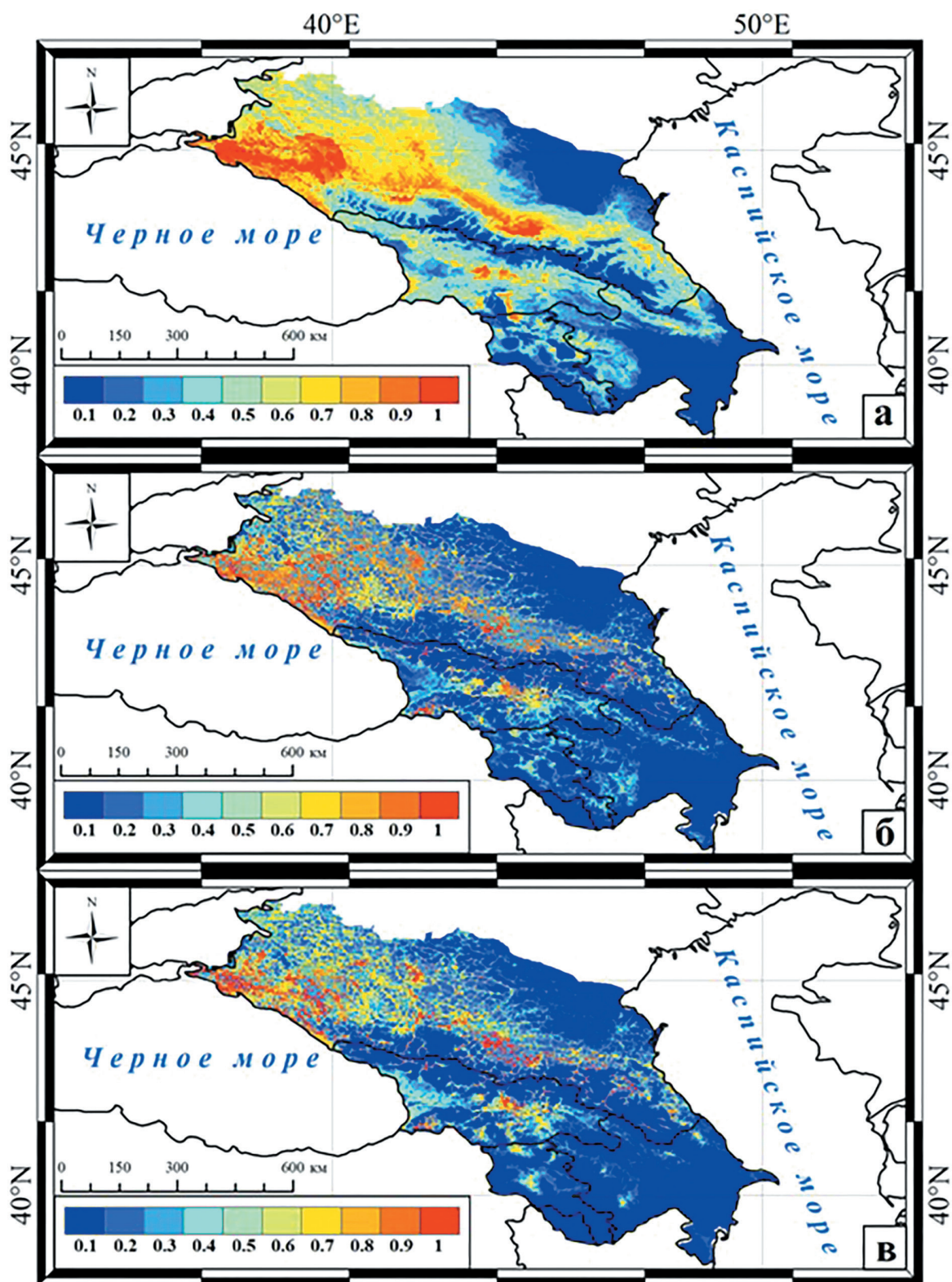


Рис. 2. Карты потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе согласно А-модели (а), ВА-модели (б) и ВАМ-модели (в). 0–1 – вероятность обнаружения вида.

в районах Центрального Кавказа (от предгорных до низкогорных) с гумидным климатом. Очаги оптимальных местообитаний вида сконцентрированы также в условиях влажного океанического климата Центрального Закавказья, северо-западных хребтов Малого Кавказа, а также на побережье Каспийского моря.

Наименее пригодные для *A. artemisiifolia* территории расположены в засушливых условиях Центрального и Восточного Предкавказья, юго-восточной части Азербайджана. Проникновение вида в средне- и высокогорные районы Большого Кавказа прогнозируется по пологим долинам крупных рек.

ВА-модель. Согласно ВА-модели, роль природно-климатических условий среды во многом маскируется преобладающим влиянием антропогенных и биотических факторов, среди которых особенно выделяется расстояние до объектов дорожно-тропиночной сети (path_roads) (табл. 5). В наибольшей степени сокращается вклад в модель орографического фактора TRI, коррелирующего с расстоянием до дорожно-тропиночной сети (табл. 3). Оптимальное для обнаружения амброзии расстояние до дорог составляет всего 0–5 м. Пестростровые луга и буковые леса также значительно ограничивают площадь потенциальных местообитаний амброзии на Кавказе (суммарный процентный вклад в модель – 22.5% при достаточно высоких коэффициентах пермутации). Вероятность обнаружения *A. artemisiifolia* в границах таких фитоценозов не превышает 0.01% (табл. 5). В меньшей степени распространение вида зависит от факторов расстояния до населён-

ных пунктов (оптимальное значение не более 300 м) и сельскохозяйственных объектов (не более 100 м), что в некоторой степени может быть связано с их корреляцией с переменной расстояния до дорожно-тропиночной сети.

С учётом антропогенных и биотических факторов площадь потенциально пригодных местообитаний амброзии на Кавказе (0.5 порог пригодности) сокращается почти в два раза, в то время как площадь оптимальных территорий – всего на 1900 км² (табл. 6). Локализация последних довольно строго детерминирована приуроченностью к дорожной сети с сохранением расположения крупных центров обилия амброзии в климатически оптимальных районах Кавказа (рис. 2б).

ВАМ-модель. Важнейшим предиктором распространения *A. artemisiifolia* в ВАМ-модели является фактор доступности территорий (подвижности вида), процентный вклад которого соответствует суммарному вкладу биотических и антропогенных факторов (табл. 5). Расстояние доступных (пригодных) для амброзии территорий от оптимальных местообитаний составляет всего 0–5 м. Соответственно, площадь оптимальных для вида территорий, по сравнению с ВА-моделью, сокращается почти в два раза (табл. 6). Площадь пригодных территорий, во многом пространственно замещающих оптимальные участки (рис. 2в), уменьшается только в 1.1 раза.

Климатогенная динамика ареала. Модели обоих рассматриваемых сценариев климатических изменений предусматривают направленное сокращение площади прогнозируемых местообитаний амброзии на Кавказе с 2021 по 2100 гг. (табл. 7).

Таблица 7. Площади местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* согласно моделям климатогенной динамики Maxent на основе оптимистического (SSP1-2.6) и наихудшего (SSP5-8.5) социально-экономических сценариев в 2021–2100 гг.

Сценарий	Годы	Пригодные территории, тыс. км ²	Оптимальные территории, тыс. км ²
SSP1-2.6	2021–2040	81.9	34.5
	2041–2060	78.4	30.1
	2061–2080	74.4	28.6
	2081–2100	71.5	26.3
SSP5-8.5	2021–2040	85.9	39.8
	2041–2060	66.3	22.4
	2061–2080	31.3	8.2
	2081–2100	16.1	5.3

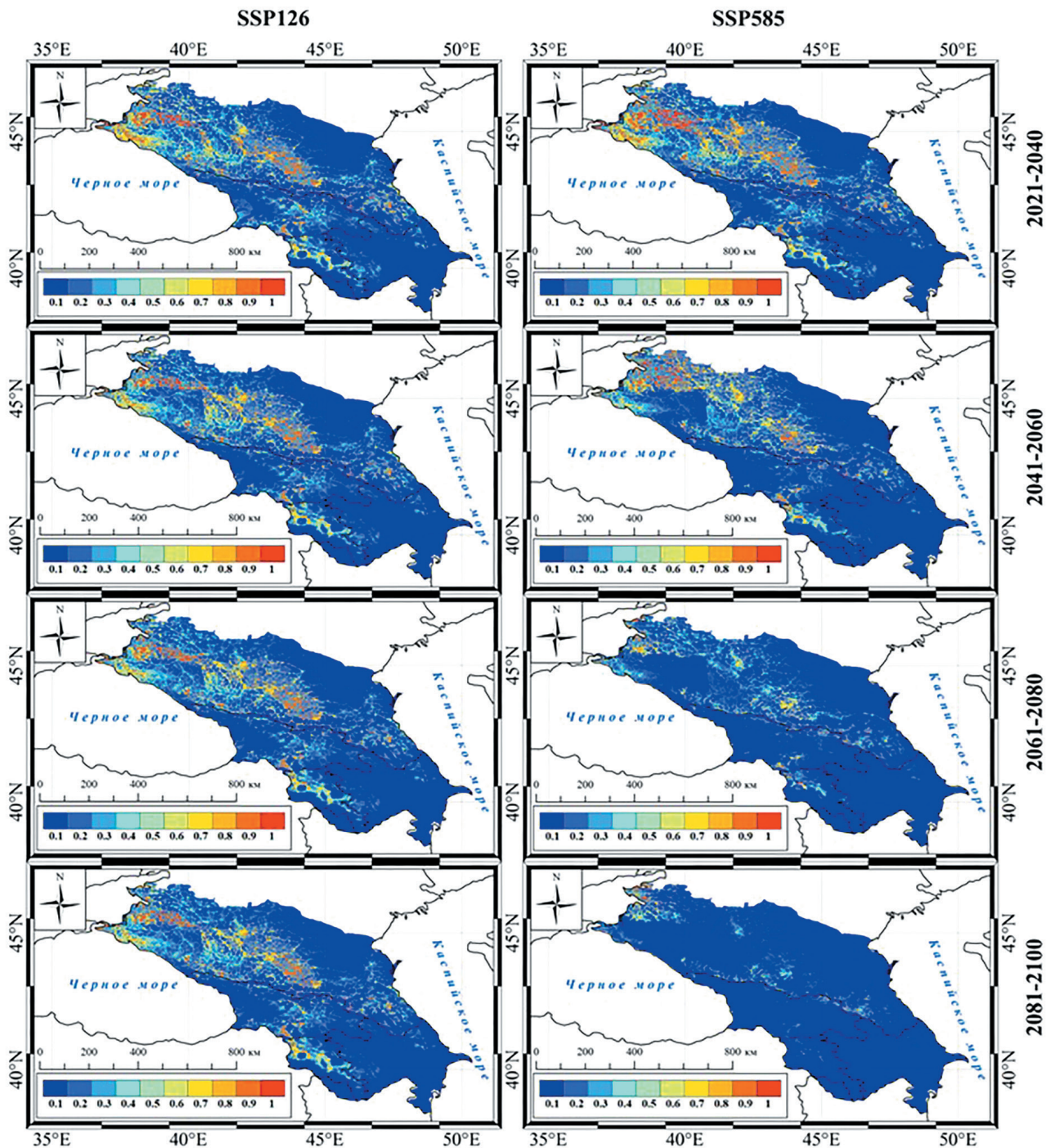


Рис. 3. Карты потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе с учётом климатических изменений за четыре временных периода (2021–2040, 2041–2060, 2061–2080, 2081–2100 гг.) для двух социально-экономических сценариев (SSP1-2.6 и SSP5-8.5).

Тренд сокращения местообитаний вида по оптимистическому сценарию SSP1-2.6 носит постепенный характер (рис. 3) – по 0.1–5.4 тыс. км² пригодных и 1.1–7.6 тыс. км² оптимальных территорий за один временной период. Уменьшение площадей пригодных и оптимальных местообитаний с 2021 по 2100 г. составит 13 и 27%, соответственно.

Пессимистический сценарий SSP5-8.5 предусматривает более выраженное климатогенное сокращение потенциальных местообитаний амброзии – по 10.3–63.2 тыс. км² пригодных территорий и 1.2–19.3 тыс. км² оптимальных участков за один временной период при общем уменьшении площадей к 2100 г. на 81 и 87%, соответственно. Масштабное сокращение местообитаний прогнозируется в

центрах современного ареала вида с наиболее влажным климатом – на Западном Кавказе, в Центральном и Западном Закавказье (рис. 3). Кроме того, согласно временному ряду моделей SSP5-8.5, элиминация потенциальных местообитаний амброзии особенно выражена для равнинных и низкогорных районов при одновременном их концентрировании в среднегорьях и высокогорьях Кавказа. Так, к 2100 г. оптимальные для произрастания вида территории в основном прогнозируются в наиболее высокогорных районах Большого и Малого Кавказа, Закавказского нагорья. Очаг с пригодными для *Ambrosia artemisiifolia* местообитаниями, вероятно, сохранится также в районе Ейского полуострова на Западном Кавказе.

Учитывая установленную зависимость пространственной локализации вида от климатических факторов температурно-водного режима, прогнозируемое сокращение его ареала на Кавказе объясняется снижением годового количества осадков, которое по сценарию SSP5-8.5 составляет около 40 мм к 2100 г. (рис. 4).

Продвижение амброзии в высокогорья Кавказа, вероятно, объясняется в целом менее засушливым климатом гор, а также постепенным увеличением температурных показателей на фоне современных климатических изменений (рис. 4).

Обсуждение

Благодаря широкому диапазону толерантности по отношению к экологическим факторам [Cunze et al., 2013; Essl et al., 2015; Gentili et al., 2015; Омельяненко, Багрикова, 2022; Zhao et al., 2022], *A. artemisiifolia* является удобным модельным объектом для изучения инвазионных процессов в различных условиях среды. Кроме того, вид оказывает выраженное негативное воздействие на здоровье человека (сезонный поллиноз) и сельское хозяйство (засорение посевов, пастбищ) [Файвуш и др., 2022; Cunze et al., 2013; Milakovic et al., 2014; Пшегусов и др., 2019; Skalova et al., 2019; Tian et al., 2022; Song et al., 2023]. Соответственно, исследования экологии *A. artemisiifolia* в мировом масштабе достаточно обширны, включая экологические требования вида к местообитаниям [Essl et al., 2015; Vladimirov et al., 2017; Афонин и др., 2022; Омельяненко, Багрикова, 2022; Zhao et al., 2022; Song et al., 2023] и различные аспекты климатогенной динамики [Cunze et al., 2013; Gentili et al., 2015; Skalova et al., 2019; Tian et al., 2022]. Несмотря на то, что большинство этих исследований проведено с использованием наземных наблюдений и методов, наше исследование можно рассматривать в контексте предыдущих работ. Мы изучили потенциальное распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе в зависимости от абиотических, био-

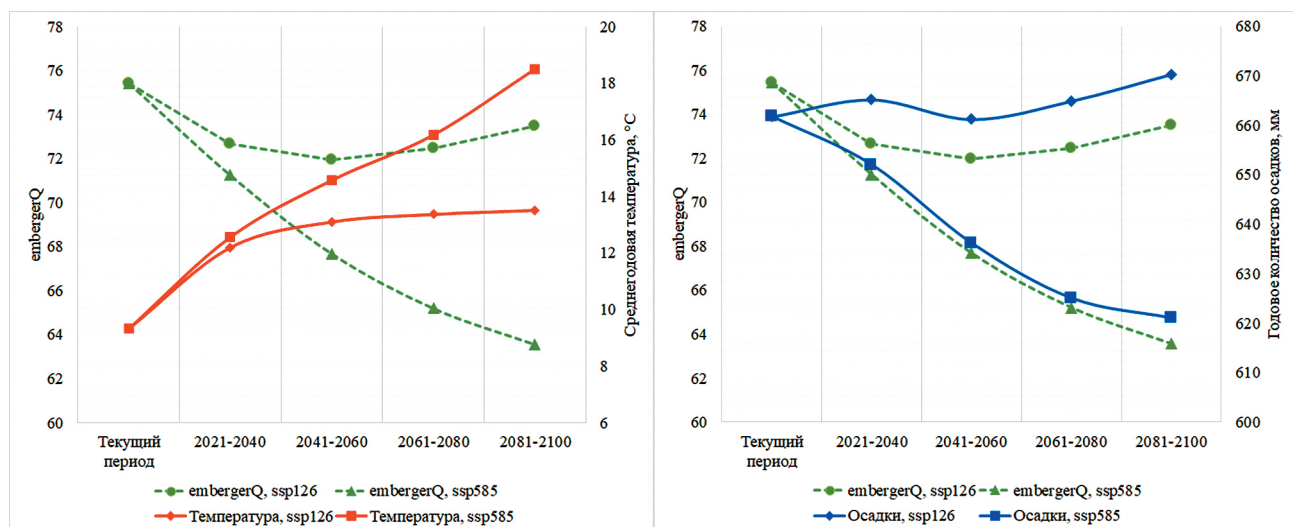


Рис. 4. Динамика коэффициента Эмбергера embergerQ, среднегодовой температуры воздуха и среднегодового количества осадков на Кавказе в соответствии с принятыми сценариями изменения климата SSP1-2.6 и SSP5-8.5.

тических и антропогенных факторов, доступности территории и современных климатических изменений. Это позволило дополнить сведения о способности вида к внедрению в высокогорные экосистемы и важности мониторинга придорожных сообществ для предупреждения распространения амброзии в горы.

Современное распространение *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе. Согласно А-, ВА- и ВАМ-моделям, оптимальные местообитания *A. artemisiifolia* на Кавказе (порог пригодности ≥ 0.8) расположены на достаточно влагообеспеченных пологих территориях в пределах 0–5 м от объектов дорожно-транспортной сети, вне границ природных луговых и лесных экосистем (табл. 5). Вместе с тем крайне широкое варьирование важнейшей предикторной перменной embergerQ – от семиаридного до пергумидного климата – свидетельствует о высокой экологической пластичности *A. artemisiifolia* по отношению к климатическим факторам и их слабой ограничивающей роли в распространении вида. Эти результаты подтверждают данные предыдущих исследований о значительной адаптивности *A. artemisiifolia* к условиям влагообеспеченности и температурного режима [Cunze et al., 2013; Essl et al., 2015; Gentili et al., 2015; Zhao et al., 2022]. В то же время В. Чжао с соавторами [Zhao et al., 2022] сообщили, что для активного роста и развития растений этого вида в семиаридных районах Китая необходимо количество осадков не менее 280 мм в год. Согласно нашим результатам, вид также имеет наибольшее распространение в условиях влажного климата Западного Кавказа, Западного и Центрального Закавказья, северо-западных хребтов Малого Кавказа, а также в районах Центрального Кавказа с гумидным климатом (рис. 2).

Как показано выше, фактор неровности рельефа TRI, определяющий пространственную локализацию высоко пригодных местообитаний вида на пологих территориях, коррелирует с расстоянием до дорог (табл. 3). В горных условиях это объясняется локализацией объектов дорожно-транспортной линейной инфраструктуры по пологим речным долинам, проходящим по дну ущелий. Транс-

портные пути, в частности дорожно-тропичная сеть, играют большую роль в распространении *A. artemisiifolia* во многих регионах мира [Cunze et al., 2013; Milakovic et al., 2014; Song et al., 2023]. На Кавказе вид также фактически широко распространён вдоль грунтовых и асфальтированных дорог, формируя плотные заросли высотой до 1.5–2.5 м в придорожных сообществах [Шхагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019; Чадаева и др., 2019]. Наиболее заселёнными *A. artemisiifolia* придорожными фитоценозами являются залежи, агроценозы, рудеральные растительные сообщества в границах населённых пунктов, в меньшей степени – придорожные участки нарушенных пастбищ [Chadaeva et al., 2021]. Проникновение вида в средне- и высокогорные районы Кавказа наблюдается по дорогам вдоль крупных рек [Шхагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019; Файвуш и др., 2022; Чадаева и др., 2019], что также соответствует результатам моделирования.

Примечательно, что расстояние 0–5 м от дорожного полотна, характеризующее локализацию оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia*, совпало со значениями параметра доступности среды или подвижности вида (табл. 5). Несмотря на то, что биологически и экологически обусловленная способность к саморасселению вида значительно превышает расстояние 0–5 м, отсутствие пригодных территорий при удалении от обочин дорог определяет низкую подвижность вида. При этом лимитирующими факторами во многом выступают ненарушенные лесные и луговые сообщества (учтены через встречаемость *Bromus variegatus* и *Fagus orientalis*), препятствующие расселению вида (табл. 5). Многие исследования также подтверждают, что сложившееся растительные сообщества могут в значительной степени ограничить плотность популяций, рост, развитие и семенную продуктивность растений *A. artemisiifolia* [Gentili et al., 2015; Vladimirov et al., 2017; Skalova et al., 2019; Омеляненко, Багрикова, 2022].

Климатогенная динамика *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе. По данным А. Афонина с соавторами [Афонин и др., 2022], недостаточная теплообеспеченность (сумма активных температур) в период созрева-

ния семян ограничивает распространение *A. artemisiifolia* на север европейской части России. На чувствительность побегов вида к весенне-осенним заморозкам, а семян – к зимнему промерзанию указывали также С.Я. Резник [2009], С.И. Лучинский, А.В. Маковеев [2011] и Ф. Эссль с соавторами [Essl et al., 2015]. Соответственно, изменение климата в сторону потепления может способствовать продвижению вида в более северные широты как на территории Российской Федерации [Афонин и др., 2022], так и в мировом масштабе [Essl et al., 2009; Cunze et al., 2013]. Наши исследования также показали, что сокращение площади прогнозируемых местообитаний амброзии в экорегионе с 2021 по 2100 г., согласно обоим сценариям климатических изменений (оптимистическому SSP1-2.6 и пессимистическому SSP5-8.5) (табл. 7), будет сопровождаться смещением ареала вида из равнинных в среднегорные и высокогорные районы Большого и Малого Кавказа, Закавказского нагорья (рис. 3).

При этом, как показали результаты лабораторных экспериментов Ч. Тянь с соавторами [Tian et al., 2022], одним из адаптивных механизмов вида к будущим изменениям климата является активный синтез вторичных метаболитов (флавоноидов, дубильных веществ и др.) в ответ на повышенное содержание атмосферного CO₂ и выраженный рост температур. Высокая семенная продуктивность *A. artemisiifolia* и способность семян десятилетиями находиться в состоянии покоя в почве также могут способствовать адаптации вида к новым климатическим условиям [Song et al., 2023]. Кроме того, с повышением атмосферной температуры *A. artemisiifolia* способна к значительному увеличению высоты и фитомассы побегов, опережая в росте и развитии местные виды, что может предоставить виду конкурентное преимущество в будущем [Skalova et al., 2019].

Заключение

Значения показателей потенциальной эвапотранспирации и орографии местности определяют пространственную локализацию оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* на пологих формах рельефа влагообеспе-

ченных территорий. В то же время широкое варьирование диапазона оптимальных значений коэффициента Эмбергера embergerQ (от семиаридного до пергумидного климата) характеризует амброзию как экологически пластичный вид, слабо ограниченный в распространении климатическими факторами. Большее значение в определении пространственной локализации *A. artemisiifolia* имеет фактор расстояния до дорог, ограничивающий оптимальные местообитания вида расстоянием 0–5 м до объектов дорожной сети. Данное расстояние характеризует также фактор доступности территорий (около 47% вклада в ВММ-модель) – способность к саморасселению амброзии на придорожных участках. Лимитирующими факторами являются наличие ненарушенных луговых и лесных ценозов, в границах которых вероятность обнаружения вида не превышает 0.01%.

Для *A. artemisiifolia* характерно широкое потенциальное распространение с формированием центров ареала во влагообеспеченных предгорных и низкогорных районах Западного и Центрального Кавказа, Западного и Центрального Закавказья, на северо-западе Малого Кавказа и побережье Каспийского моря. Для данных территорий особенно выражено климатогенное сокращение площади оптимальных местообитаний амброзии согласно пессимистическому сценарию изменения климата SSP5-8.5 – на 87% к 2100 г. Одновременно прогнозируется элиминация пригодных для произрастания вида территорий от равнинных до низкогорных районов с продвижением *A. artemisiifolia* в среднегорья и высокогорья Кавказа. Обочины дорог, проходящих по речным долинам, служат коридорами для проникновения амброзии в горные районы. Оптимистический сценарий изменения концентрации парниковых газов SSP1-2.6 прогнозирует сохранение обширных участков пригодных для вида местообитаний от равнин до низкогорий кавказского экорегиона при постепенном проникновении амброзии в высокогорные районы. Согласно данному сценарию, уменьшение площади пригодных и оптимальных местообитаний к 2100 г. составит всего 13 и 27%. Для ограничения распространения амброзии на Кавказе

необходим строгий контроль за фитосанитарным состоянием придорожных участков, а также сохранение ненарушенных луговых и лесных экосистем.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии 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. 11–29. [Akatova T.V., Akatov V.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10, Iss. 3. P. 205–219. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030044>].
- Афонин А., Баранова О., Фёдорова Ю., Абрамова Л., Бочко Т., Коцарева Н., Ли Ю., Милютина Е., Пикалова Н., Прохоров В., Сенатор С. Определение эколого-географического потенциала продвижения *Ambrosia artemisiifolia* L. на север европейской территории России на основе сравнения северных границ первичного и вторичного ареалов // *Российский журнал биологических инвазий*. 2022. Т. 15. № 1. С. 2–12. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-2-12> [Afonin A., Baranova O., Fedorova Yu., Abramova L., Boshko T., Kotsareva N., Li Yu, Milyutina E., Pikalova N., Prokhorov V., Senator S. Ecogeographical potential of the *Ambrosia artemisiifolia* L. northward expansion in European Russia estimated on the basis of a comparison of the northern limits of its primary and secondary ranges // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13. P. 159–166. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020023>].
- Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. М.: Детгиз, 1948. 235 с.
- Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилипко Л.И. Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 262 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Инвазии чужеродных видов в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // *Российский журнал биологических инвазий*. 2014. № 1. С. 2–7. [Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 61–64. <https://doi.org/10.1134/S2075111714020039>].
- Егошин А.В. Иноземные виды Юга Российского Причерноморья, их биоклиматические и эколого-географические требования // *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности*. 2016. № 1. С. 7–17.
- Егошин А.В. Прогнозирование влияния климатических изменений на пространственное распределение чужеродного компонента флоры юга черноморского побережья Краснодарского края // *Экосистемы*. 2021. № 26. С. 23–32.
- Комжа А.Л., Попов К.П. Новые данные об адвентивной флоре Северной Осетии // *Ботанический журнал*. 1990. Т. 75. № 1. С. 108–110.
- Лучинский С.И., Маковеев А.В. Сорняк амброзия польннolistная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах подсолнечника // *Научный журнал КубГАУ*. 2011. № 69 (05). С. 179–187.
- Омельяненко Т.З., Багрикова Н.А. Морфологическая изменчивость *Ambrosia artemisiifolia* в условиях Предгорного Крыма. // *Экосистемы*. 2022. № 30. С. 84–94. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.35284.48002>
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Моделирование экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов // *Российский журнал биологических инвазий*. 2022. № 1. С. 107–122. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-107-122> [Pshegusov R., Chadaeva V. Ecological niche modeling of *Galinsoga* Ruiz et Pav. species in the native and Caucasian part of the invasive ranges // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13. No. 2. P. 107–122. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020102>].
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А., Комжа А.Л. Пространственное моделирование распространения и долгосрочная климатогенная динамика видов рода *Ambrosia* L. на Кавказе // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. № 4. С. 94–106. [Pshegusov R.H., Chadaeva V.A., Komzha A.L. Spatial modeling of the range and long-term climatogenic dynamics of *Ambrosia* L. species in the Caucasus // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2020. Vol. 11. No. 1. P. 74–84. <https://doi.org/10.1134/S2075111720010105>].
- Резник, С.Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Вестник защиты растений*. 2009. № 2. С. 20–28.
- 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.
- Файвуш Г.М., Алексанян А.С., Оганнисян Р.И. Векторы инвазии и распространение некоторых инвазионных видов растений в Армении // *Российский журнал биологических инвазий*. 2022. Т. 15. № 2. С. 96–106.

- <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-2-96-106> [Fayvush G.M., Aleksanyan A.S., Hovhannisyann H.I. Invasion Vectors and Distribution of Some Invasive Plant Species in Armenia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 3. P. 350–360. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030043>].
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. О распространении некоторых инвазивных и экспансивных видов растений в Армении и на Кавказе // *Takhtajania*. 2011. № 1. С. 181–185.
- 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. [Chadaeva V.A., Shhagapsoev S.H., N.L. Tsepikova, Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic): Part II // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 3. P. 269–281. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030056>].
- Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Наука, 1953. 400 с.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2018. Т. 11. № 3. С. 119–129. [Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic) // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 9, Iss. 4. P. 384–391. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040124>].
- Adhikari D., Singh P., Tiwary R., Barik S., Barik K. Modelling the environmental niche and potential distribution of *Magnolia campbellii* Hook. f. & Thomson for its conservation in the Indian Eastern Himalaya // *Plants of Commercial Values*. New Delhi: New India Publishing Agency, 2019. P. 277–295.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions Automatic Control*. 1974. Vol. 19 (6). P. 716–723.
- Alexander J.M., Lembrechts J.J., Cavieres L.A., Daehler C., Haider S., Kueffer Ch., Liu G., McDougall K., Milbau A., Pauchard A., Rew L.J., Seipel T. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges // *Alpine Botany*. 2016. Vol. 126. P. 89–103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>
- Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*. 2009. No. 11. P. 854–866.
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia under predicted climate change // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. Article number e00800. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- BODC (British Oceanographic Data Centre. Polygon dataset of the extent of water bodies from the SeaVoX Salt and Fresh Water Body Gazetteer (v19). MDA). (Electronic resource) // (<https://doi.org/10.14284/590>). Accessed 22.03.2023.
- Bowen A.K.M., Stevens H.H.M. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 10785–10797. <https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. Evaluating resource selection functions // *Ecological Modelling*. 2002. Vol. 157 (2–3). P. 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Buhl-Mortensen L., Burgos J., Steingrund P., Buhl-Mortensen Pål., Olafsdottir S., Ragnarsson S. Vulnerable marine ecosystems (VMEs): Coral and sponge VMEs in Arctic and sub-Arctic waters. Distribution and threats. Copenhagen: Nordisk Ministerråd, 2019. 144 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13159.50084>
- Chadaeva V., Tsepikova N., Pshegusov R., Stepanyan E., Zhashuev A., Maremkulova A., Khanov Z. Invasive species in the grasslands of the Central Caucasus / V. Chadaeva, Tsepikova N., Pshegusov R., Stepanyan E., Zhashuev A., Maremkulova A., Khanov Z. // Issue BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 35. Article Number 00007. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213500007>
- Conrad O., Bechtel B., Bock M., Dietrich H., Fischer E., Gerlitz L. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. // *Geoscientific Model Development*. 2015. Vol. 8. P. 1991–2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>
- Cunze S., Leiblein-Wild M., Tackenberg O. Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change // *ISRN Ecology*. 2013. Article ID 610126. <https://doi.org/10.1155/2013/610126>
- Daget P., Ahdali L., David P. Mediterranean bioclimate and its variation in the Palaearctic region. Mediterranean-type ecosystems, a data source book. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. P. 139–148.
- Egoshin A.V. Modeling of spatial distribution of adventive species on the territory of Big Sochi // *European Geographical Studies*. 2015. Vol. 8. No. 4. P. 175–180.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudik M., et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography*. 2006. Vol. 29, Iss. 2. P. 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- ENVIREM (Environmental rasters for ecological modeling). (Electronic resource) // (<https://envirem.github.io/>). Accessed 12.03.2023.
- Essl F., Dullinger S., Kleinbauer I. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria // *Preslia*. 2009. Vol. 81. No. 2. P. 119–133.
- Essl F., Biró K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J., Chapman D., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., et al. Biological Flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia* // *Journal of Ecology*. 2015.

- Vol. 103. P. 1069–1098. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12424>
- Fielding A.H., Bell J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 10324. P. 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). (Electronic resource) // (<https://www.gbif.org/>). DOI: 10.15468/dl.vmw98m. Accessed 16.03.2023.
- Geiger R. Überarbeitete Neuauflage von Geiger, R.: Köppen-Geiger / Klima der Erde (Wandkarte 1:16 Mill.). Gotha: Klett-Perthes, 1961.
- Gentili R., Gilardelli F., Ciappetta S., Ghiani A., Citterio S. Inducing competition: Intensive grassland seeding to control *Ambrosia artemisiifolia* // *Weed Research*. 2015. Vol. 55 (3). P. 278–288. <https://doi.org/10.1111/wre.12143>
- Glover-Kapfer P. A training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example. Technical Report. Bhutan: WWF, 2015. 144 p.
- Hijmans R.J., Phillips S.J., Leathwick J., Elith J. 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3. (Electronic resource) // (CRAN.R-project.org/package=dismo). Accessed 16.03.2023.
- Komori O., Eguchi Sh. β -Maxent // *Statistical Methods for Imbalanced Data in Ecological and Biological Studies*. 2019. P. 27–33. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55570-4_3
- Köppen W.P. Das geographische System der Klimate: Mit 14 Textfiguren. Berlin: Borntraeger, 1936. 44 p.
- Lamsal P., Kumar L., Aryal A., Atreya K. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change // *AMBIO A Journal of the Human Environment*. 2018. Vol. 47, Issue 6. P. 697–710. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1017-z>
- Lange S., Büchner M. ISIMIP3b bias-adjusted atmospheric climate input data (v1.1). ISIMIP Repository. 2020 (Electronic resource) // (<https://doi.org/10.48364/ISIMIP.842396.1>). Accessed 12.02.2023.
- Laskar J., Robutel P., Joutel F., Gastineau M., Correia A., Levrard B.A. A Long-term Numerical Solution for the Insolation Quantities of the Earth // *Astronomy & Astrophysics*. 2004. Vol. 428 (1). P. 261–285. <https://doi.org/10.1051/0004-6361:20041335>
- McCoy J., Johnston K., Kopp S., Borup B., Willison J., Payne B. Using ArcGIS spatial analyst. Redlands: ESRI Press, 2001. 232 p.
- Meehl G.A., Senior C.A., Eyring V., Flato G., Lamarque J.-F., Stouffer R.J., Taylor K.E., Schlund M. Context for interpreting equilibrium climate sensitivity and transient climate response from the CMIP6 Earth system models // *Science Advances*. 2020. Vol. 6. eaba1981. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba1981>
- Milakovic I., Fiedler K., Karrer G. Management of roadside populations of invasive *Ambrosia artemisiifolia* by mowing // *Weed Research*. 2014. Vol. 54. P. 256–264. <https://doi.org/10.1111/wre.12074>
- 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. Vol. 5 (11). P. 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- NextGIS (Vector layers and ready-to-go GIS projects based on OSM in ESRI Shape, Geodatabase). (Electronic resource) // (<https://data.nextgis.com>). Accessed 12.02.2022.
- Ortiz-Urbina E., Diaz-Balteiro L., Iglesias Merchan C. Influence of anthropogenic noise for predicting Cinereous vulture nest distribution // *Sustainability*. 2020. Vol. 12 (2). 503. <https://doi.org/10.3390/su12020503>
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A.T., Falconi M., Contreras-Díaz R.G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. NTBOX: An R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches // *Methods in Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 11, Iss. 10. P. 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pauchard A., Milbau A., Albiñán A., Alexander J., Burgess T., Daehler C., Englund G., Essl F., et al. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18, Issue 2. P. 345–353.
- Peel M., Finlayson B., McMahon Th. Updated World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification // *HESSD*. 2007. Vol. 11 (5). P. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peterson A., Soberón J. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right // *Natureza e Conservação*. 2012. Vol. 10 (2). P. 1–6. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- 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*. Vol. 8. 2020. 1325. <https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Petryna L., Moora M., Nuñez C.O., Cantero J.J., Zobel M. Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina // *Applied Vegetation Science*. 2002. Vol. 2. P. 195–202.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. Opening the black box: An open-source release of Maxent // *Ecography*. 2017. Vol. 40 (7). P. 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31 (2). P. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Pickering C.M., Mount A., Wichmann M.C., Bullock J.M. Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area // *Biological Invasions*. 2011. Vol. 13. P. 1869–1880.

- Pollnac F., Seipel T., Repath Ch., Rew L.J. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem // *Biological Invasions*. 2012. Vol. 14. P. 1753–1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0188-y>
- Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M., Akhomgotov A. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus // *Forest Ecosystems*. 2022. Vol. 9. Article number 100019. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>
- Riley Sh.J., Degloria S.D., Elliot S.D. A Terrain Ruggedness Index that Quantifies Topographic Heterogeneity // *International Journal of Science*. 1999. Vol. 5. No. 1–4. P. 23–27.
- Sellar A.A., Jones C.G., Mulcahy J.P., Tang Y., Yool A., Wiltshire A., O'Connor F.M., Stringer M., Hill R., Palmieri J., et al. UKESM1: Description and evaluation of the U.K. Earth System Model // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. Vol. 11. P. 4513–4558. <https://doi.org/10.1029/2019MS001739>
- Sharma H., Dhakal S., Bhusal K., Dhakal H., Gautam R., Joshi A., Rana D., Ghimire M., Ghimire S., Belant J. Factors influencing the potential distribution of globally endangered Egyptian Vulture nesting habitat in Nepal // *Animals*. 2023. Vol. 13 (4). P. 1–12. <https://doi.org/10.3390/ani13040633>
- Simões M.V.P., Peterson A. Importance of biotic predictors in estimation of potential invasive areas: the example of the tortoise beetle *Eurypedus nigrosignatus* // *Hispaniola*. *PeerJ*. 2018. Vol. 6 Article number e6052. <https://doi.org/10.7717/peerj.6052>
- Skalova H., Guo W., Moravcová L., Pyšek P. Performance of *Ambrosia artemisiifolia* and its potential competitors in an experimental temperature and salinity gradient and implications for management // *Management of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. P. 359–376. <https://doi.org/10.3391/mbi.2019.10.2.10>
- Soberón J., Peterson A. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // *Biodiversity Informatics*. 2005. Vol. 2. P. 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Song X.-J., Liu G., Qian Z.-Q., Zhu Zh.-H. Niche Filling dynamics of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) during global invasion // *Plants*. 2023. Vol. 12. Article number 1313. <https://doi.org/10.3390/plants12061313>
- SpatialECO (Spatial analysis and modelling of ecological systems) (Electronic resource) // (<https://github.com/jeffrejevans/spatialEco>). Accessed 15.02.2023.
- Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // *Journal of Statistical Software*. 2018. Vol. 84 (6). P. 1–39. <https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
- Tian Zh., Ma Ch., Zhao Ch., Zhang Y., Gao X., Tian Zh., Chen H., Guo J., Zhou Zh. Heat wave event facilitates defensive responses in invasive C3 plant *Ambrosia artemisiifolia* L. under elevated CO₂ concentration to the detriment of *Ophraella communa* // *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Article number 907764. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.907764>
- Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography*. 2018. Vol. 41, Iss. 2. P. 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
- Tytar V. Associations between habitat quality and body size in the Carpathian-Podolian land snail *Vestia turgida* (Gastropoda, Clausiliidae): species distribution model selection and assessment of performance // *Zoodiversity*. 2021. Vol. 55. P. 25–40.
- Vignali S., Lörcher F., Hegglin D., Arlettaz R., Braunisch V. Modelling the habitat selection of the bearded vulture to predict areas of potential conflict with wind energy development in the Swiss Alps // *Global Ecology and Conservation*. 2021. Vol. 25. e01405. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01405>
- Vladimirov V., Valkova M., Maneva Sv., Senka M. Suppressive potential of some perennial grasses on the growth and development of *Ambrosia artemisiifolia* // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2017. Vol. 23. P. 274–279.
- WorldClim (WorldClim climate data base) (Electronic resource) // (<https://worldclim.com/version2>). Accessed 15.02.2023.
- Yan H., Feng L., Zhao Y., Feng L., Wu D., Zhu Ch. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 21. Article number e00856. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00856>
- Zhao W., Liu T., Sun M., Wang H., Liu X., Su P. Rapid monitoring of *Ambrosia artemisiifolia* in semi-arid regions based on ecological convergence and phylogenetic relationships // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2022. Vol. 10. Article number 926990. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.926990>

INTEGRATED APPROACH TO ACCOUNTING ENVIRONMENTAL FACTORS IN MODELS OF THE CURRENT DISTRIBUTION AND CLIMATIC DYNAMICS OF AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA L. IN THE CAUCASUS

© 2023 Pshegusov R.H.*, Chadaeva V.A.**

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences,
Nalchik, 360051, Russia;

e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

Current climate change, habitat degradation and road network development contribute to the invasion of alien plant species in areas of more northern latitudes and higher altitudes. Using the maximum entropy method (Maxent), we built the spatial distribution models of *Ambrosia artemisiifolia*, considering abiotic, biotic and anthropogenic factors, and area accessibility. Maps of the species current distribution in the Caucasus and its range dynamics according to the climate change scenarios were constructed. The most important variables determining *A. artemisiifolia* spatial localization in the region were as follows: distance to roads (not more than 0–5 m), terrain roughness (gentle areas) and humidity (climate from semi-arid to perhumid). The 0–5 m distance is also characterized by the area accessibility factor (species dispersal capacity), which contributed about 47% to the final model. Species dispersal beyond roadsides was hindered by forests and meadows with the probability of *A. artemisiifolia* occurrence not exceeding 0.01%. The species core ranges were predicted in foothills and low mountains of the Western and Central Caucasus, Western and Central Transcaucasia, the northwestern Lesser Caucasus and the Caspian Sea coast. The species invasion in highlands could occur along the gentle river valleys that concentrate the main mountain roads. According to the pessimistic and optimistic climate change scenarios, by 2100 the decline in optimal *A. artemisiifolia* habitats will be 87 and 27%, respectively, and will affect mainly the plain areas of the currently most humid regions. The main core ranges were predicted in the middle mountains and highlands of the Caucasus.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, modelling, SDM models, BAM concept, climate change, Maxent, ENVIREM, Caucasus.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫЖЕЙ ВЕЧЕРНИЦЫ (*NYCTALUS NOCTULA*) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ПРОБЛЕМА РАСШИРЕНИЯ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ ОБЛАСТИ ЕЁ ЗИМОВКИ

© 2023 Смирнов Д.Г.^{a, *}, Забашта А.В.^{b, **}

^a Пензенский государственный университет, Пенза, 440026, Россия

^b ФКУЗ «Ростовский-на-Дону противочумный институт» Роспотребнадзора, Ростов-на-Дону, 344002, Россия
e-mail: *eptesticus@mail.ru; **zabashta68@mail.ru

Поступила в редакцию 08.02.2023. После доработки 18.08.2023. Принята к публикации 31.08.2023

Приводятся материалы по распространению *Nyctalus noctula* в Ростовской области, на основании которых уточняется северная граница его зимнего обитания и сезонный характер пребывания. Находки на юге и крайнем востоке региона, сделанные летом и в межсезонье, свидетельствуют об использовании этой территории, как в период миграции, так и в качестве летних мест обитания. В течение последних десятилетий в научной литературе отмечается расширение зимнего ареала вида на север за пределы известной области зимовки. В качестве подтверждающих фактов экспансии рассматривают находки зимующих зверьков в высотных зданиях городов. Однако вопрос о расширении границ зимовки остаётся неоднозначным, так как все эти находки сделаны в климатической «зоне риска». Результаты моделирования вероятностной области зимнего обитания *N. noctula* в условиях естественных убежищ (дупла деревьев) показали, что за последние 70 лет изменения границ не происходили, а её северные пределы не соответствует тем, которые были обозначены ранее. На востоке европейского ареала вида северная граница области зимовки проходит через Ростовскую область и заканчивается восточнее на широте г. Астрахани. Важнейшими биоклиматическими факторами, определяющими зимовку в пределах такой территории, являются средняя температура самой сухой и средняя температура самой холодной четвертой года, а также минимальная температура самого холодного месяца. В северных от этой области регионах из-за суровости зим зимовка животных в естественных убежищах маловероятна. Поэтому находки зимующих колоний вечерниц далеко за пределами естественной области зимовки можно рассматривать как попытку адаптации к климатической «зоне риска» в условиях изменения климата и урбанизированной среды. На основании полученных результатов общую область зимовки *N. noctula* следует делить на две зоны. Первая – территория, где зимовка носит массовый характер и возможна в слабозащищённых естественных убежищах; вторая – территория с климатической «зоной риска», где остаётся лишь очень небольшая часть популяции вида, а убежищами служат защищённые от внешних факторов пространства в многоэтажных строениях населённых пунктов.

Ключевые слова: рыжая вечерница, *Nyctalus noctula*, летние находки, область зимовки, моделирование, Ростовская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-168-183

Введение

Ростовская область находится на юге Европейской России и занимает обширные равнины в бассейне Среднего и Нижнего Дона, включает также часть Северного Приазовья и Западного Предкавказья. С точки зрения зоогеографии её территория имеет ключевое положение, поскольку представляет переходную зону между двумя фаунистическими комплексами, сформированными с одной стороны неморальной фауной средней полосы, а с другой – фауной Северо-Кавказского

региона. Эколого-генетическая связь между комплексами обеспечена рядом общих видов, а также регулярными сезонными перемещениями группы перелётных. Показательными в этом отношении являются рукокрылые, у ряда видов которых через территорию области проходят осенне-весенние миграции [Каменева, Панютин, 1960; Панютин, 1968, 1980; Газарян, Казаков, 2002] и формируются границы областей сезонного пребывания [Стрелков, 1997, 2002]. В последнее десятилетие особый интерес представляет информа-

ция, связанная с появлением новых сведений о местах зимовок, находящихся за пределами известного зимнего ареала. Анализ таких данных даёт основание делать предположения о попытках изменения миграционного поведения вида [Стрелков, 2002; Смирнов и др., 2010] и смещении границ области зимовки [Godlevska, 2015].

В последней сводной работе по рукокрылым Ростовской обл. констатируется недостаточная изученность этой группы млекопитающих; особенно крайне мало информации о летучих мышах, обитающих в северных, южных и восточных районах области [Газарян и др., 2010]. Поэтому материалы о новых находках рукокрылых сохраняют свою актуальность.

В данном сообщении приводятся дополнительные материалы по распространению на территории Ростовской обл. такого вида как рыжая вечерница (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774). Среди них есть сведения, которые были опубликованы относительно давно, либо представлены в коллекциях музеев, но никогда не упоминались в специальной литературе. Их учёт в общем анализе данных даёт возможность по-иному взглянуть на характер сезонного пребывания вида в регионе и провести переоценку его модели распространения. Основанием для пересмотра могут быть и появившиеся в последнее время многочисленные материалы о находках зимующих колоний вида, сделанных за пределами известных северных границ области его зимнего пребывания. Подавляющее большинство таких находок относится к многоэтажным строениям различных населённых пунктов. Пока непонятно, принимать ли их как реальное расширение, связанное с действием каких-то определённых факторов, либо как результат интенсификации в последние десятилетия исследовательской деятельности и потока полезной информации через широкий спектр информационных ресурсов. В связи с этим, ещё одной задачей нашего исследования было построение при использовании биоклиматических данных вероятностной модели северной границы области зимовки *N. noctula* на востоке Европы и установление ключевых факторов, её определяющих.

Материал и методы

Материалом для настоящего сообщения послужили сведения о находках *N. noctula* на юге Европейской России, в Предкавказье, на Северном Кавказе, в Крыму и в континентальной Украине, опубликованные с начала прошлого века по настоящее время в литературе [Акимов, 1904; Заварзина, Кузенков, 1929; Кузенков, 1929; Газарян, 2002а, 2002б; Газарян, Бахтадзе, 2002; Газарян, Казаков, 2002; Ильин и др., 2002; Стрелков, 2002; Дулицкий, Коваленко, 2003; Газарян и др., 2010; Godlevska, 2015; Ильюхин, 2018], полученные в ходе собственных исследований, а также представленные в музейных коллекциях (Ростовский государственный университет – РГУ, Зоологический институт РАН – ЗИН, Саратовский государственный университет – СГУ) и на портале «Млекопитающие России» [Портал «Млекопитающие России», 2023]. Всего в пределах обозначенных территорий проанализированы 342 точки регистрации вида, среди которых 89 мест зимовок.

Моделирование проводили на основе метода максимальной энтропии в программе MaxEnt [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008; Elith et al., 2011]. В ходе машинного обучения осуществлялся поиск территорий с подходящими для вида климатическими условиями зимовки и предсказание его присутствия в это время в определённой области географического пространства. В качестве исходного материала для моделирования использована информация о 59 точках зимних находок (ТР – точки регистрации).

N. noctula относится к типичным дендрофилам, для которых характерно использование слабо защищённых от колебания температуры и относительной влажности воздуха зимних убежищ [Газарян, 2002а; Газарян, Малиновкин, 2010]. Данное обстоятельство заставляет предполагать, что естественные северные границы области зимовки вида должны определяться не по совокупности на данный момент всех известных северных точек зимнего пребывания вида, а неким диапазоном оптимальных климатических параметров, способствующих успешной его перезимовки в слабо защищённых убежищах.

Именно поэтому в процедуру моделирования были включены только те ТР, где отмечены многочисленные зимние скопления животных в естественных надземных убежищах – дуплах деревьев и трещинах скал, а также прочие зимние находки вида, сделанные южнее самых северных находок в естественных надземных убежищах. Зимние находки отдельных особей, а также их скопления в постройках человека, сделанные в более высоких широтах по отношению к самым северным находкам в естественных надземных убежищах, мы относили к нетипичным и в анализ не включали.

Для создания модели с ресурса WorldClim2 [Fick, Hijmans, 2017] заимствованы климатические данные за периода 1970–2000 гг. с разрешением 2.5 м (~21 км²), которые представлены 19 параметрами. С целью избежать чрезмерной подгонки модели [Mateo et al., 2013] и проблемы мультиколлинеарности [Dormann et al., 2013] был проведён тест корреляции Пирсона между переменными, где наиболее зависимые, при значениях $r > 0.75$ и $p \leq 0.05$, были исключены. По результату анализа для построения модели отобраны 8 наименее коррелирующих биоклиматических параметров: Bio02 – средняя дневная разница температур, Bio04 – температурная сезонность, Bio05 – максимальная температура самого тёплого месяца, Bio08 – средняя температура самой влажной четверти года, Bio09 – средняя температура самой сухой четверти года, Bio11 – средняя температура самой холодной четверти года, Bio15 – сезонность выпадения осадков, Bio16 – осадки самой влажной четверти года.

Во избежание эффекта смещения выборки в модели, которое может быть вызвано «перегруженностью» точками регистрации определённых областей пространства, на основе исходных данных был сгенерирован отдельный файл с разреживанием ТР. Шаг разреживания составил не менее 25 км, а количество ТР по итогу оказалось 44.

В настройках программы MaxEnt были выбраны следующие параметры: максимальное количество итераций – 1000; количество прогонов программы с использованием одного файла с координатной привязкой – 10; тип

повторений с возможностью выбора процента тестовых точек вручную. Для описания взаимосвязей ТР с условиями окружающей среды были использованы три класса функций: линейные, квадратичные и линейно пороговые функции предикторов [Merow et al., 2013]. В ходе моделирования исходную выборку случайно разбивали на обучающую (75%) и тестовую (25%). Для предотвращения чрезмерной параметризации видового распределения проведено дополнительное моделирование с разными параметрами сложности (Regularization multiplier): 0.5, 1, 1.5, 2.5, 5. После процедуры репликации была отобрана модель, обладающая наибольшей предсказательной способностью. В качестве критерия для отбора использовали наименьшие значения показателя AUC_{diff} : [Warren, Seifert, 2011; Borja et al., 2014]. Расчёты модели проводили с использованием логистического выхода.

Для оценки качества модели был использован индекс AUC [Fielding, Bell, 1997]. Значение AUC выше 0.75 и близкое к единице означает высокую степень достоверности построенной модели и хорошую её способность различать ТР и ФТ (функциональные точки) [Elith, 2002]. Для оценки вклада каждой переменной среды в предсказания пригодности территории обитания использовали метод расчёта (в процентах) с помощью критерия складного ножа [Phillips, Dudik, 2008; Phillips, 2010]. Обработка растровых данных и визуализация карт проведены с помощью программы QGIS.

Результаты и обсуждение

Места летних находок. На севере Ростовской обл., кроме известных здесь находок [Газарян и др., 2010], *N. noctula* были отмечены нами в Миллеровском р-не: 6 июня 2004 г. визуально и с помощью ультразвукового детектора летающие животные зарегистрированы на р. Калитва в окрестностях сл. (слободы) Кудиновка (рис. 1, точка 1; 49.208° с. ш., 40.534° в. д.), а 8 июня этого же года отловлен взрослый самец в окрестностях хут. Ключковка (рис. 1, точка 2; 49.131° с. ш., 40.673° в. д.). На самом юге региона известно лишь две находки. Первая сделана в окр. с. Жуковского (рис. 1, точка 3; 46.088° с. ш., 40.673° в. д.),

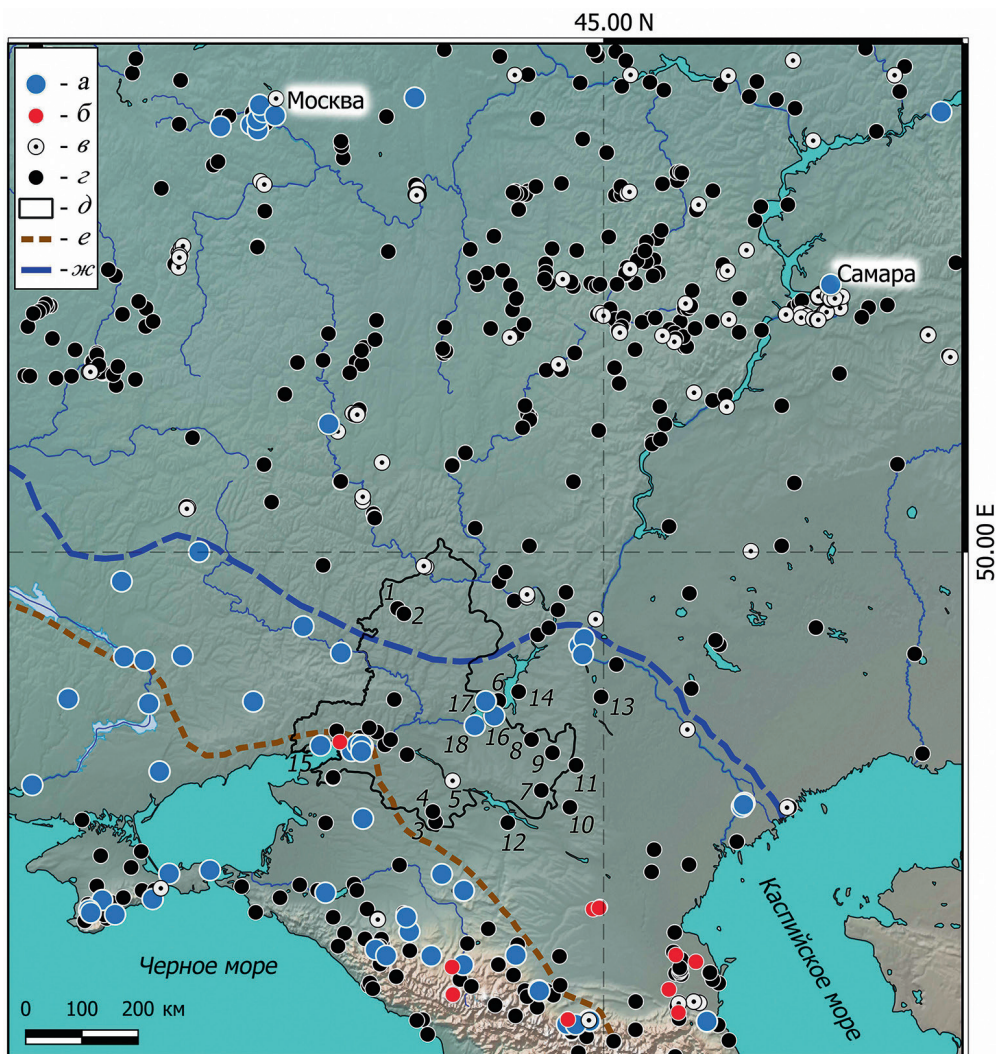


Рис. 1. Места находок *Nyctalus noctula* на юго-востоке Европейской России и сопредельных территориях: *a* – зимние, *б* – колонии взрослых самцов, *в* – размножающиеся самки, *г* – прочие находки, *д* – границы Ростовской обл., *е* – предполагаемые северные границы области зимовки до 2002 г. [по Стрелкову, 2002], *ж* – предполагаемые северные границы области зимовки до 2015 г. [по Godlevska, 2015]. Находки взрослых самцов, размножающихся самок и прочие находки представлены только для территории Европейской части России, Крыма, Северного Кавказа и Западного Казахстана. Цифры – см. объяснения в тексте.

где 3 сентября 1958 г. пойман молодой самец, который был окольцован 7 августа этого же года в Воронежском заповеднике [Панютин, 1968]. Вторая – в с. Развильное (рис. 1, точка 4; 46.244° с. ш., 41.300° в. д.), здесь 23 августа 1990 г. добыта самка (колл. РГУ, № 355).

Самые восточные места обитания *N. noctula* в Ростовской обл., обнаруженные ещё в середине прошлого века – г. Пролетарск в долине Западного Маныча (рис. 1, точка 5) и постройки человека на Цимлянских песках (рис. 1, точка 6) [Критская, 1956]. Однако случайные находки указывают на обитание рыжих вечерниц и восточнее – в населённых пунктах, расположенных в засушливых районах области. Так, 21 июля 2018 г. погибший

самец был обнаружен на внутреннем дворе у здания гостиницы в с. Ремонтном (рис. 1, точка 7; 46.559° с. ш., 43.651° в. д.), а в вечерних сумерках, поблизости от неё, отмечали высокие полёты нескольких рыжих вечерниц.

Рыжие вечерницы были известны из населённых пунктов восточных районов Ростовской обл. и в более ранний период – почти столетие назад. Об этом свидетельствуют поминки двух особей этого вида (пол не указан) сотрудниками Атаманской противочумной лаборатории, которые во второй половине 1920-х гг. вели работы по исследованию чумы, выяснению носителей и переносчиков возбудителя этого заболевания в степях верховьев р. Сал и на западных склонах Ергенинской

возвышенности. Одна рыжая вечерница была поймана в 1927 г. в станице Атаманской (рис. 1, точка 8) [Заварзина, Кузенков, 1929], располагавшейся ниже слияния рек Джурак-Сал и Кара-Сал, где исследования проводили в июне. Ещё одна особь отловлена в июле 1928 г. в с. Заветном (рис. 1, точка 9), с которой были сняты блохи *Ischnopsyllus elongatus* [Кузенков, 1929]. В то время деятельность зоологов противочумных отрядов и лаборатории в целом, не предполагала целенаправленных поисков рукокрылых. Поэтому отлов одиночных рыжих вечерниц был случайным, о чём сообщают сами авторы, а это может указывать, что зверьки в населённых пунктах были не редки.

Древесная растительность в засушливых районах Ростовской обл. в 1920-х гг., когда масштабные облесительные работы только начинались, была очень скудной. Судя по старым фотографиям, в населённых пунктах изредка встречались одиночные, преимущественно плодовые деревья на подворьях и в небольших садах. В таких условиях рыжие вечерницы могли обитать постоянно только в постройках человека. В то время из относительно высоких сооружений были церкви и небольшое число 2–3-этажных зданий. Противочумная лаборатория в с. Заветном, например, где базировался противочумный отряд, располагалась в двухэтажном доме. Атаманская противочумная лаборатория находилась в большом одноэтажном деревянном здании добротной постройки с высокой крышей и навесами. Возможно, и летучие мыши были пойманы в этих же строениях, где работали сотрудники противочумных отрядов. В 1930-х гг. станица Атаманская была упразднена, жители её покинули, постройки частично перевезли, остальные постепенно сами разрушились и к настоящему времени место, где был этот достаточно крупный населённый пункт, в котором обитали *N. noctula*, ничем не выделяется среди степного ландшафта.

На обитание *N. noctula* в степных и засушливых регионах европейской части России указывают находки в некоторых районах Калмыкии, юга Волгоградской обл. и севера Ставропольского края, непосредственно граничащих на востоке с Ростовской обл. Здесь

животных отмечали в г. Элиста (рис. 1, точка 10), в пос. Кегульта (рис. 1, точка 11) [Ункурова, 1984] и в с. Киевка (рис. 1, точка 12) [Орлов, 1928]. В коллекции ЗИН хранится один экземпляр (колл. Хлебников В.А.), добытый в Малодербетском улусе Калмыкии (рис. 1, точка 13), а в колл. СГУ экземпляр из станицы Потёмкинской (рис. 1, точка 14) (ныне ст. Пугачёвская) Волгоградской обл. (все без указания дат).

Места зимовок. В последние десятилетия обнаружено много новых мест зимовок *N. noctula* в Восточной Европе, преимущественно в городах, что связывается с потеплением климата и увеличением числа многоэтажных зданий в населённых пунктах [Портал «Млекопитающие России», 2023; Godlevska, 2015; материалы авторов]. На основании анализа новых данных делается вывод о смещении, начиная с 1990-х гг., границы области массовых зимовок этого вида на северо-восток [Godlevska, 2015] (рис. 1). В то же время, несмотря на формирование в последние десятилетия новых постоянных зимовочных скоплений в ряде населённых пунктов, отмечается, что для *N. noctula* свойственна задержка некоторых особей к северу и востоку за пределами вероятной границы зимовок. Поэтому иногда новые хорошо документированные данные могут быть повторением давних – малоизвестных или вызывавших сомнения [Стрелков, 2002]. Это находит подтверждение в приводимых ниже материалах.

На юге России хорошо задокументированные известные места зимовок *N. noctula* находятся на Северном Кавказе, в Крыму, а также в некоторых крупных городах Предкавказья (Ростов-на-Дону, Краснодар и др.) [Казаков, Ярмыш, 1974; Ярмыш и др., 1980; Газарян, Казаков, 2002; Стрелков, 2002; Дулицкий, Коваленко, 2003; Godlevska, 2015]. Среди них долгое время отсутствовал г. Ставрополь, находящийся в сходных климатических условиях. Однако имеется информация о зимовках в этом городе *N. noctula* уже в первой половине прошлого века. Сведения о зимующих в Ставрополе вечерницах содержатся в определителях некоторых групп паразитических насекомых. В 1920–1940-х гг. шли интенсивные исследования фауны блох

Aphaniptera, как основного переносчика возбудителя чумы человека, обследовались почти все отряды млекопитающих, в том числе и рукокрылые, характеризующиеся специфическим составом этих эктопаразитов. В период с декабря по март, в Ставрополе и его окрестностях были собраны в значительном числе блохи *Nycteridopsylla eusarca* с типичных хозяев – *N. noctula* [Иофф, Тифлов, 1954; Тифлов и др., 1977]. Этот же вид блох также был снят с вечерницы, добытой в одном из зданий города 18 января 1982 г. [Лабунец, Дегтярёва, 1985], что однозначно указывает на длительный и устойчивый характер зимовок зверьков в краевом центре.

Имеются данные, в определённой степени, подтверждающие существование зимовок летучих мышей (в том числе, не исключено, и рыжих вечерниц) в Краснодаре уже в конце XIX в. Свидетельство тому оставил переехавший на проживание в Екатеринодар (ныне г. Краснодар) Преображенский В.В., который много времени отдавал охоте и наблюдениям за животными. В одной фенологической заметке, опубликованной в «Охотничьей газете», он пишет, что 17 марта (по новому стилю 29 марта) 1895 г. в полдень (в этот день температура воздуха достигала +15° R) видел полёты летучей мыши [Преображенский, 1895]. Как показали детальные наблюдения за зимовками *N. noctula* в Краснодаре, проведённые столетие спустя, конец февраля – начало марта – время первых вылетов зверьков из зимних убежищ, а интенсивные весенние миграции проходят в апреле [Газарян, Казаков, 2002]. Однако ретроспективные данные по климату г. Краснодара свидетельствуют [Галкин, 1989, 2014], что на рубеже XIX–XX вв. зимы здесь были более продолжительными и, судя по ледоставу, начало весны могло происходить существенно позже (примерно на 12 дней) по сравнению с современным периодом. Поэтому, скорее всего, наблюдаемая днём летучая мышь зимовала где-то в районе города. К сожалению, автором не указывается ни характер полёта, ни размер животных, ни предполагаемый вид.

Некоторые сведения, которые можно рассматривать как возможную зимовку *N. noctula* в начале XX в. в Таганроге (рис. 1, точка 15),

оставил Акимов А.А., страстный охотник и натуралист, уроженец и постоянный житель этого города [Джорж, 1907]. Он опубликовал достаточно много интересных наблюдений за животными. Среди них есть одна небольшая заметка о летучих мышах [Акимов, 1904]. В ней сообщается, что 13 марта (по новому стилю 26 марта) 1903 г. в полдень над лесными складами в Таганроге летала одна летучая мышь. А 20 марта (2 апреля) там же проведены наблюдения в течение не менее получаса за охотой 5 летучих мышей так же в середине дня. Вид не указан, но автор замечает, что не было слышно их писка, так как они летали слишком высоко. Судя по этой детали, в Таганроге, где жил автор, писк летучих мышей не редкость и с большой долей вероятности издавали его рыжие вечерницы. Писк (или цыканье) на местах днёвок, который можно слышать человеку, очень характерен для этого вида [Формозов, 1927; Зубко, 1937; Попов, 1941]. Время наблюдения (конец марта – начало апреля по новому стилю) указывает на возможную зимовку летучих мышей в Таганроге, так как по датам полностью совпадает с первыми вылетами зверьков после зимовки, отмеченными по современным наблюдениям в районе Ростова-на-Дону, расположенном в 70 км восточнее Таганрога [Газарян, Казаков, 2002]. Подтверждением этому служат и замечания самого автора наблюдения о том, что в первой половине марта 1903 г. (по старому стилю) в ночное время температура воздуха опускалась до отрицательных значений [Акимов, 1904]. А такие погодные условия должны препятствовать осуществлению рыжими вечерницами миграционных перемещений в этот период.

В первой половине прошлого столетия рыжие вечерницы оставались на зимовку и в других населённых пунктах по Нижнему Дону. Так, 22 ноября 1947 г. был добыт самец *N. noctula* в церкви хутора Алдабульский Дубовского района (рис. 1, точка 16) (колл. Слинко) – тушка с черепом находится в коллекции музея природы Харьковского университета [Льюхин, 2018]. Место добычи зверька расположено в 220 км восточнее Ростова-на-Дону. Свои исследования Л.И. Слинко проводила на базе Зимовниковской

противочумной станции; основное направление – изучение грызунов и их эктопаразитов. В 1947–1950 гг. был обследован Дубовский, а в 1951–1956 гг. частично и Зимовниковский р-ны Ростовской обл. Рыжая вечерница, по-видимому, была добыта случайно, целенаправленных поисков представителей этой группы млекопитающих не проводилось и в публикациях Л.И. Слинко рукокрылые нигде не упоминаются. Следует отметить, что в 1947 г. хутор Алдабульский находился в пойме Дона, где имелись высокоствольные древостой. Только в начале 1950-х гг., после строительства плотины, хутор был перенесён на возвышенность, где находится и сейчас. А его прежнее место, в том числе и место расположения церкви, в которой была добыта вечерница, залито водами Цимлянского водохранилища. Добытая в конце ноября в хуторе Алдабульском вечерница явно осталась там на зимовку, так как осенние миграции у этого вида в регионе завершаются к концу октября [Газарян, Казаков, 2002]. В Дубовском районе по описанию Л.И. Слинко «...зима 1947–1948 гг. была исключительно мягкой, ночные отрицательные температуры воздуха в припочвенном слое наблюдались очень редко и были непродолжительными. Почва в течение всей зимы не замерзала, не прекращалось развитие озимых посевов и дикой травянистой растительности целинных участков» [Слинко, 1961]. Такие погодные условия, без сомнения обеспечили нормальную зимовку *N. noctula* в этом районе.

Другой не менее интересный случай был зарегистрирован на лесном кордоне в Цимлянских песках уже после возведения плотины и затопления облесённой поймы Дона в этом районе (рис. 1, точка 17). В конце октября 1953 г. на чердаке жилого дома были найдены три особи *N. noctula*, находившиеся в состоянии зимнего оцепенения [Критская, 1956]. Как указывает автор находки, впадение в спячку было связано с внезапным похолоданием. Мы не исключаем, что в данном случае это могли быть и задержавшиеся зверьки, которых застало незначительное похолодание на пролёте по пути в более южные районы. Место и убежище, где они обнаружены, были вполне подходящими для спячки.

Но и более суровые погодные условия не препятствуют успешной зимовке вида в регионе. Прямые наблюдения за зимовкой *N. noctula* в дуплах деревьев на юге России показали, что на широте Ростова-на-Дону зверьки нормально переносят морозные зимы с кратковременными понижениями до -20°C , но при опускании температуры воздуха ещё ниже – до -27°C происходит массовая гибель зверьков, как это отмечено в Краснодаре [Газарян, 2002а; Газарян, Малиновкин, 2010]. В этих условиях решающее значение начинают приобретать особенности убежищ и численность зверьков в них. Но зимы, в течение которых температура может снижаться ниже -20°C , являются аномальными в регионе и случаются не чаще 1 раза в десятилетие. Это даёт основание считать климатические условия юга Русской равнины подходящими для массовых зимовок *N. noctula* и в природе, и в городской застройке.

Следует отметить, что храмы и церкви, и сейчас, и в прошлом были неотъемлемой частью казачьих станиц, а также многих хуторов на Донской земле. Эти здания, очевидно, постоянно использовали летучие мыши, в том числе, рыжие вечерницы для днёвок во время сезонных перелётов, а при наличии подходящих убежищ – и для зимовки. Находки зверьков в хуторе Алдабульском и в постройках на Цимлянских песках могут служить этому подтверждением. Но число культовых сооружений в небольших населённых пунктах первой половины XX столетия, как возможных мест обитания летучих мышей, к тому же почти не обследованных в этом отношении, не идёт ни в какое сравнение с количеством выстроенных во второй половине прошлого и начале нашего века высотных отапливаемых зданий в городах, где, в основном, и обнаружены новые места зимовок *N. noctula*.

Освоение многоэтажных зданий и сооружений в качестве зимовочных станций стало происходить, скорее всего, уже в XIX в. Об этом свидетельствуют данные о зимовках рукокрылых в Краснодаре, Таганроге, Ставрополе и, по-видимому, в Ростове-на-Дону, а также в населённых пунктах Крымского полуострова. Но в этот период выбор рыжими вечерницами зимовочных убежищ в зданиях

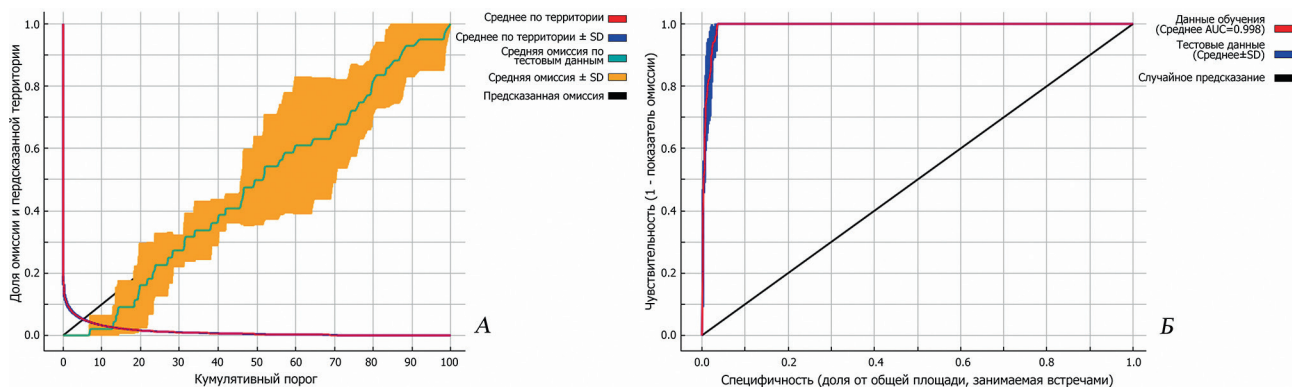


Рис. 2. Статистический анализ точности полученной модели вероятностного распространения: *A* – изменение оmissии и «идеальной» области зимовки по тестовым и тренировочным точкам, *B* – тренд операционной кривой, отображающий ROC и AUC, по усредненным данным.

и переход в антропогенную среду происходил в пределах установленной на основании климатических показателей естественной области зимовки. Успешная перезимовка в искусственных сооружениях на юге России способствовала закреплению у рыжих вечерниц такого поведенческого стереотипа.

В январе 2010 г. одна особь *N. noctula* была найдена в городе Волгодонске (Ростовская обл.) (рис. 1, точка 18) [Газарян и др., 2010], и эту находку рассматривали как один из фактов, подтверждающих расширение области зимовок данного вида в восточном направлении [Godlevska, 2015]. Хотя более чем 50 лет назад в хуторе Алдабульском и на Цимлянских песках, располагавшихся почти в 40 км далее на восток от Волгодонска, уже добывали зимующих рыжих вечерниц. В целом, если соединить крайние точки с сообщениями о находках рыжих вечерниц в зимний период, датируемых первой половиной XX в. (Нежинский р-н, Черниговской обл. [Великанів, 1930]; хутор Алдабульский, Ростовской обл.; Ставрополь), то все обнаруженные в последние десятилетия места зимовок [Godlevska, 2015] находятся к югу и западу от этой условной линии и, фактически, восточная граница зимовок данного вида пока не изменилась. Для проверки этой точки зрения нами было проведено биоклиматическое моделирование оптимальной области зимовки при условии, что животные в холодное время занимают естественные и слабо защищенные от внешних колебаний среды наземные убежища.

Моделирование области зимовки. Все модели, построенные при разных уровнях слож-

ности, показали значения индекса AUC_{test} выше 0.75. Однако наименьшее переобучение ($AUC_{diff} = 0.003 \pm 0.0007$) получила модель со значением сложности равным 1, которая и была взята для рассмотрения.

Результаты анализа продемонстрировали хорошую точность модели, данные по тестовым точкам близки предсказанной динамике оmissии, рассчитанной для тестовых данных (рис. 2A). Достаточно высокий показатель данных обучения (средней AUC и площадь под кривой) говорит о хорошей пригодности модели. Для тестовых данных значение AUC также велико – 0.992 ± 0.001 . Кривые тестовых и тренировочных данных расположены далеко от диагональной прямой, которая демонстрирует надёжность прогноза на случайном уровне, что свидетельствует о высокой ожидаемой способности полученной модели (рис. 2B).

Карта, показывающая степень пригодности территорий, представлена на рис. 3. Она отличается от сплошной области зимовки *N. noctula*, обозначенной ранее для восточной части зимнего ареала на период 2015 г. (рис. 1). Прогнозируемое размещение подходящих для зимовки территорий не образует континуум, а представлено отдельными участками. Согласно построенной модели, наиболее благоприятные районы (индекс пригодности > 0.60) находятся в пределах юга Среднего и Южного Приднепровья, Крыма, приазовской части Краснодарского края, южной половины Ростовской обл., западного и восточного Предкавказья, северных и приморских районов республики Дагестан и юга Астрахан-

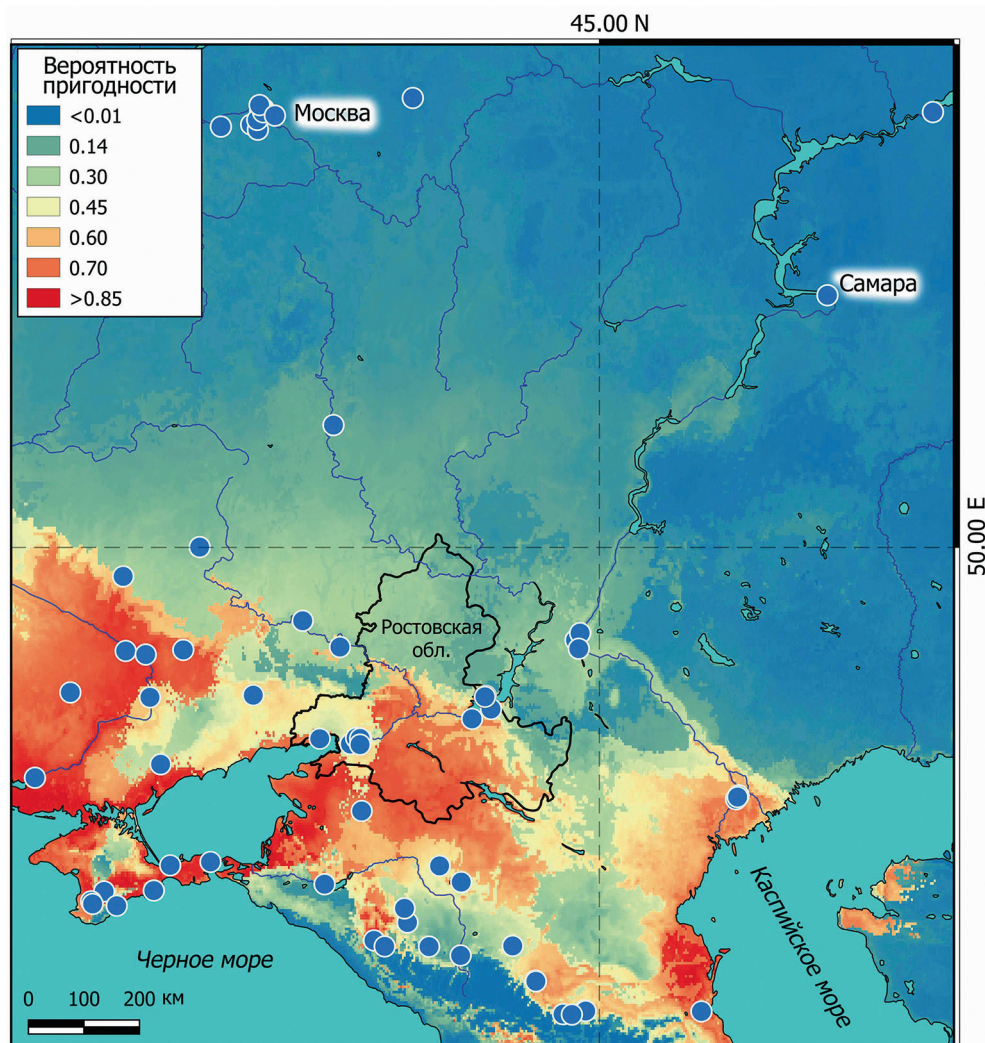


Рис. 3. Вероятностная модель области зимовки на юго-востоке европейской части ареала *Nyctalus noctula*, построенная на основе данных WorldClim. Градиентом цвета показана вероятность пригодности территории к зимовке в естественных надземных убежищах. Синие точки – установленные места зимовок вида. Чёрная линия – административные границы Ростовской обл.

ской обл. Зона меньшего благоприятствования (индекс пригодности 0.30–0.50) включает районы Ставропольской и Ергенинской возвышенностей на востоке и западной части Приазовской возвышенности на западе.

В ходе процедуры моделирования выявлено, что наибольший вклад при обучении модели на определение пригодности территории к зимовке вносят шесть переменных среды: Bio11, Bio15, Bio04, Bio09, Bio05, Bio02 (табл.). Однако при оценке переменных после пермутации значимое уменьшение значений тренировочной AUC_{training} фиксируется только по Bio11. У остальных происходит перераспределение, и на второе место по значимости выходит переменная Bio09, которая при прямой оценке значимости занимала лишь четвертую позицию.

По результатам jackknife-теста (рис. 4), переменные Bio08 и Bio16 не дают существенного прироста, и использование каждой из них по отдельности для моделирования бесполезно. Фактор Bio05 неплохо предсказывает распределение точек, но не используется программой, когда берутся все переменные (табл.). Если рассматривать построение моделей с исключением переменных, то определённое количество уникальной информации содержат такие факторы как Bio11, Bio02, Bio04, Bio09 и Bio15. Однако использование Bio02 и Bio04 по отдельности каждой также не даёт существенного прироста. По обучающим, тестовым данным и по кросс-валидированной кривой AUC_{test} (рис. 4) результаты jackknife-теста показывают, что наиболее эффективно предсказывают распределение ТР

Таблица. Процентный вклад переменных в построение модели пригодности территорий к зимовке *Nyctalus noctula* в естественных наземных убежищах. Показан вклад переменных и их важность при пермутации (%).

Переменные	Процент вклада (%)	Коэффициент пермутации (%)
Bio11	38.0	80.1
Bio15	19.5	4.4
Bio04	12.4	2.8
Bio09	10.6	6.1
Bio05	9.8	0.2
Bio02	9.2	3.3
Bio16	0.2	1.1
Bio08	0.2	1.9

переменные Bio11, Bio09 и Bio15, а их общая пермутация уменьшает AUC_{training} более, чем на 90%.

Таким образом, полученные данные указывают, что только три параметра вносят значимый вклад в полученную модель (рис. 5). Ключевые роли в формировании зимовочного ареала играют температурные режимы самой сухой (октябрь – декабрь) и самой холодной четвертой года. Зимовка в естественных незащищённых убежищах с вероятностью более 60% может отмечаться в тех районах, где температура колеблется от -4 до $+4$ °C. Однако, как показывают исследования, проведённые на рубеже веков в г. Краснодаре [Газарян, 2002а], *N. noctula* могут относительно благополучно переносить незначительные отклонения от этой нормы. Например, кратковре-

менные понижения температуры воздуха до -10 °C не вызывают ни гибели животных, ни смены ими убежищ. Смерть отдельных зверьков отмечалась только тогда, когда температура в некоторые дни падала до -27 °C, а в обитаемых дуплах – до -10 °C. Вероятно, что значительную роль в переживании при таких экстремальных условиях низких температур играет коллективная терморегуляция: чем многочисленнее зимующая группа, тем выше среди них процент выживших особей.

Иной эффект может оказать чрезмерно высокая температура. Наши наблюдения за многочисленными зимующими колониями в Ростове-на-Дону показали, что превышение от нормы среднесуточной температуры ноября на $+7...+10$ °C приводит к нарушению состоянию спячки. В таких условиях живот-

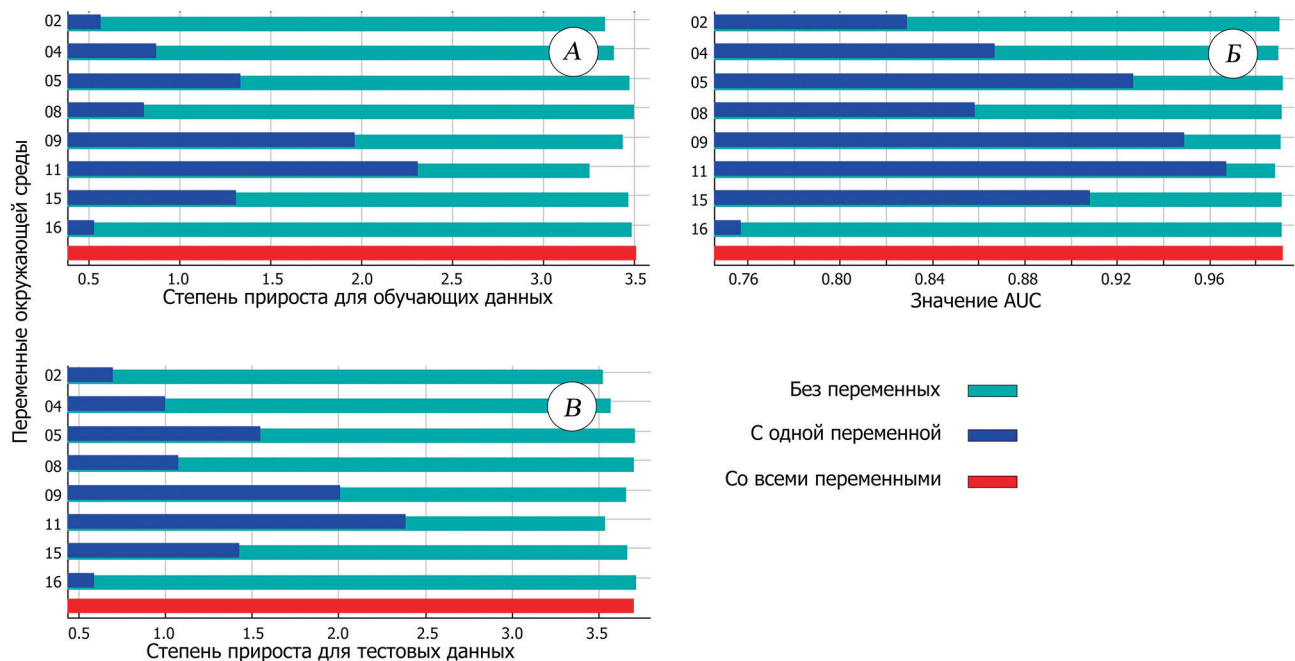


Рис. 4. Диаграмма результатов jackknife-теста по данным: обучающим (А), по кросс-валидированной кривой AUC_{test} (Б) и тестовым (В).

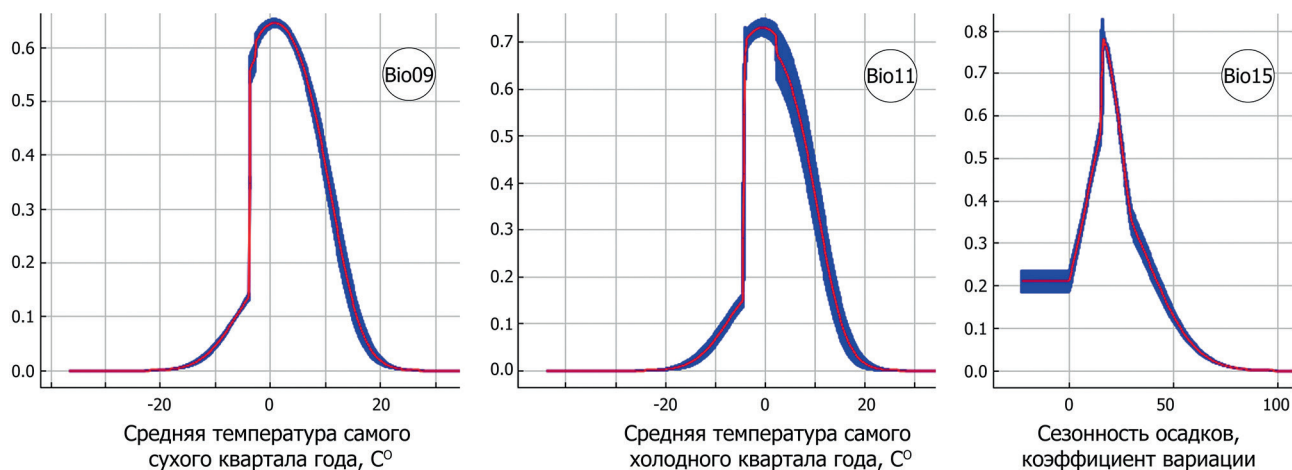


Рис. 5. Кривые отклика, отражающие вероятность пригодности области обитания для зимовки *Nyctalus noctula* от трёх биоклиматических параметров (цифры в кругах – нумерация переменных согласно BioClim).

ные, как правило, просыпаются и приходят в активное состояние. Это легко определяется по специфическим звукам (социальным сигналам) летучих мышей, которые они издают в местах своей локализации. Голоса вечерниц наиболее отчётливо слышны в утренние и вечерние часы, а нередко их можно различать и днём сквозь городской шум. В случае продолжительного сохранения аномально положительных температур или частых колебаний от минусовых до аномально высоких её значений животные длительно находятся в активном состоянии, что приводит, как это ранее уже было установлено [Thomas et al., 1990; Thomas, 1995; Boyles et al., 2008], к быстрым энергетическим потерям организма (до 84%), а отсутствие возможности их восполнить – и к гибели.

Ещё один фактор – сезонность выпадения осадков. Согласно расчётам, при его коэффициенте вариации в диапазоне от 12 до 25 пригодность территории к зимовке в естественных убежищах составляет более 60%. Однако этот показатель сам по себе вряд ли может рассматриваться как ключевой, влияющий на благоприятность течения спячки вида. По всей видимости, его сопряжённость здесь связана с общими физико-географическими параметрами выделенной модельной области, которые реально определяют распространение вида в течение данного сезона года.

Отдельно хотелось бы отметить ещё три фактора, которые вносят немалый вклад при

обучении модели – это минимальная температура самого холодного месяца года (вклад – 8.8%, пермутация – 17.6), сумма осадков в самом сухом месяце года (вклад – 13.2%, пермутация – 0.1) и сумма осадков в сухой четверти года (вклад – 3.7%, пермутация – 0.9). Однако все они демонстрируют высокую коллинеарность с уже упомянутыми выше факторами, поэтому в окончательное построение модели не вошли. Тем не менее, первый из этих трёх (минимальная температура самого холодного месяца года), определённо должен играть существенную роль в успешности зимовки в условиях незащищённых убежищ и вполне может рассматриваться, наравне с модельными факторами, как лимитирующий в формировании границ зимовки.

Таким образом, результаты моделирования вероятностной области зимовки *N. noctula* на основе корреляций мест его находок с биоклиматическими переменными продемонстрировали не совпадение с ранее очерченными границами (рис. 1) и подтверждают нашу идею об отсутствии в последние два десятилетия изменений естественных восточных пределов зимовок вида в северном направлении. Согласно полученной модели, северная граница области зимовки проходит чуть северней условной линии, прочерченной на период 2002 г., и южнее таковой, обозначенной на период 2015 г. Находка вида зимой 2010 г. в Волгодонске Ростовской обл. не может рассматриваться как результат расширения области зимовки, так как попадает

в соответствующую модельную область, построенную на основе климатических данных 1970–2000 г. Подтверждением этому служат находки в середине прошлого века зимующих особей рыжей вечерницы в двух локациях недалеко от Волгодонска. Все эти точки регистрации на востоке Ростовской обл. обозначают северный предел модельной области зимнего обитания вида. На запад эта граница идёт, вероятно, через нижнее течение Северского Донца и далее, огибая Донецкий кряж и юг Харьковской обл., уходит на левое Приднепровье. Восточнее зимовки *N. noctula* в естественных убежищах не исключены в галерейных лесах дельты Волги, но наиболее пригодные территории находятся южнее – в Дагестане, где по поймам рек Терека, Сулака и Акташа встречаются массивы перестойных лесов.

Зимовки *N. noctula* в незащищённых от низких температур дуплах деревьев на территориях, расположенных на север за пределами границ модельной области зимовки, по-видимому, из-за суровости зим маловероятны, и на данный момент не известно ни одного случая. Однако в последние два десятилетия из этих районов стало появляться множество свидетельств зимних находок вида в многоэтажных строениях различных населённых пунктов, и, главным образом, – крупных городов. Например, начиная с 1990-х гг., скопления зимующих животных ежегодно отмечают в полостях и трещинах стен городских зданий Харькова [Влащенко, 1999, 2002; Летучие мыши..., 2023]. Восточнее зимовка вида отмечена в Астрахани, где 24 февраля 2004 г. в одном из корпусов технического университета была поймана молодая самка [Кожурина, Горбунова, 2004]. Севернее отдельно зимующих особей и группы разной численности находили в ряде других населённых пунктах. Так, в Волгограде известно четыре находки. При замене окон в многоэтажном жилом доме 13 марта 2019 г. обнаружена группа зимующих зверьков примерно из 200 особей, а 6 декабря того же года в здании промышленного предприятия – зимующая колония численностью около 50 особей [Морган, личное сообщение, по фото]. Эти находки, сделанные в разное время одного

года, свидетельствуют, что зимовки в городской среде далеко не случайны и подтверждают способность *N. noctula* оставаться и успешно переживать здесь неблагоприятные условия. Кроме этого, в Волгограде отмечены случаи зимовки и одиночных зверьков: 5 марта 2017 г. в районе Сарпинских озёр [Урусова, личное сообщение, по фото] и 4 ноября 2021 г. в центре города [Ильченко, 2021]. Ещё севернее вечерниц находили в декабре 2000 г. и в феврале 2020 г. в Воронеже. В первом случае это были три истощённых зверька, которые позже погибли [Аксёненко, Шерстяных, 2011], а во втором – одиночный самец, найденный случайно на балконе жилого дома [Шерстяных, личное сообщение, по фото]. В Самарской обл. зимовка вида отмечена также дважды. Впервые зверьков в количестве 5 особей нашли в конце ноября 2008 г. в искусственных подземных выработках, где они зимовали в трещинах потолка совместно с другими видами летучих мышей [Смирнов и др., 2010]. Было высказано предположение, что эта одна из северных групп *N. noctula*, которая задержалась на пролёте и удачно нашла подходящее убежище для зимовки. Вторая находка сделана в конце ноября 2021 г. в г. Тольятти, где при ремонте кондиционера был обнаружен один самец [Вехник, личное сообщение, по фото]. В условиях средней полосы России восточным пределом известных на данный период зимовок вида следует считать находку одной особи, сделанную 28 декабря 2021 г. в окрестностях с. Тарловка муниципального образования Елабуга Татарстана [Лукьянова, 2021]. Зверёк был найден лежащим на снегу мёртвым, при этом его внешнее состояние было весьма удовлетворительным. С большой вероятностью это животное оставалось зимовать в указанном районе, но по неизвестным причинам зимовка была прервана, что в итоге привело к его гибели. Западнее Елабуги зимовки отмечены во Владимирской [Быков, 2018] и Московской [Ильченко, 2023] областях. В Москве зимние находки вида регистрируют с 2014 г., а за последние два года задокументировано, как минимум, восемь встреч и ещё две в окрестностях столицы. Во всех случаях это были одиночные зверьки, которых находили в период с конца сентября

по начало января при различных обстоятельствах в многоэтажных жилых строениях.

Можно ли все эти находки считать свидетельством расширения естественной области зимовки? Если бы в пределах этих территорий были известны достоверные случаи обнаружения животных в естественных убежищах, то можно было бы утверждать положительно. Однако из-за часто случающихся здесь зимой крайне низких температур это невозможно, что ещё раз подтверждают наблюдения в Краснодаре [Газарян, 2002a]. В некоторой степени показательным примером того, как изменение температуры на минусовые значения негативно отражается на животных, может служить находка *N. noctula*, сделанная 9 декабря 2018 г. в одном из сёл Владимирской обл. [Быков, 2018]. Две особи были обнаружены в слабо защищённом от изменений погодных условий деревянном сарае. По наблюдениям автора (Быков, личное сообщение), осень этого года в районе была относительно тёплой, что, очевидно, и послужило причиной задержки здесь зверьков. Переход температуры к минусовым значениям произошёл только 11 ноября, и морозная погода сохранялась в течение 5 дней, потом снова случилась оттепель и далее опять небольшой «минус». Сплошной снежный покров образовался 18 ноября. Декабрь был пасмурный, с частым снегом, температура в основном держалась не ниже $-8...-10$ °C. В момент находки один из зверьков был уже мёртв. По визуальной оценке, его состояние было нормальным (без внешних повреждений и травм), а гибель наступила сравнительно недавно. Причиной смерти могло быть кратковременное сильное понижение температуры в начале декабря.

Появление рыжих вечерниц в зимнее время в постройках человека следует рассматривать как вторичное явление, связанное с попытками, при наличии определённых условий, освоения климатической «зоны риска» [Стрелков, 2002]. Этому, например, могут способствовать реально наблюдаемые за последние полвека в средней полосе России (65° – 52° с. ш.) тенденции повышения межгодового хода среднемесячной температуры воздуха (ноябрь – март) и одновременное его понижение на юге России (50° – 40° с. ш.)

[Виноградова, 2009; Оганесян, 2019]. Многочисленные полости в многоэтажных и каменных зданиях различных населённых пунктов относительно неплохо защищены от колебаний внешних температур и в отличие от дупел деревьев могут предоставлять животным возможности для успешного переживания суровых зим. Насколько это явление широко распространено в средней полосе Европейской России, сказать пока сложно, но на юге региона, например, по нашим наблюдениям в Ростове-на-Дону, носит явно массовый характер.

Заключение

Анализ новых и ранее не представленных в специальной литературе находок *N. noctula* в Ростовской обл. позволил установить масштаб распространения вида в летнее время и уточнить предполагаемые северные границы области его зимнего пребывания. Летние находки на юге и крайнем востоке региона свидетельствуют, что эта территория служит не только местом транзита в период сезонных миграций, но и постоянного летнего пребывания вида. Однако остаётся ещё не до конца ясной половая структура остающейся здесь на лето части популяции. Известно, что выводковые колонии встречаются на севере и на юге области (рис. 1), а находки самцов в основном представлены единичными особями. Результаты моделирования вероятностной области зимовки *N. noctula* показали её неоднородность и отсутствие в последние десятилетия явных изменений естественных восточных границ. Её северные пределы в рассматриваемом регионе начинаются на западе на широте примерно Среднего Приднепровья (50° с. ш.), далее идут через Ростовскую обл. и заканчиваются на востоке на широте г. Астрахани (46.5° с. ш.). Важнейшими биоклиматическими параметрами при построении модели являются средняя температура самой сухой и средняя температура самой холодной четвертой года. Находки зимующих колоний вечерниц далеко за пределами естественной области зимовки, очевидно, можно рассматривать как процесс расширения области жизненного пространства вида, который у мигрирующих животных имеет

свои особенности и проявляется в виде освоения преимущественно антропогенных территорий. На основании полученных результатов общую область зимовки можно условно разделить на две зоны: территория (1), где зимовка носит массовый характер и возможна в слабозащищённых естественных убежищах, и территория (2) с климатической «зоной риска», где остаётся лишь очень небольшая часть популяции вида, а убежищами им служат защищённые от внешних факторов пространства в многоэтажных строениях населённых пунктов. На сегодняшний день северный рубеж второй зоны проходит по линии Москва – Владимир – Самара – Елабуга. Следует отметить, что эта линия весьма условная и отсутствие данных между образующими её точками, а также на обширном пространстве южнее до северных границ естественной области зимовки может рассматриваться на современном этапе лишь как недостаток сведений о зимних находках вида.

Финансирование работы

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

- Акимов А. Из наблюдений прошлого года // Псовая и ружейная охота. 1904. № 7. С. 122.
- Аксёненко Е.В., Шерстяных Е.И. Рукокрылые Воронежской области: эколого-фаунистический обзор // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: Материалы III Междунар. научн. конф. Воронеж: Издательско-полиграфич. центр ВГУ, 2011. С. 20–26.
- Быков Ю.А. *Nyctalus noctule*. Портал «Млекопитающие России». 2018. (Электронный ресурс) // (<https://rusmam.ru/data/view?id=227350>). Загружено Дмитрий Смирнов 02.02.2023. Проверено 10.02.2023.
- Великанів В. Замітка про кажанів Ніженської округи // Український мисливець та рибалка. 1930. № 11–12. С. 27–29.
- Виноградова В.В. Биоклиматические индексы в оценке воздействия современного потепления климата на условия жизни населения России // Известия РАН. Сер. географическая. 2009. № 3. С. 82–89.
- Влащенко А.С. Находка вечерницы рыжей *Nyctalus noctula* на зимовке в Харькове // Вестник зоологии. 1999. Т. 33. № 4–5. С. 76.
- Влащенко А.С. Находки рукокрылых в здании Харьковского национального университета // Вісник Харківського університету № 551. Серія: «Актуальні проблеми сучасної науки в дослідженнях молодих вчених м. Харкова». 2002. № 2. С. 212–216.
- Газарян С.В. Наблюдения за зимовкой рыжих вечерниц в дуплах деревьев в Предкавказье // *Plecotus et al.* 2002a. № 5. С. 28–33.
- Газарян С.В. Эколого-фаунистический анализ населения рукокрылых (Chiroptera) Западного Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. М., 2002б. 225 с.
- Газарян С.В., Бахтадзе Г.Б. Труба котельной – техногенная ловушка для рукокрылых // *Plecotus et al.* 2002. № 5. С. 99–101.
- Газарян С.В., Бахтадзе Г.Б., Малиновкин А.В. Современное состояние изученности рукокрылых Ростовской области // *Plecotus et al.* 2010. № 13. С. 50–58.
- Газарян С.В., Казаков Б.А. Экология рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* на Северном Кавказе и Предкавказье: Сообщение 1. Характер пребывания, убежища, колонниальность, гонное поведение // *Plecotus et al.* 2002. *pars specialis*. С. 74–82.
- Газарян С.В., Малиновкин А.В. О зимовке рыжих вечерниц в дупле дерева в г. Ростов-на-Дону // *Plecotus et al.* 2010. № 13. С. 48–49.
- Галкин Г.А. Климатические аномалии в Краснодарском крае. Краснодар: Союз НИО СССР, 1989. 194 с.
- Галкин Г.А. Климат Кубани в прошлом: воспоминания о будущем? // Рисоводство. Научно-производственный журнал. 2014. № 2 (25). С. 52–56.
- Джорж Н.Д. А.А. Акимов [Некролог] // Псовая и ружейная охота. 1907. № 9. С. 130.
- Дулицкий А.И., Коваленко И.С. Материалы по рукокрылым Крыма в зоологических собраниях Украины и России // В кн.: Вопросы развития Крыма: Проблемы инвентаризации крымской биоты. Симферополь, Таврия-Плюс, 2003. № 15. С. 197–210.
- Заварзина К.В., Кузенков В.И. Материалы, собранные Атаманской Противочумной Лабораторией в Дубовском районе Сальского округа за 1927 и 1928 годы (Отчёт лаборатории в станице Атаманской) // Сборник работ противочумной организации Северо-Кавказского края за 1928 год: Известия Государственного Микробиологического института в г. Ростове-на-Дону, 1929. Вып. 9. С. 34–50.
- Зубко Я.П. Нарис фауни Chiroptera південного сходу Одеської області // Інститут зоології та біології АН УРСР: Збірник праць Зоологічного музею. 1937. Т. 20. С. 121–128.

- Иофф И.Г., Тифлов В.Е. Определитель Афаниптера (Suctoria – Aphaniptera) Юго-Востока СССР. Ставрополь, 1954. 201 с.
- Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Красильников Д.Б., Яняева Н.М. Материалы к кадастру рукокрылых (Chiroptera) Европейской России и смежных регионов. Пенза: ПГПУ, 2002. 64 с.
- Ильченко О.Г. *Nyctalus noctula*. Портал «Млекопитающие России». 2021. (Электронный ресурс) // (<https://rusmam.ru/data/view?id=193357>). Загружено Ольга Ильченко 22.03.2022. Проверено 10.02.2023.
- Ильченко О.Г. Выборка: Портал «Млекопитающие России». 2023 (Электронный ресурс) // (https://rusmam.ru/sample/records?id=s_9_2a9bfa7681). Создана Дмитрий Смирнов 05.02.2023. Проверено 10.02.2023.
- Ильюхін Ю. Представники ряду Chiroptera в колекції музею природи Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна // *Theriologia Ukrainica*. 2018. № 16. С. 77–84.
- Казаков Б.А., Ярмыш Н.Н. О фауне рукокрылых Предкавказья // Материалы Первого Всесоюзного совещания по рукокрылым (Chiroptera). Л., 1974. С. 69–72.
- Каменева С.П., Панютин К.К. О перелётах некоторых видов летучих мышей // *Охрана природы и озеленение*. 1960. Вып. 3. С. 117–119.
- Кожурина Е.И., Горбунова Ю.А. О зимовке летучих мышей в дельте Волги // *Plecotus et al.* 2004. № 7. С. 104–105.
- Критская Т.И. Грызуны Доно-Цимлянского песчаного массива, их хозяйственное значение и борьба с ними: Дис. ... канд. биол. наук: Ростов-на-Дону, 1956. 242 с.
- Кузенков В.И. К изучению фауны блох (Aphaniptera) эндемического района чумы на Северном Кавказе // *Сборник работ противочумной организации Северо-Кавказского края за 1928 год: Известия Государственного Микробиологического института в г. Ростове-на-Дону*. 1929. Вып. 9. С. 106–125.
- Лабунец Н.Ф., Дегтярёва Л.В. О блохах летучих мышей на Северном Кавказе // *Паразитология*. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 177–180.
- Летучие мыши/рукокрылые/кажани в Харькове (Электронный ресурс) // (https://vk.com/bat_kharkov). Проверено 10.02.2023.
- Лукьянова Ю. *Nyctalus noctula*. Портал «Млекопитающие России». 2021. (Электронный ресурс) // (<https://rusmam.ru/data/view?id=173472>). Загружено Дмитрий Смирнов 21.01.2022. Проверено 10.02.2023.
- Оганесян В.В. Климатические изменения как факторы риска для экономики России // *Гидрометеорологические исследования и прогнозы*. 2019. № 3 (373). С. 161–184.
- Орлов Е.И. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Калмыцкой области // Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья. Саратов, 1928. Вып. 2. С. 1–20.
- Панютин К.К. Дальние миграции рукокрылых, окольцованных в Воронежском заповеднике // *Миграции животных*. Л.: Наука, 1968. Вып. 5. С. 117–119.
- Панютин К.К. Рукокрылые // *Вопросы териологии. Итоги мечения млекопитающих*. М.: Наука, 1980. С. 23–46.
- Попов Б.М. О сезонных миграциях летучих мышей // *Природа*. 1941. № 2. С. 87–90.
- Портал «Млекопитающие России» (Электронный ресурс) // (<http://rusmam.ru/>). Проверено 20.01.2023.
- Преображенский В. Из Екатеринодара (Куб. об.) // *Охотничья газета*. 1895. № 14. С. 218.
- Слинко Л.И. Динамика численности общественных полёвок в засушливых районах Ростовской области // *Сборник научных работ Дагестанской противочумной станции*. Махачкала, 1961. С. 320–330.
- Смирнов Д.Г., Курмаева Н.М., Вехник В.П., Шепелев А.А. О находке зимующих рыжих вечерниц (*Nyctalus noctula*) в Среднем Поволжье // *Зоологический журнал*. 2010. Т. 89. № 2. С. 233–237.
- Стрелков П.П. Область выведения потомства и её положение в пределах ареала у перелётных видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) восточной Европы и смежных территорий. Сообщение 1 // *Зоол. журнал*. 1997. Т. 76, вып. 9. С. 1073–1082.
- Стрелков П.П. Материалы по зимовкам перелётных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 2. *Nyctalus noctula* // *Plecotus et al.* 2002. № 5. С. 35–55.
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, 1977. С. 1–278.
- Ункурова В.И. К экологии рукокрылых Калмыцкой АССР // *Фауна и экология животных Калмыкии и сопредельных районов*. Элиста: Калмыцкий ун-т, 1984. С. 92–97.
- Формозов А.Н. О перелётах летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Доклады АН СССР*. 1927. Сер. А. № 17. С. 272–274.
- Ярмыш Н.Н., Казаков Б.А., Сони́на И.Ю., Усвайская А.А. Новые находки рукокрылых на Северном Кавказе // *Рукокрылые (Chiroptera): Вопросы териологии*. М., 1980. С. 72–77.
- Boria R.A., Olson L.E., Goodman S.M., Anderson R.P. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models // *Ecological Modelling*. 2014. No. 275. P. 73–77. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012.
- Boyles J.G., Storm J.J., Brack V.Jr. Thermal benefits of clustering during hibernation: a field test of competing hypotheses on *Myotis sodalis* // *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22. P. 632–636.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Marquéz J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P.J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // *Ecography*. 2013. Vol. 36 (1). P. 27–46. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Elith J. Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants // In: S. Ferson and M. Burgman (Eds.). *Quantitative methods for conservation biology*. 2002. P. 39–58. https://doi.org/10.1007/0-387-22648-6_4
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Divers. Distrib.* 2011. Vol. 17. P. 43–57.

- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. Vol. 37. No. 12. P. 4302–4315.
- Fielding A.H., Bell J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence absence models // *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 24. No. 1. P. 38–49.
- Godlevska L.V. Northward expansion of the winter range of *Nyctalus noctula* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Eastern Europe // *Mammalia*. 2015. Vol. 79. No. 3. P. 315–324.
- Mateo R.G., Vanderpoorten A., Munoz J., Laenen B., Desamere A. Modeling species distributions from heterogeneous data for the biogeographic regionalization of the European bryophyte flora // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. No. 2. e55648. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055648>
- Merow C., Smith M.J., Silander J.A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. 2013. Vol. 36. No. 10. P. 1058–1069.
- Phillips S.J. A Brief Tutorial on Maxent // *Lessons in Conservation*. 2010. Vol. 3. P. 108–135.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Model.* 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Thomas D.W. The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats // *Symp. Zool. Soc. Lond.* 1995. No. 67. P. 233–244.
- Thomas D.W., Dorais M., Bergeron J.-M. Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus* // *J. Mammal.* 1990. Vol. 71. No. 3. P. 475–479.
- Warren D.L., Seifert S.N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // *Ecological Applications* 2011. Vol. 21. No. 2. P. 335–342. doi: 10.1890/10-1171.1

DISTRIBUTION OF THE NOCTULE BAT (*NYCTALUS NOCTULA*) IN THE ROSTOV REGION AND THE PROBLEM OF EXPANDING THE NORTHERN BOUNDARY OF ITS WINTERING AREA

© 2023 Smirnov D.G.^{a, *}, Zabashta A.V.^{b, **}

^a Penza State University, Penza, 440026, Russia

^b «Rostov-on-Don Antiplague Scientific Research Institute» of Rospotrebnadzor Rostov-on-Don, 344002, Russia
e-mail: *eptesicus@mail.ru; **zabashta68@mail.ru

The materials on the distribution of *Nyctalus noctula* in the Rostov Region are given. Based on this the northern border of its winter habitat and the seasonal characteristics of the stay are specified. The presented findings of this species in the south and extreme east of the region, which were made in the summer and in the off season showed that this territory was used both during the migration period and as summer habitats. In the scientific literature the expansion of the winter range of this species over the past decades has been noted. Findings of wintering animals in high-rise buildings of cities are considered as confirming facts of expansion. However, the issue regarding the expansion of wintering boundaries remains ambiguous because all these detections are made in the climatic “risk zone”. The results of modeling of the probabilistic area of winter habitats of *N. noctula* in conditions of natural shelters (hollows of trees) showed that over the past 70 years there have been no changes in the boundaries and its northern limits do not correspond to those that were previously indicated. In the east of the European range of this species the northern boundary of the natural wintering area passes through the Rostov Region and ends to the east at the latitude of the city of Astrakhan. The most important bioclimatic factors that determine wintering within such a territory are the average temperature of the driest and the average temperature of the coldest quarters of the year, and the minimum temperature of the coldest month. In the regions to the north of this area due to the severity of winters the overwintering of animals in natural shelters is unlikely. Based on the obtained results the total wintering area of *N. noctula* is divided into two zones. The first zone is the territory where wintering is massive and possible in poorly protected natural shelters; the second zone is a territory with a climatic “risk zone”, where only a very small part of population of the species remains, and the spaces protected from external factors in multi-storied buildings of settlements serve as shelters. Findings of wintering colonies of noctules in the second zone that located far outside the natural wintering area can obviously be considered as an invasive process, which in migratory bats has an adaptive character and associated with the development of urbanized landscapes.

Keywords: common noctule, *Nyctalus noctula*, summer finds, wintering area, modeling, Rostov Region.

АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА (*NEOVISON VISON*) В ЯКУТИИ: МОРФОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ

© 2023 Степанова В.В.*, Мамаев Н.В.**, Сидоров М.М.***, Охлопков И.М.****

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677980, Россия
e-mail: *valstep@yandex.ru, **mamaev_88@bk.ru, ***sidorov_michail86@mail.ru, ****imokhlopkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.02.2023. После доработки 12.07.2023. Принята к публикации 16.08.2023

В статье изложены данные по морфологии, ареалу и численности американской норки в Якутии, представлены материалы по морфо- и краниометрии. Приведена динамика ареала и численности американской норки в Якутии с момента её интродукции в начале 1960-х гг. по настоящее время. Ареал норки за полвека расширился в северо-восточном направлении из Южной Якутии в Центральную. Отмечены новые места расселения норки в восточной стороне Якутии из Магаданской области. После натурализации американской норки в Якутии в течение 25 лет шло постепенное увеличение её численности от 686 особей до 4–5 тыс. особей. Последующие 35 лет численность вида стабилизировалась и держится на этом уровне с некоторыми колебаниями по годам, исключая 2005–2006 гг., когда наблюдалось резкое увеличение численности норки.

Ключевые слова: американская норка, морфология, краниометрия, интродукция, ареал, численность, промысел.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-184-195

Введение

Американская норка (*Neovison vison*) впервые была завезена в Советский Союз в 1923 г. с германских ферм клеточного разведения, и первоначально её разводили в зверофермах. Планомерные работы по расселению американской норки в природные комплексы регионов и республик СССР были начаты с 1928 г. Якутию эти мероприятия затронули позднее, с 1961 по 1964 г. За эти годы были выпущены 686 норок, в том числе 242 норки были завезены из Хабаровского края и 444 норки из Горно-Алтайского края [Млекопитающие Якутии, 1971]. Места выпуска были локализованы в южной и юго-западной части Якутии: долины рек Токко, Олёкма, Пилька и Алдан.

Колхозы и зверохозяйства Якутии разводили в клетках американских норок с 1959 по 1966 г. Разведение норок в Якутии было прекращено из-за отсутствия соответствующей кормовой базы.

Интродуцированная американская норка во многих регионах России успешно натурализовалась, и вид заселил обширные пространства Евразии, продолжая активно расселяться [Хляп и др., 2011; Самые опасные...

2018]. В пределах Якутии этот факт также отмечается.

Некоторым аспектам экологии американской норки Якутии посвящены работы якутских биологов [Седалищев, Однокурцев, 2012; Мордосов и др., 2017; Аргунов, 2018; Шадрина, Вольперт, Охлопков, 2021].

Цель работы – изучение морфологии, освоения территории, современного ареала и численности американской норки в пределах Якутии.

Материал и методика

Для изучения морфологических признаков американской норки в течение трёх лет (2018–2020 гг.) собраны у охотников и обработаны 116 тушек (69 самцов и 47 самок), а также 85 черепов (54 самцов и 31 самок) взрослых норок. Образцы представлены из долины р. Алдан (правый приток р. Лена, 58–59° с. ш., 126–128° в. д.) и р. Амга (левый приток р. Алдан, 59–60° с. ш., 126–128° в. д.). Несколько образцов были отловлены в местах расширения ареала вида в Якутии: 3 образца в долине р. Ботуобуйа (правый приток р. Вилюй, 61–62° с. ш., 112–113° в. д.) и 2 образца в долине р. Колыма (66°19' с. ш.,

Таблица 1. Средние морфометрические параметры американской норки Якутии

№	Параметры	Данные 1980–1990-х гг. [Седалищев, Однокурцев, 2012] (р. Алдан)		Наши данные (2018–2020 гг., реки Алдан и Амга)	
		♂	♀	♂	♀
1	Длина тела (mm)	409 SE=3.0 Limit 392–434 n=18	348 SE=4.0 Limit 334–372 n=12	403.61 SD=16.36 SE=2.03 Limit 370–440 n=66	358.73 SD=39.14 SE=6.04 Limit 320–517 n=42
2	Длина хвоста (mm)	173 SE=3.1 Limit 153–197 n=18	149 SE=4.6 Limit 125–172 n=12	193.93 SD=16.6 SE=2.16 Limit 147–225 n=66	163.63 SD=14.75 SE=2.39 Limit 125–186 n=38
3	Длина стопы (mm)	57.3 SE=0.62 52.3–61.7 n=18	54.8 SE=0.73 49.1–58.2 n=12	61.54 SD=5.94 SE=0.75 Limit 50–84 n=62	53.58 SD=7.60 SE=1.19 Limit 40–78.2 n=41
4	Масса (g)	–	–	687.9 SD=166.1 SE=35.4 Limit 450–1100 n=22	404.52 SD=137.42 SE=38.11 Limit 140–620 n=13

151°61' в. д.). Промеры последних образцов не включены в обработку морфометрических и краниометрических промеров.

Для морфологических промеров норок отобраны 4 характеристики (табл. 1): длина тела, длина хвоста, длина стопы и масса. Самцов и самок рассматривали отдельно.

Для измерения черепов отбирали черепа норок только с закрытыми швами, поскольку это указывает на прекращение роста черепа [Wiig, 1986], без шероховатостей, с развитым сагиттальным гребнем [Саловаров и др., 1997]. При измерениях использовали электронный штангенциркуль с точностью до 0.01 мм. Каждый параметр измерялся три раза, и для последующего анализа использовали среднее значение. Для измерения черепов норок отобраны 15 параметров (рис. 1, табл. 2): 1 – кондиллобазальная длина черепа; 2 – скуловая ширина; 3 – наибольшая высота черепа в области барабанных камер; 4 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 5 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 6 – длина нижней челюсти (от переднего края

центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (proc. condiloides) и угловым (proc. angularis) отростками); 7 – ширина рострума над клыками; 8 – мастоидная ширина (расстояние между латеральными краями сосцевидных отростков); 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков; 11 – наибольшая высота венечного отростка; 12 – альвеолярная длина верхнего ряда зубов; 13 – альвеолярная длина нижнего ряда зубов; 14 – ширина верхнего клыка у основания; 15 – коронарная длина M1.

Среднее арифметическое значение, стандартное отклонение, стандартную ошибку вычисляли в программе Microsoft Excel.

Для определения расселения, численности и плотности населения американской норки использованы учётные данные, полученные в 2000–2018 гг. охотпользователями, госинспекторами и научными работниками попутно при проведении зимнего маршрутного учёта (далее – ЗМУ) охотничье-промысловых животных. Также в работе использованы статистические данные добычи норки в Якутии с 2003–2019 гг., предоставленные

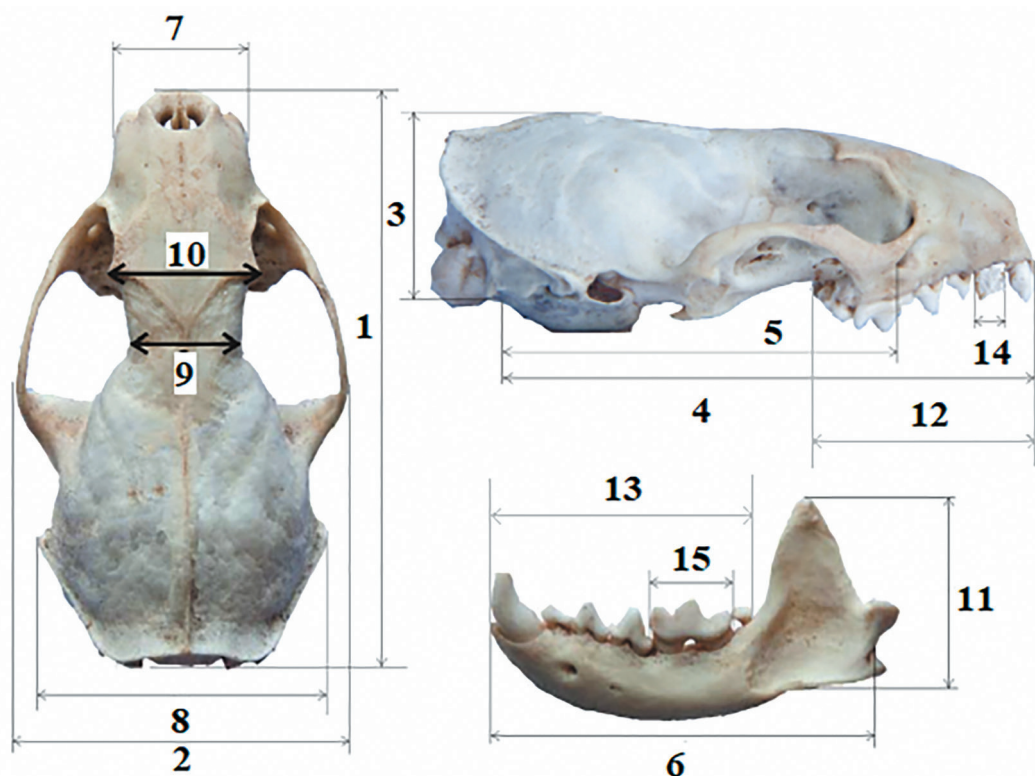


Рис. 1. Схема промеров черепа американской норки [по: Кораблёв и др., 2014 с дополнениями].

Таблица 2. Средние краниометрические показатели американской норки Якутии (mm)

Параметр и его №	Данные 1980-х гг. [Седалищев, Однокурцев, 2012] (р. Алдан)		Наши данные (2018–2020 гг., реки Алдан и Амга)	
	♂	♀	♂	♀
Кондилобазальная длина черепа, 1	65.8 SE=0.45 Limit 62.9–68.3 n=18	58.8 SE=0.48 Limit 56.3–61.8 n=12	67.12 SD=2.73 SE=0.39 Limit 61.2–73.3 n=48	59.74 SD=1.75 SE=0.32 Limit 56.2–63.9 n=29
Скуловая ширина, 2	38.9 SE=0.51 Limit 34.9–42.6 n=18	33.6 SE=0.59 Limit 30.6–36.8 n=12	38.64 SD=2.35 SE=0.34 Limit 32.3–44.9 n=47	33.27 SD=1.37 SE=0.25 Limit 31.2–36.0 n=29
Наибольшая высота в области барабанных камер, 3	23.7 SE=0.22 Limit 21.0–25.1 n=18	21.5 SE=0.32 Limit 19.6–22.8 n=12	23.58 SD=2.11 SE=0.30 Limit 12.4–29.2 n=48	21.26 SD=0.85 SE=0.16 Limit 19.2–22.9 n=29
Расстояние от заднего края барабанных ка- мер до переднего края резцовой кости, 4	–	–	61.02 SD=2.50 SE=0.36 Limit 55.5–66.9 n=49	54.12 SD=1.85 SE=0.34 Limit 50.6–58.3 n=29
То же, но до заднего края подглазничного отверстия, 5	–	–	45.45 SD=2.02 SE=0.28 Limit 41.4–51.8 n=50	40.33 SD=1.36 SE=0.25 Limit 37.7–43.6 n=29

Длина нижней челюсти, 6	–	–	38.35 SD=1.85 SE=0.26 Limit 34.8–44.7 n=52	32.96 SD=1.18 SE=0.21 Limit 30.8–35.7 n=30
Ширина роострума над клыками, 7	–	–	14.94 SD=1.37 SE=0.19 Limit 13.1–20.8 n=51	12.58 SD=0.96 SE=0.17 Limit 11.6–16.7 n=30
Мастоидная ширина, 8	–	–	34.09 SD=1.95 SE=0.28 Limit 31.0–39.5 47	29.03 SD=1.05 SE=0.19 Limit 26.7–31.3 n=29
Ширина заглазничного сужения, 9	–	–	12.55 SD=1.22 SE=0.18 Limit 10–18.7 n=48	11.81 SD=0.81 SE=0.15 Limit 9.4–13 n=29
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков, 10	–	–	16.62 SD=1.63 SE=0.23 Limit 12.1–19.5 n=48	15.05 SD=0.79 SE=0.15 Limit 13.5–17.9 n=29
Наибольшая высота венечного отростка, 11	–	–	18.70 SD=1.03 SE=0.14 Limit 16.4–20.8 n=51	15.64 SD=1.09 SE=0.20 Limit 11.1–17.4 n=30
Альвеолярная длина верхнего ряда зубов, 12	–	–	23.61 SD=0.92 SE=0.13 Limit 21.7–25.4 n=51	21.20 SD=0.76 SE=0.14 Limit 19.5–22.7 n=29
Альвеолярная длина нижнего ряда зубов, 13	–	–	25.03 SD=0.93 SE=0.13 Limit 23.1–27.1 n=51	22.04 SD=0.89 SE=0.16 Limit 20.3–23.9 n=30
Ширина верхнего клыка у основания, 14	–	–	3.62 SD=0.27 SE=0.04 Limit 3.2–4.3 n=51	2.89 SD=0.17 SE=0.03 Limit 2.6–3.4 n=30
Коронарная длина М1, 15	–	–	7.55 SD=0.40 SE=0.06 Limit 6.8–8.7 n=51	6.84 SD=0.23 SE=0.04 Limit 6.5–7.5 n=30

Департаментом охотничьего хозяйства и особо охраняемых природных территорий (далее – ДОХиООПТ) Министерства экологии, при-

родопользования и лесного хозяйства Республики Саха (Якутия) (далее – МЭПиЛХ РС (Я)).

Результаты и обсуждение

Морфология. Морфологические особенности американской норки, населяющей Якутию, были описаны в статье Седалищева В.Т. и Однокурцева В.А. [2012], в которой приведены промеры американских норок, добытых в конце 1980-х – начале 1990-х гг. в Южной Якутии (долина р. Алдан). Измерения якутских норок тех лет не сходятся с нашими промерами. Сравнительно со старыми данными в настоящее время (табл. 1 и 2):

– у самцов меньше длина тела на 1.3%, скуловая ширина на 0.7%, высота черепа на 0.5% и больше длина хвоста на 10.8%, длина стопы на 7%, кондилобазальная длина черепа на 2%;

– у самок меньше длина стопы на 1%, скуловая ширина на 2.2%, высота черепа на 1.6%, и больше длина тела на 3%, длина хвоста на 9%, кондилобазальная длина черепа на 1.1%.

Таким образом, череп американской норки, обитающей в Южной Якутии, относительно сорокалетней давности сузился и удлинился, а хвост стал намного длиннее.

Морфологические изменения интродуцированных видов могут происходить в течение продолжительного времени. Также к этому следует добавить климатические изменения, произошедшие в течение существования американской норки в России, и последствия этих изменений. По мнению Корытина Н.С. [2018], увеличение размеров черепа тесно связано с увеличением среднегодовой температуры, то есть с глобальным потеплением. В Южной Якутии за последние полвека фиксируется повышение среднегодовой температуры от 1.5 до 1.9 °С, а в Центральной Якутии, куда американская норка постепенно расселяется естественным путём, она повысилась на 3.3 °С [Скачков, 2016]. Основной вклад в это повышение вносит зимний сезон [Скачков, 2012]. Гипотетически можно предположить, что потепление климата привело к улучшению условий продуцентов, что по пищевой цепочке улучшило кормовую базу американской норки и создало условия для укрупнения размеров тела этого вида. За период натурализации американской норки в

новых условиях обитания произошли внутривидовые морфологические изменения, приведшие к изменению интерьерных и экстерьерных параметров американской норки. Современные результаты изучения американской норки в западной и восточной Европе обнаруживают тенденцию снижения размеров тела у животных во временном аспекте [Melero et al., 2012; Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. В случаях неконтролируемой интродукции инвазионных видов, по аналогии с ондатрой, следует ожидать возникновения быстрых адаптивных перестроек морфогенеза в исторических масштабах времени [Васильев и др., 2016].

Распространение и численность. В период искусственного расселения интродуцентов в начале 1960-х гг. численность американской норки в Якутии составляла 686 особей. Места выпусков американской норки охватывали на западе север Патомского нагорья (Ленский район) – долину р. Пилка (правый приток р. Лена), Олёкмо-Чарское нагорье (Олёкминский район) – среднее течение р. Токко (в устье р. Торго), верхнее течение р. Токко (в устье р. Чаруоды), устье р. Олдонгсо (левый приток р. Олёкма), устье р. Тунгурча (правый приток р. Олёкма), на юге Алданское нагорье (Алданский район) – верховья р. Амга в устье ключа Онхой, верхнее и среднее течения р. Алдан (реки Гыным, Сумнагин, Чомполо, Якокут, Унгра, Тимптон, Джанда) (рис. 2).

При проведении учётных работ через три года после интродукции в 1964 г. плотность населения вида по р. Токко (правый приток р. Чара, юго-западная Якутия, Олёкминский район) была ещё низкой – 0.4 особи на 1 км реки. Новые места естественного расселения американской норки были зарегистрированы с конца 1960-х гг. Вид начал расселяться. По р. Олёкма пребывание норок было обнаружено в 100 км севернее пункта выпуска – в среднем течении р. Олёкма по рекам Тас-Миеля и Тас-Хайко [Млекопитающие Якутии, 1971].

Следующий учёт численности норок в бассейне р. Токко проводился в 1975 г. Ревиным Ю.В. По результатам учётных работ, для большей части территории долины р. Токко был характерен показатель 0.7–0.8 особи на 1

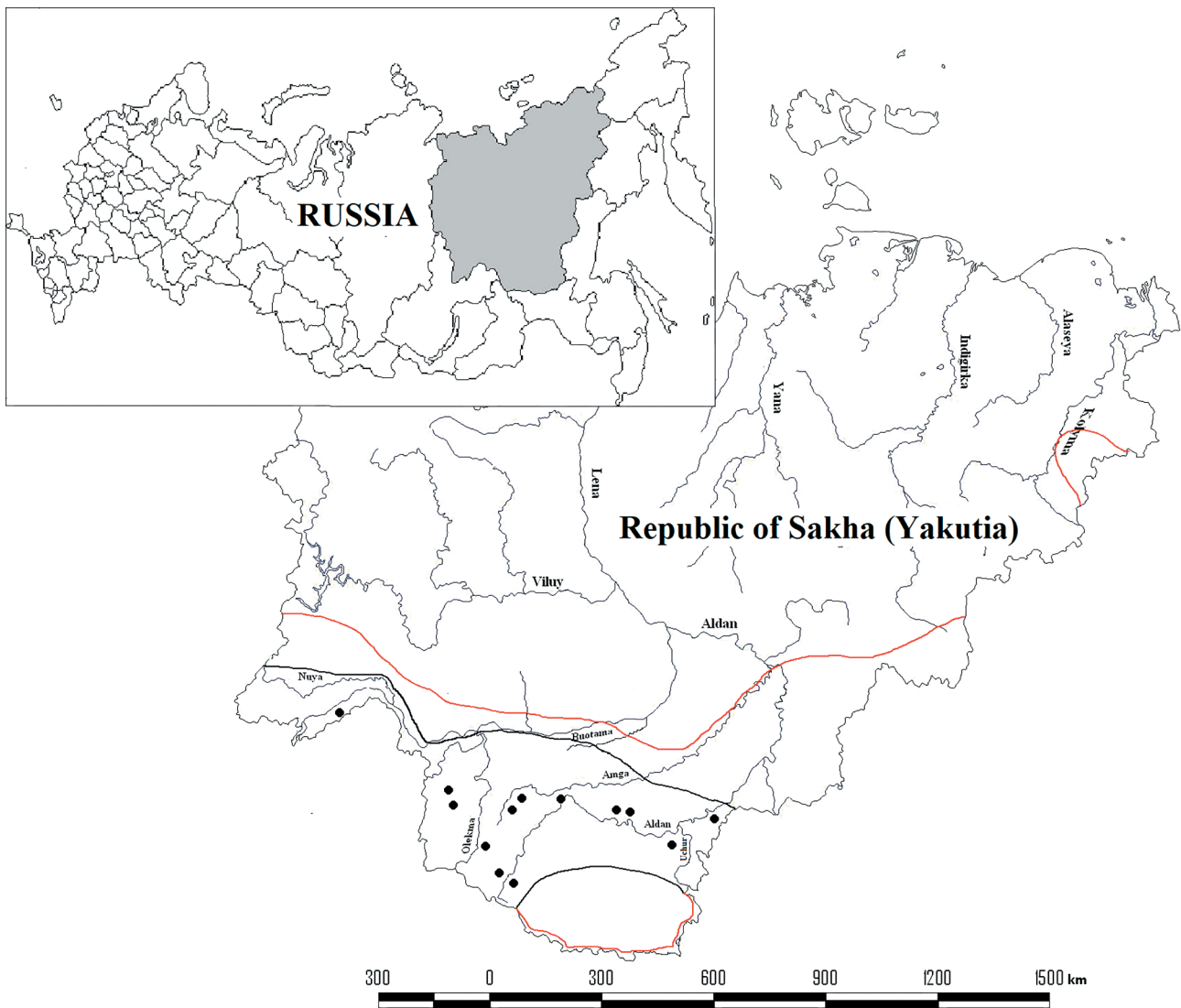


Рис. 2. Границы распространения американской норки в Якутии: ● – места выпусков, — — граница 1980–1990-х гг., — — современная граница.

км берега, или 1.0–1.5 особи на 1 км поймы. По расчётам, численность норки в данной части ареала составляла около 700–900 особей [Ревин, 1975].

В бассейне р. Чара (левый приток р. Олёкма, юго-западная Якутия, Олёкминский район) одиночные животные появились в конце 1960-х гг. [Ревин, 1989]. Появление норки в бассейне этой реки связано с расширением Токкинского очага. В верховьях рек Амга и Туолба в начале 1980-х гг. было зарегистрировано 0.4–0.6 особи на 1 км русла реки [Александров, 1986].

В долине р. Унгра (правый приток р. Алдан, Алданский район) в середине 1970-х гг. плотность населения норки составляла не более 1 особи на 1 км русла [Ревин, 1989].

На основании опросных и учётных материалов, общая численность норки в Якутии в эти годы была оценена в 1000 голов, и было предложено начать регламентированный отлов 200–250 особей [Ревин, Багаев, 1978].

Третий учёт численности американской норки проводился охотоведом совхоза «Токкинский» Афанасьевым О.С. в 1987 г. в поймах рек Токко, Чара и Олёкма (Олёкминский район). Из отчёта известно, что плотность населения вида в различных участках ареала была не одинаковой и варьировала от 0.13 до 1.8 особи на 1 км береговой линии. Наибольшая плотность населения зверька (1.8 особи на 1 км береговой линии) наблюдалась в верхнем течении р. Токко, по долинам её притоков Чоруода, Чоруодакан, Торго, Алакит, Усу.

Наименьшая плотность населения вида (0.13 особи на 1 км береговой линии) зарегистрирована в нижнем течении рек Чара и Олёкма. В средних течениях рек Токко, Чара и Олёкма показатель средний – 0.23–0.63 особи на 1 км береговой линии. Усреднённый показатель плотности населения норки на тот период времени составил 0.7 особи на 1 км берега. Численность вида в пределах данного участка в то время составила около 2500 особей.

Из сказанного видно, что за 20 лет американская норка прижилась в новых условиях обитания, и шло увеличение численности вида. Особенно в южной части района интродукции – в верховьях р. Токко, натурализация американской норки прошла успешно, чему благоприятствовали подходящие для жизнедеятельности зверька гидрорежим рек и богатая кормовая база. Большая часть ресурсов была сконцентрирована в этом участке ареала. В северной периферии ареала – в нижнем течении рек Чара и Олёкма, куда расселилась норка в то время, плотность населения вида оставалась низкой [Афанасьев, 1987].

В настоящее время, по данным научного отдела заповедника «Олёкминский», плотность населения норки по р. Олёкма варьирует в интервале от 0.20 до 0.29 особи на 1 км поймы [Олёкминский заповедник..., 2023].

В 1980–1990-х гг. норка широко расселилась в долине верхнего течения р. Алдан и многих его притоков: реки Чомполо, Амедици, Якокут, Сеймджэ и др. (Алданский район). Зверьки были также обнаружены в верховьях р. Амга и в низовьях р. Учур [Седалищев, Однокурцев, 2012].

На левобережье р. Лена американские норки расселились и прижились в бассейнах рек Пилька, Хамра и в верхнем течении р. Пеледуй (левые притоки р. Лена, Ленский район) [Шадрина, Величенко, Данилов, 2006]. В марте 2006 г., по данным охотоведа Г.С. Федотова, плотность населения вида на водоёмах Ленского района не превышала 0.11 особи на 1 км береговой линии [Седалищев, Однокурцев, 2012].

В Центральной Якутии следы норки также зарегистрированы на левобережье р. Лена в низовьях р. Синяя в марте 2018 г. (Хангаласский район) [Аргунов, 2018].

В 1986–1990 гг. расчёт численности американской норки проводился Госохотучётом, и по республике численность вида была оценена в 3–5 тыс. особей. В 1996–2000 гг., по данным ВНИИОЗ, численность зверька в Якутии оценивалась в 2.8–8.5 тыс. особей. По их же сведениям, в 2001–2005 гг. численность составляла 2.8–4.0 тыс. особей [Учёты и ресурсы..., 2007].

В настоящее время, по результатам зимнего маршрутного учёта, следы норки встречались в 11 административных районах: Алданском, Нерюнгринском, Усть-Майском, Олёкминском, Ленском, Амгинском, Таттинском, Томпонском, Чурапчинском, Хангаласском и Верхнеколымском. Площадь первых пяти районов составляет основной очаг обитания вида. В последних шести районах зарегистрированы мелкие разрозненные очаги обитания и единичные случаи встреч следов пребывания норки.

Специальный учёт численности вида по береговой линии не проводился, а результаты были получены попутно во время проведения зимнего маршрутного учёта охотничье-промысловых животных по следам на снегу, поэтому ниже даны показатели встреченных следов норки на 10 км учётного маршрута в 2018 г. (рис. 3).

Западная Якутия. На левобережье р. Лена в Ленском районе (долина рек Нюя, Пеледуй) встречаемость американской норки не высокая – 0.16 следа на 10 км. Из этих мест зверёк заходит по р. Нюя (левый приток р. Лена) в бассейн р. Виллой в Мирнинский район. В 2012 г. американская норка впервые была добыта в Мирнинском районе в окрестностях посёлка Тас-Урях. В наших образцах присутствуют три черепа норки из Мирнинского района. Самые северные единичные заходы наблюдались здесь в бассейне р. Улахан-Ботуобуя (приток р. Виллой) [Шадрина, Вольперт, Охлопков, 2021].

Южная Якутия. По результатам учётов, наибольшее количество следов норки (0.3 следа на 10 км) зафиксировано в районе выпусков американских норок в Олёкминском районе (Олёкмо-Чарское нагорье).

В Алданском районе, расположенном на севере Алданского нагорья, показатель учё-



Рис. 3. Плотность населения американской норки по районам Республики Саха (Якутия), номер района/количество следов на 10 км маршрута (0 – означает единичные заходы). Зелёным цветом окрашены густонаселенные человеком районы.

Районы: Западная Якутия: 1 – Мирнинский, 2 – Ленский; Южная Якутия: 3 – Олёкминский, 4 – Алданский, 5 – Нерюнгринский; Центральная Якутия: 6 – Хангаласский, 7 – Амгинский, 8 – Чурапчинский, 9 – Таттинский; Восточная Якутия: 10 – Усть-Майский, 11 – Томпонский, 12 – Оймяконский, 13 – Верхнеколымский, 14 – Среднеколымский.

та составил 0.15 следа на 10 км. По данным опроса охотников, в Алданском районе американская норка встречалась по р. Алдан и её притокам Сибиктэ, Суннагин, Чюльбю, Чуга, Юряхте, Лаппа, Сям, Белькачи, Улахан Дюнекли, Оччугуй Силигли, Улахан Силигли. Всего в пределах бассейнов названных рек насчитывается около 150 норок. Если считать по квадратным площадям, плотность населения норки составит в среднем 0.13 особи на 10 км². Если по береговой линии, то на 1 км поймы встречается по 0.02–0.07 особи.

По данным добычи, половое соотношение равно 1.5:1 (59.5% – самцы, 40.5% – самки). По опросным данным, на р. Суннагин была встречена норка с тремя детёнышами.

В Нерюнгринском районе (юг Алданского нагорья и север Станового хребта) зарегистрированных следов зверька относительно меньше – 0.2 следа на 10 км.

Центральная Якутия. В местах естественного расселения американской норки в Центральную Якутию встречаемость её следов относительно выше в Амгинском районе

(0.05 следа на 10 км), куда она расселилась с Алданского нагорья по р. Амга (левый приток р. Алдан). Скорее всего, территория Амгинского района в настоящее время является постоянным местом обитания американской норки, о чём свидетельствует частая встречаемость её следов в последние годы после резкого увеличения численности вида по всему ареалу в Якутии в 2005–2006 гг., и эта территория может быть отнесена к основному ареалу норки в Якутии. Большая часть зверьков в нашей выборке добыты с притоков р. Амга – Кырбакан, Нергючей, Налбагар. Сылгылыыр, Куруннаах, Хатыстыыр. С Амгинского района по р. Амга в 2007 г. норки заходили дальше в Чурапчинский и Таттинский районы.

В Хангаласский район расселение вида идёт с Олёмко-Чарского нагорья по долине р. Буотама (правый приток р. Лена). По данным местных родовых общин, в верхнем течении р. Буотама норка встречалась уже в 1980-х гг.

Восточная Якутия. В Усть-Майский район (среднее течение р. Алдан) расселение норки шло с Алданского нагорья по р. Алдан, а также с граничащего с востока Хабаровского края. В настоящее время здесь отмечено 0.2 следа на 10 км. Ареал вида сконцентрирован между р. Алдан и границей с Хабаровским краем по мелким хребтам Улахан-Бом, Кыллахский, Челат, Дыгды-Сисэ. В данном районе, по материалам обработки собранных у охотников анкетных данных, на 10 км² охотничьего участка обитает 0.52 особи, а на 1 км поймы встречается 0.01–0.03 особи. Здесь американская норка встречается по рекам Алдан, Мая (по всем её притокам), Бериги, Хонгну, Аллах-Юнь, Хамна. Примерно насчитано около 60 особей. Отсюда норка заходит в Томпонский район (нижнее течение р. Алдан). Здесь её впервые наблюдали в 2003 г.

На северо-востоке Якутии заходы американской норки впервые установлены в 2006–2008 гг. в долине р. Индигирка в Оймьяконском районе [Аргунов, 2018] и в среднем течении р. Колыма, куда она расселилась с мест её интродукции в верховьях р. Колыма в Магаданской обл. В наших образцах присутствуют два экземпляра, добытые в долине р. Колымы. По опросным сведениям, по

р. Колыма вид встречается в 60 км ниже от п. Зырянка [Аргунов, 2018]. По сведениям местного населения, численность вида в пределах Верхнеколымского и Среднеколымского районов продолжает увеличиваться. Этому расселению способствовало снижение уровня воды рек Якутии после ледостава, что объясняется основным питанием речных систем Якутии атмосферными осадками. При снижении уровня воды установившийся ледяной покров провисает, и образуются пустоты, которые обеспечивают доступ норки к воде, то есть к основным кормовым объектам [Мордосов и др., 2017].

Следует отметить, что встречаемость следов американской норки в новых местах расселения наблюдается на фоне сокращения встречаемости её следов в зоне основного ареала. Например, в 2003 г. заходы норки зарегистрированы в Томпонском районе, а в соседствующем с юга Усть-Майском районе, где вид обитает постоянно, встречаемость снизилась с 0.25 до 0.04 следа на 10 км маршрута; в 2007 г. норка отмечена в Амгинском и Таттинском районах (по р. Амга), а в Алданском районе, откуда произошло расселение, было зарегистрировано снижение встречаемости следов с 0.32 до 0.16 следа на 10 км. В 2009 и 2012 гг. снизилась встречаемость следов норки в Олёмкинском районе, а заходы в эти годы стали наблюдаться в соседствующем с северо-востока Хангаласском районе. Возможно, в годы неурожая кормовых объектов, зверькам приходится искать наиболее кормные участки, что приводит к их миграциям.

После интродукции американской норки в Якутии последующие 35 лет шло постепенное увеличение численности. В середине 1970-х гг. насчитывалось примерно 900 особей. Через 10 лет в середине 1980-х гг. численность увеличилась в 2.8 раза и насчитывала около 2500 особей. Ещё через 10 лет в 1990-е гг. ресурсы норки увеличились до 4000 особей. К 2000 г. численность достигла около 5600 особей. Далее численность вида стабилизировалась и держится на этом уровне с некоторыми колебаниями по годам, исключая 2005 и 2018 гг., когда наблюдалось резкое увеличение количества встреченных следов норки в два раза (рис. 4). Это не мо-

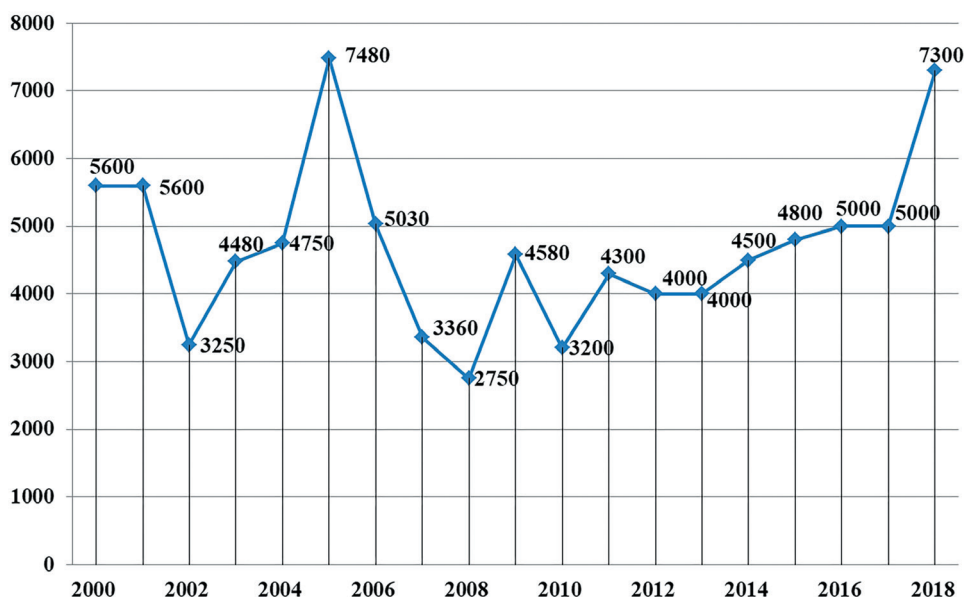


Рис. 4. Динамика численности американской норки в Якутии (особей), по экспертным данным и учётным данным, полученным охотпользователями и госинспекторами попутно при проведении ЗМУ.

жет быть погрешностью учётных работ, так как увеличение количества учтённых следов зверька в эти годы было зарегистрировано во всех районах, где он обитает.

Резкое увеличение численности американской норки, как это произошло у интродуцированной ондатры, не наблюдалось. Главными лимитирующими факторами для увеличения численности этого хищника являются: 1. недостаточное количество благоприятных мест для зимовки; 2. широкое развитие наледей; 3. высокие летние паводки в период рождения детёнышей и лактации.

Промысел. Промысел на американскую норку в Якутии не развит из-за её малой чис-

ленности в регионе. В 1970-х гг. при условии нормального воспроизводства норки рекомендовали промысловое изъятие 200–250 зверьков ежегодно. На чёрный рынок в те годы ежегодно уходило примерно 10–15 особей [Ревин, 1975]. По материалам ВНИИОЗ, в 1970–1980 гг. было сдано всего 5 штук норок [Чашухин, 2009].

В 1987 г. Республиканское охотуправление разрешило пробный отлов норок в количестве 100 особей. Всего было добыто и сдано 45 особей. Это объяснялось неопытностью охотников при добыче данного вида.

В настоящее время промысел американской норки также низкий, о чём свидетель-

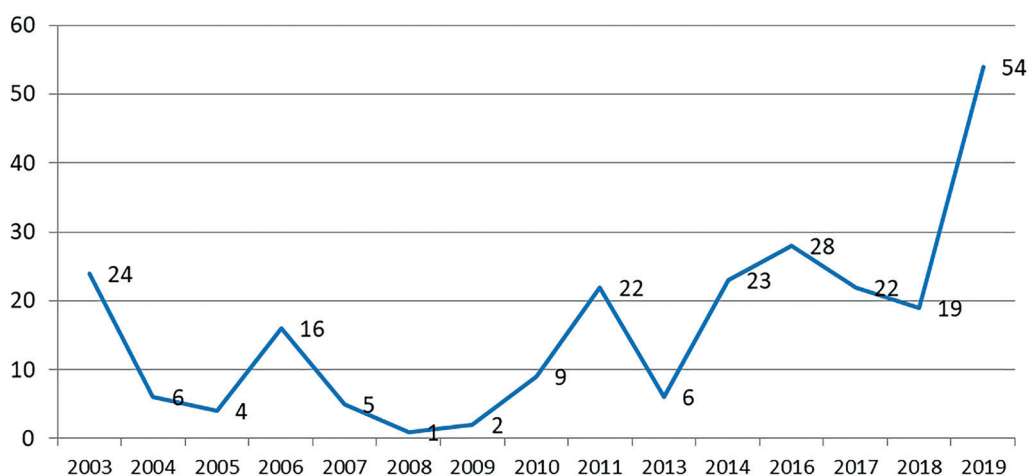


Рис. 5. Объём добычи американской норки по годам (штук), по данным ДОХиООПТ МЭПиЛХ РС (Я).

ствуется рис. 4. Большинство добытых зверьков оседает у населения. В данный период времени средняя закупочная цена шкурки норки около 300 рублей, тогда как на рынке можно сбывать за 1000–2000 рублей. В 2005 г. встречаемость следов норки увеличилась (рис. 4), и была увеличена средняя закупочная цена за сданную шкурку. В результате добыча вида в следующем году повысилась (рис. 5).

В настоящее время целенаправленного учёта и добычи норки не производится из-за трудоёмкости охоты и невысокой закупочной цены на мех дикой норки. Сейчас рынок пушнины насыщен мехом клеточных зверьков, который более качественный и ценный, чем мех диких. Исходя из этого, промысел данного вида не рентабелен и не окупит расходов, связанных с добычей. Случайная добыча норки возможна попутно при ловле соболя или ондатры.

Выводы

1. По мере адаптации американской норки, обитающей в Южной Якутии, к меняющимся условиям среды обитания её череп сузился и удлинился, хвост стал намного длиннее;

2. Ареал американской норки в Якутии в течение полувека расширился в северо-восточном направлении примерно на 150 000 км².

3. С 1964 г. последующие 35 лет шло постепенное увеличение численности до 4–5 тыс. особей. Далее численность вида стабилизировалась на 4500 особей и держится на этом уровне с некоторыми колебаниями по годам.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Александров А.С. Охотничье-промысловые звери Олёкминского заповедника // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 81–89.
- Аргунов А.В. Чужеродные виды териофауны Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 20–38.
- Афанасьев О.С. Учёт численности американской норки на территории совхоза «Токкинский» Олёкминского района ЯАССР. Якутск, 1987. 19 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 30–54.
- Корытин Н.С. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX века на северо-востоке Европы // Экология. 2018. № 1. С. 60–65. DOI: 10.7868/S0367059718010079
- Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Мордосов И.И., Мордосова Н.И., Мордосова О.И. Акклиматизация животных в Якутии // Вестник СВФУ. 2017. № 3 (59). С. 25–38.
- Олёкминский заповедник. (Электронный ресурс) // (<https://floranimal.ru/parks/rossiya/olekminskiy-zapovednik/>). Проверено 07.04.2023.
- Ревин Ю.В. Результат учёта численности американской норки в Олёкминском районе ЯАССР в октябре – декабре 1975 г. Якутск, 1975. 21 с.
- Ревин Ю.В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука, 1989. 321 с.
- Ревин Ю.В., Багаев В.Г. Распространение и численность американской норки в бассейне Олёкмы // Исследования биологических ресурсов в Якутии. Якутск, 1978. С. 126–128.
- Саловаров В.О., Ивонин Ю.В., Водопьянов Б.Г., Кузнецова Д.В. К методике определения возраста американской норки по развитию костей черепа // Вестник ИРГСХА. № 4. 1997. С. 17–19.
- 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.

- Седалищев В.Т. Однокурцев В.А. К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 302–310.
- Скачков Ю.В. Динамика изменения среднегодовой температуры воздуха в Республике Саха (Якутия) за последние 50 лет // Тр. девятого междунар. симпозиума «Баланс углерода, воды, энергии и климат бореальных и арктических регионов с особым акцентом на Восточную Евразию». Якутск, Россия; Нагоя, Япония: Изд-во Университета Нагоя, 2016. С. 208–211.
- Скачков Ю.В. Тенденции изменения экстремальных значений температуры воздуха в г. Якутске // Наука и образование. 2012. № 2. С. 39–41.
- Учёты и ресурсы охотничьих животных России. 2-е изд., доп. / Ред. В.И. Мишкин. Киров, 2007. 302 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Шадрин Е.Г., Величенко В.В., Данилов В.А. Промысловые млекопитающие юго-западной Якутии // Почвы, растительный и животный мир Юго-Западной Якутии: Сб. науч. тр. Новосибирск: Наука, 2006. С. 188–201.
- Шадрин 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. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-134-156
- Melero Y., Santulli G., Gomez A., Gosalbez J., Rodrigues-Refojos C., Palazon S. Morphological variation of introduced species: The case of American mink (*Neovison vison*) in Spain // Mammalian Biology. 2012. Vol. 77. P. 345–350. DOI: 10.1016/j.mambio.2012.02.001
- Wiig Ø. Sexual dimorphism in the skull of minks *Mustela vison*, badgers *Meles meles* and otters *Lutra lutra* // Biological Journal of Linnean Society. 1986. Vol. 87. No. 2. P. 163–179. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1986.tb01335.x>
- Zalewski A., Bartoszewicz M. Phenotypic variation of an alien species in a new environment: the body size and diet of American mink over the time and at local and continental scales // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. Vol. 105. P. 681–693. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2011.01811.x

AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*) IN YAKUTIA: MORPHOLOGY, DISTRIBUTION, ABUNDANCE

© 2023 Stepanova V.V.*, Mamaev N.V.***, Sidorov M.M.***, Okhlopkov I.M.****

Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Federal Research Center, Yakutsk Science Center, SB RAS, Yakutsk, 677980, Russia

e-mail: *valstep@yandex.ru, **mamaev_88@bk.ru, ***sidorov_michail86@mail.ru, **** imokhlopkov@yandex.ru

The article presents data on the morphology, range and number of the American mink in Yakutia, gives materials on its morpho- and craniometry. Data on the dynamics of the range and number of the American mink in Yakutia from the moment of its introduction in the early 1960s to the present time are shown. The range of the mink has expanded in the north-east direction from Southern Yakutia to Central Yakutia for half a century, and new mink settlement sites from the eastern side of the Magadan region have been noted. After naturalization of the American mink during 25 years, there was a gradual increase in its number from 686 individuals to 4–5 thousand individuals. Over the next 35 years, the number of the species has stabilized and remains at this level with some fluctuations over the years, excluding 2005–2006, when there was a sharp increase in the number of mink.

Keywords: American mink, morphology, craniometry, introduction, range, number, hunting.

TWO LIFE STRATEGIES IN COPEPOD CRYPTIC SPECIES: COEXISTENCE AND DISPLACEMENT

Sukhikh N., Alekseev V.*

Zoological Institute of the RAS, 1 Universitetskaya Embankment, Saint-Petersburg, 199034, Russia
e-mail: *valekseev2@yahoo.com

Received 30 June 2022; revised June 17, 2023; accepted 31 August, 2023

Among invasive species there is a special group so named cryptic species for which morphological identification is very difficult. This review is devoted to analysis of the dispersal routes of two copepod cryptic species complexes into aquatic ecosystems. *Eurytemora carolleeae* introduction was revealed in 2007 with bar-code. The species was described as a new taxon; its distribution was also studied using morphology. Biological invasions of two other Copepod species *Acanthocyclops americanus* and *Eurytemora caspica* were mainly studied using morphological methods since the species have already been described. At the same time, to confirm their distinctions from local forms, molecular genetic tools were also used. Two scenarios resulting from cryptic species' invasions and their competitions with native species were the partly (*E. carolleeae*) or full displacement (*A. americanus*). Example: the invasion of *Eurytemora carolleeae* into the Baltic Sea and the Atlantic coast of Europe. When assessing the possible negative impact of invasive species on competitors, the most attention should be paid to predator species. Identification of cryptic species significantly complicates the situation with the assessment of bioinvasion and needs the use of molecular methods.

Key words: aquatic, invasion, biotic interaction, life cycle, ship transportation, aquatic birds dispersal, Copepoda, *Acanthocyclops*, *Eurytemora*
DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-196-199

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

References

- Abramova, E., Vishnyakova, I., Boike, J., Abramova, A., Solovyev, G., and Martynov, F., Structure of freshwater zooplankton communities from tundra waterbodies in the Lena River Delta, Russian Arctic, with a discussion on new records of glacial relict copepods, *Polar Biol.*, 2017, vol. 40, no.8, pp. 1629–1643. DOI: 10.1007/s00300-017-2087-2
- Ackerman, J.D., Sim, B., Nichols, S.J., and Claudi, R.M., A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves *Can. J. Zool.*, 1994, vol. 72, pp. 1169–1179
- Alekseev, V.R., Growth, development and production of mass species of cyclops in the hollow system of the Volga delta: dissertation, *Cand. Sci. Biol.*, Leningrad, 1981, 245 p.
- Alekseev, V.R., Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. Vol. 2: Crustacea, Suborder Cyclopoida; Suborder Harpacticoida., St. Petersburg: Zoologicheskii Institut, Rossiiskoi Akademii Nauk, 1995, pp. 75-128. (in Russian.)
- Alekseev, V.R., Key to freshwater Cyclopidae of Russia and adjacent lands (Crustacea), *Zoosyst. Ross.*, 1998, vol. 7, pp. 25–43.
- Alekseev, V. R., Confusing Invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) and Its Biological, Anthropogenic and Climate-Dependent Mechanisms of Rapid Distribution in Eurasia, *Water*, 2021, vol. 13, no.10, pp. 1423. DOI: 10.3390/w13101423
- Alekseev, V.R., Abramson, N.I. and Sukhikh, N.M., Introduction of sibling species to the ecosystem of the Baltic Sea. *Dokl. Biol. Sci.* 2009, vol. 429, no. 5, pp. 694–697.
- Alekseev, V. R., and Kossova, A. A., Finding of *Acanthocyclops americanus* (Copepoda) in the delta of the Volga River, *J. Zool.*, 1976, vol. 5511, pp. 1726–1728.
- Alekseev, V., and Souissi, A., A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the Atlantic Coast of USA, with observations on eight morphologically different European populations, *Zootaxa*, 2011, vol. 2767, pp. 41–56.
- Alekseev, V., Makrushin, A., and Jiang-Shiou, H., Survivorship of activated resting stages in toxic environments: provide treatment cues for ballast water, *Mar. Pol. Bul.*, 2010, vol.61, pp.254–258.
- Alekseev, V.R., Miracle, M.R., Sahuquillo, M., and Vicente, E., Redescription of *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) and *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) from neotypes, with special reference to their distinction from *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) and its invasion of Eurasia, *Limnetica*, 2020, vol. 40, pp. 57–78.
- Alekseev, V.R., Fefilova, and E., Dumont, H.J., Some noteworthy free-living copepods from surface freshwater in Belgium. *Belg. J. Zool.* 2002, vol. 132, pp. 133–139.
- Alekseev V.R., and Pugachev V.A. 1978. Some peculiarities of food relationships between *Acanthocyclops americanus* (March.) and phyllopod nauplii, in: Study of aquatic invertebrates' behaviour in natural condi-

- tions, Abstracts of the III All-Union Symposium on the behaviour of aquatic invertebrates. Borok, pp. 3–4. (In Russian)
- Alekseev, V.R., and Sukhikh, N.M., Ust-Luga Seaport of Russia: Biological Invasions and Resting Stages Accumulation, *Life*, 2023, vol. 13, no.1, pp. 117. <https://doi.org/10.3390/life13010117>
- Anufriieva E., Hołyńska M., and Shadrin N., Current invasions of Asian Cyclopoid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna, *An.Zool.*, 2014, vol. 64, no.1, pp. 109-130. DOI: 10.3161/000345414X680636
- Arnold, J.D., and Yue, H.S., Prevalence, relative abundance, and mean intensity of plerocercoids of *Proteocephalus* sp. in young striped bass in the Sacramento-San Joaquin estuary, *California Fish Game*, 1997, vol. 83, no.3, pp. 105–117.
- Beasley, D. E., Bonisoli-Alquati A., and Mousseau T. A., The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: a meta-analysis, *Ecol. Ind.*, 2013, vol. 30, pp. 218–226. DOI: 10.1016/j.ecolind.2013.02.024
- Beyrend-Dur, D., Souissi, S., Devreker, D., Winkler, G., and Hwang, J.S. Life cycle traits of two transatlantic populations of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida): salinity effects, *J. Plankton Res.*, 2009, vol. 31, no. 7, pp. 713–728. DOI: 10.1093/plankt/fbp020
- Carlton, J.T., Biological invasions and cryptogenic species, *Ecology*, 1996, vol. 77, pp. 1653–1655. DOI: 10.2307/2265767
- Chuykov, Y.S., Fauna Planktonnykh Bespozvonochnykh Vodoyemov Severnogo Prikaspiya i Kaspiya, in *Gidrobiologicheskkiye Issledovaniya Estuariyev*, St. Petersburg: Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 1986, pp. 58–74. (In Russian)
- Colwell, R.R., Infectious disease and environment: cholera as a paradigm for waterborne disease, *Int. Microbiol.*, 2004, vol. 7, pp. 285–289.
- Declerck, S.A., Malo, A.R., Diehl, S. et al. Rapid adaptation of herbivore consumers to nutrient limitation: eco-evolutionary feedbacks to population demography and resource control. *Ecology Letters*, 2015, vol. 18, pp. 553-562 DOI: 10.1111/ele.12436
- Devreker, D., Pierson, J., Souissi, S., Kimmel, D., and Roman, M., An experimental approach to estimate egg production and development rate of the Calanoid copepod *Eurytemora affinis* in Chesapeake Bay, USA, *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, 2012, vol. 416–417, pp. 72–83. DOI: 10.1016/j.jembe.2012.02.010
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C., Beyrend-Dur, D., Gomez, F., and Forget-Leray, J., Tidal and annual variability of the population structure of *Eurytemora affinis* in the middle part of the Seine estuary during 2005, *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 2010, vol. 89, no.4, pp. 245–255. DOI: 10.1016/j.ecss.2010.07.010
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C., and Nkubito, F., Trade-offs of the copepod *Eurytemora affinis* in mega-tidal estuaries. Insights of high frequency sampling in the Seine estuary, *J. Plankton Res.*, 2008, 30, pp. 1329–1342. DOI: 10.1093/plankt/fbn086
- Dodson S.I., Skelly D.A., and Lee C.E., Out of Alaska: Morphological evolution and diversity within the genus *Eurytemora* from its ancestral range (Crustacea, Copepoda), *Hydrobiologia*, 2010, vol. 653, pp. 131–148.
- Dur, G., Souissi, S., Devreker, D., Ginot, V., Schmitt, F.G., and Hwang, J.S., An individual based model to study the reproduction of egg bearing copepods: application to *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary, *Ecol. Model.*, 2009, vol. 8, pp. 1073–1089. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2008.12.013
- Dussart, B.H., Contribution à l'étude des Copépodes d'Espagne. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, Barcelona, 1967, vol. 42, pp. 87-105. (in French)
- Dussart, B.H. *Acanthocyclops americanus* en France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 1971, vol. 42, pp. 725–729.
- Gelembiuk, G.W., May, G.E., and Lee, C.E., Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species, *Mol. Ecol.*, 2006, vol. 15, pp. 1033–1050. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02816.x
- Geller, J.B., Darling, J.A., and Carlton, J.T., Genetic perspectives on marine biological invasions, *An. R. Mar. Sci.*, 2010, vol. 2, pp. 401–427. DOI: 10.1146/annurev.marine.010908.163745
- Goedknegt, M.A., Thieltges, D.W., van der Meer, J., Wegner, K.M., and Luttikhuisen, P.C., Cryptic invasion of a parasitic copepod: Compromised identification when morphologically similar invaders co-occur in invaded ecosystems, *PLoS ONE*, 2018, vol. 13, no.3, e0193354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193354>
- Gollasch, S., MacDonald, E., Belson, S., Botnen, H., Christensen, J.T., Hamer, J.P., Houvenaghel, G., Jermert, A., Lucas, I., Masson, D., et al., Distribution, impacts and management. Life in ballast tanks, in *Invasive aquatic species of Europe*, Leppäkoski, E., Olenin, S., and Gollasch, S., Eds., Dordrecht: Springer, 2002. pp. 217–231.
- Grabowski M., Rewicz T., Bacela-Spychalska K. et al. 2012. Cryptic invasion of Baltic lowlands by freshwater amphipod of Pontic origin. *Aquatic Invas.*, vol. 7, no.3, pp. 337–346. DOI: 10.3391/ai.2012.7.3.005
- Gurney, R., *British fresh-water copepod*, London: Ray Society, 1931, vol. 1, pp. 238
- Hirche, H-J., Egg production of *Eurytemora affinis*-Effect of k-strategy, *Estuar. Coast. Shelf. Sc.*, 1992, vol. 35, pp. 395–407. DOI: 10.1016/S0272-7714(05)80035-6
- weatherarchive.ru/Sea/Ust-luga/July. (Electronic resource) // (<http://weatherarchive.ru>). Accessed 27.02.2023.
- [wiki/ 2010_Northern_Hemisphere_summer_heat_waves](https://en.wikipedia.org/wiki/2010_Northern_Hemisphere_summer_heat_waves). (Electronic resource) // (<https://en.wikipedia.org>). Accessed 27.02.2023.
- Hutchinson, G. E., The paradox of the plankton, *Amer. Nat.*, 1961, vol. 95, pp. 137–145.
- Ishida, S., and Taylor D.J., Quaternary diversification in a sexual Holarctic zooplankter, *Daphnia galeata*, *Mol. Ecol.*, 2007, vol. 16, pp. 569-582. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.03160.x
- Jarić, I., Heger, T., Castro Monzon, F., Jeschke, J.M., Kowarik, I., McConkey, K.R., Pyšek, P., Sagouis, A., and

- Essl, F., Crypticity in Biological Invasions, Trends in Ecology & Evolution, 2019, vol. 34, no.4, pp.291–302. DOI: 10.1016/j.tree.2018.12.008
- Kamburska, L., Schrimpf, W., Djavidnia, S., Shiganova, T., and Stefanova, K., Special Focus on the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) in the Black Sea. EC JRC Institute of Environment and Sustainability, EUR 22310 EN, 2006, p. 59.
- Kiefer, F., Freilebende, Copepoda, in Die Binnengewässer Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Das Zooplankton der Binnengewässer, 2. Teil, Elster, H.J., and Ohle, W., Eds., Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1978. (In German)
- Kimmel, D.G., Miller, W. D., and Roman, M.R. Regional scale climate forcing of mesozooplankton dynamics in Chesapeake Bay. Estuar. Coast. 2006, vol. 29, no. 3, pp. 375–387. DOI: 10.1007/BF02784987
- Knatz, G. Succession of copepod species in a middle Atlantic estuary, Estuaries, 1978, vol. 1, pp. 68–71.
- Knowlton, N., Sibling species in the sea, Annu Rev Ecol System., 1993, vol. 24, pp. 189–216. DOI: 10.1146/annurev.es.24.110193.001201
- Kotov, A.A, Garibian, P.G., Bekker, E.I., Taylor, D.J., and Karabanov, D.P., A new species group from the *Daphnia curvirostris* species complex (Cladocera: Anomopoda) from the eastern Palaearctic: taxonomy, phylogeny and phylogeography, Zool. J. Lin. Soc., 2020. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa046>
- Kruppa, E. G., The ecological preferences of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) in the water bodies of Kazakhstan (Central Asia) and some notes about *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013, Crustaceana, 2020, vol. 93, nos.3-5, pp. 405-428. DOI: 10.1163/15685403-00003967
- Kruppa, E.G., On the Morphological Deviations of *Acanthocyclops americanus* Marsh and *Cyclops vicinus* Uljanin (Crustacea, Copepoda) from the Polluted Water Bodies of Almaty Region (Southeastern Kazakhstan), Russ. J. Aquat. Ecol., 1998, vol. 7, pp. 11–16.
- Lajus, D., Sukhikh, N., and Alekseev, V., Cryptic or pseudo-cryptic: can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex, Ecol. Evol., 2015, vol. 5, no.12, pp. 2374-2385. DOI: 10.1002/ece3.1521
- Lajus, D., Sukhikh, N., and Alekseev, V., Stochastic phenotypic variation: empirical results and potential use in *Eurytemora* research (Copepoda, Calanoida). Crustaceana, 2020, vol. 93, pp.317–336, <https://doi.org/10.1163/15685403-00003983>
- Lazareva, V. I., Distribution of *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013 (Copepoda, Calanoida) in the water reservoirs of the Volga and Don River basins. Crustaceana, 2020, vol. 93(3-5), pp. 261–273. DOI: 10.1163/15685403-00003982
- Lazareva, V.I., Current State and Long-Term Dynamics of Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir (Don River, Russia). Arid Ecosystems, 2021, vol. 11, no.2, pp. 213–219. DOI: 10.1134/S2079096121020098
- Lazareva, V.I., Sabitova, R.Z., and Sokolova, E.A., Features of structure and distribution of late summer (August) zooplankton in the Volga reservoirs, Tr. Inst. Biol. Vnutr. Vod, Ross. Akad. Nauk, 2018, no. 82 (85), pp. 28–51. DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0011
- Lee C.E., Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*, Evolution, 1999, vol. 53, 1423–1434. DOI: 10.2307/2640889
- Lee, C.E., Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate populations, Evolution, 2000, vol. 54, pp. 2014–2027. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb01245.x
- Lee, C.E., and Frost, B.W., Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae). Hydrobiologia 2002, vol. 480, pp. 111–128.
- Lee, C.E., Remfert, J.L., and Chang, Y. Response to selection and evolvability of invasive species, Genetica, 2007, vol. 129, no.2, 179–192. DOI: 10.1007/s10709-006-9013-9
- Lloyd, S., Elliott, D., and Roman, M., Egg production by the copepod, *Eurytemora affinis*, in Chesapeake Bay turbidity maximum regions, J. Plankton. Res., 2013, vol. 35, no.2, pp. 299. DOI: 10.1093/plankt/fbt003
- Lowndes, A.G., On *Cyclops americanus*, Marsh, Ann. Mag. Nat. Hist., 1926, vol. 17, pp. 616-619. DOI: 10.1080/00222932608633452
- Lowndes, A.G. *Cyclops americanus* Marsh. A discussion and description of its specific characteristics and its occurrence in Europe, Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 1928, vol. 19, pp. 12-20. DOI: 10.1002/iroh.19280190103
- Lowndes, A.G. *Eurytemora thompsoni*, A. Willey, a new European record, Ann.Mag.nat.Hist., 1931, vol. 8, pp. 501-507.
- Mergeay, J., Verschuren D., and de Meester L., Cryptic invasion and dispersal of an American *Daphnia* in East Africa, Limnol. Oceanogr., 2005, vol. 50, pp. 1278–1283. DOI: 10.4319/lo.2005.50.4.1278
- Mirabdullayev, I.M., and Defaye, D., On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae): *Acanthocyclops brevispinosus* and *A. einslei* sp. n., Vestnik Zoologii, 2004, pp. 38, 27–37.
- Mirabdullayev, I.M., and Defaye, D., On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae). *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863) and *Acanthocyclops trajani* n. sp., Selevinia, 2002, vol. 1–4, pp. 7–20.
- Miracle, M.R., Alekseev, V., Monchenko, V., Sentandreu, V., and Vicente, E., Molecular-genetic based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group, J. Nat. Hist., 2013, vol. 47, 863–888. DOI: 10.1080/00222933.2012.744432
- Miura, O., Molecular genetic approaches to elucidate the ecological and evolutionary issues associated with biological invasions, Ecol. Res., 2007, vol. 22, pp. 876–83. DOI: 10.1007/s11284-007-0389-5
- Monakov, A.V., Feeding of Freshwater Invertebrates, Ghent: Kenobi Publications, 2003. 373 pp.
- Monchenko, V.I. Shehelepnoroti tsyklopopodibni, tsyklopy (Cyclopidae) [Gnathostome cyclopoids (Cyclopidae)]. Kiev, Ukraine: Naukova Dumka. 1974. (in Ukrainian)

- Monchenko, V. I., On species independence of *Acanthocyclops americanus* (Marsh) and on its finding in the Soviet Union, Zool. zhurnal, 1961, vol. 40, pp. 13–19. (In Russian)
- Morais, P., and Reichard, M., Cryptic invasions: a review, Sci. Total Environ., 2017, vol. 613, pp. 1438–1448. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.06.133
- Novak, S.J. Geographic origins and introduction dynamics. In Encyclopedia of Biological Invasions, Simberloff, D, Rejmánek, M., Eds., University of California Press: Berkeley and Los Angeles, USA, 2011, pp. 273–280.
- Panov, V., and Caceres, C., Role of Diapause in Dispersal of Aquatic Invertebrates. Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human Use. Springer: Springer: Dordrecht, Netherlands, 2007, pp. 187–195. DOI: 10.1007/978-1-4020-5680-2_12
- Papakostas, S., Michaloudi, E., Proios, K. et al., Integrative taxonomy recognises evolutionary units despite widespread mitonuclear discordance: Evidence from a rotifer cryptic species complex, Syst. Biol., 2016, vol. 65, pp. 508–524. DOI: 10.1093/sysbio/syw016
- Piasecki, W., Goodwin, A.E., Eiras, J.C., and Nowak, B.F., Importance of copepod in freshwater aquaculture, Zool. Stud. 2004, vol. 43, no.2, pp. 193–205.
- Pierson, J.J., Kimmel, D.G., and Roman, M.R., Temperature impacts on *Eurytemora carolleeae* size and vital rates in the upper Chesapeake Bay in winter, Estuar. Coast. 2016, vol. 39, no. 4, 1122–1132. DOI: 10.1007/s12237-015-0063-z
- Roman, J., Diluting the founder effect: cryptic invasions expand a marine invader's range, Proc. R. Soc. B, 2006, vol. 273, pp. 2453–2459 doi:10.1098/rspb.2006.3597
- Samchishina, L.V., Ecological–faunistic and morphological aspects of the study of freshwater and brackish-water Calanoida (Crustacea, Copepoda) of Ukraine, Cand Sci. (Biol.) Disser., Kiev. Inst. Zool. im. I.I. Shmal'gauzena, Natl. Acad. Sci. Ukraine, 2005.
- Sharma, P. and Kotov, A.A., Establishment of *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller, 1785) (Crustacea: Cladocera) in Australia: consequences of mass fish stocking from Northern Europe? J. Limnol., 2015, vol. 74, pp. 225–233. DOI: 10.4081/jlimnol.2014.1037
- Śługocki, Ł., Rymaszewska, A., and Kirczuk, L., To fit or to belong: Characterization of the non-native invader *Eurytemora carolleeae* (Copepoda: Calanoida) in the Oder River system (Central Europe), Aquat. Invasions, 2021, vol. 16, no.3, pp. 443–460. DOI: 10.3391/ai.2021.16.3.04
- Sukhikh, N., Abramova, E., Holl, A.C., Souissi, S., and Alekseev, V., A comparative analysis of genetic differentiation of the *E. affinis* species complex and some other *Eurytemora* species, using CO1, ITSn and 18SrRNA genes (Copepoda, Calanoida), Crustaceana, 2020a, vol. 93, pp. 931–955. DOI: 10.1163/15685403-bja10074
- Sukhikh, N.M., and Alekseev, V.R., *Eurytemora caspica* sp.nov. from the Caspian Sea — one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida), Proc. Zool. Inst. RAS, 2013, vol. 317, no.1, pp. 85–100. DOI: 10.31610/trudyzin/2013.317.1.85
- Sukhikh, N.M., Lazareva, V.I., and Alekseev, V.R., Copepod *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) in Volga and Kama River Reservoirs, In. Water Biol., 2020b, vol. 13, pp. 198–205, <https://doi.org/10.1134/S1995082920020145>
- Sukhikh, N.M., Souissi, A., Souissi, S., and Alekseev, V.R., Invasion of *Eurytemora* sibling species (Copepoda: Temoridae) from North America into the Baltic Sea and European Atlantic coast estuaries, J. Nat. Hist., 2013, vol. 47, nos. 5–12, pp.753–767. DOI: 10.1080/00222933.2012.716865
- Sukhikh, N.M., Souissi, A., Souissi, S., Holl, A. C., Schizas, N.V., and Alekseev V., Life in sympatry: coexistence of native *Eurytemora affinis* and invasive *Eurytemora carolleeae* in the Gulf of Finland (Baltic Sea), Oceanologia, 2019, vol. 61, pp. 227–238. DOI:10.1016/j.oceano.2018.11.002.
- Sukhikh, N.M., Souissi, A., Souissi, S., Winkler, G., Castric, V., Holl, A. C., and Alekseev, V.R., Genetic and morphological heterogeneity among populations of *Eurytemora affinis* (Crustacea: Copepoda: Temoridae) in European waters, C.R. Biol., 2016, vol. 339, pp. 197–206. DOI: 10.1016/j.crv.2016.03.004
- Taylor, D.J., Connelly, S.J., and Kotov, A.A., The Intercontinental phylogeography of neustonic daphniids, Sc. Rep., 2020, vol. 10, pp. 1818. DOI: 10.1038/s41598-020-58743-8
- Uitto, A., Gorokhova, E., and Valipakka, P., Distribution of the nonindigenous *Cercopagis pengoi* in the coastal waters of the eastern Gulf of Finland, ICES J. Mar. Sci., 1999, vol. 56 (Suppl.), pp. 49–57, <http://dx.doi.org/10.1006/jmsc.1999.0613>.
- Vasquez, A.A., Hudson, P.L., Fujimoto, M., Keeler, K., Armenio, P.M., and Ram, J.L., *Eurytemora carolleeae* in the Laurentian Great Lakes revealed by phylogenetic and morphological analysis. J. Great. Lakes. Res., 2016, vol. 42, no.4, pp. 802–811. doi: 10.1016/j.jglr.2016.04.001.
- Vijushkova, V.P., and Kuznetsova, V.P. Distribution of *Acanthocyclops americanus* (Marsh.) Copepoda in USSR, Zool. Zh., 1974, vol. 53, pp. 1873–1875. (In Russian)
- Wasmund, N., Augustin, C., Pollehne, F., Siegel, H., and Zettler, M., Biologische standseinschätzung der Ostsee im Jahre, 2012, Meereswiss Ber: Warnemünde, Germany, 2013, 92. (in German)
- Winkler, G., Dodson, J.J., and Lee, C.E., Heterogeneity within the native range: population genetic analyses of sympatric invasive and noninvasive clades of the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*, Mol. Ecol., 2008, vol. 17, pp. 415–430. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2007.03480.x
- Winkler, G., Souissi, S., Poux, C., and Castric, V. Genetic heterogeneity among *Eurytemora affinis* populations in Western Europe. Mar. Biol. 2011., vol. 158, pp. 1841–1856. DOI: 10.1007/s00227-011-1696-5
- Zakharov, V. M., Future prospects for population phenogenetics, Sov. Sci. Rev. Sect. F. Physiol. Gen. Biol. Rev., 1989, vol. 4, pp. 1–79 (In Russian).