

ISSN 1996–1499

2024 №3



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА <i>ERIGERON ANNUUS</i> (L.) PERS. В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН	2
Баранчиков Ю.Н., Добролюбов Н.Ю., Семёнов С.М. ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТИЧЕСКОГО АРЕАЛА ЯСЕНЕВОЙ УЗКОТЕЛОЙ ЗЛАТКИ <i>AGRILUS PLANIPENNIS</i> FAIRMAIRE (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В СЕВЕРНОМ ПОЛУШАРИИ	14
Березина Н.А., Шаров А.Н., Холодкевич С.В., Кухарева Г.И. ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОДЫ МЕДЬЮ И ТРИБУТИЛОЛОВОМ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДВУХ ДРЕЙССЕН (<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> И <i>D. BUGENSIS</i>)	27
Болдырев В.С., Яковлев С.В., Басько Ю.В., Витхло Е.В., Щукина А.М. АМУРСКИЙ ЧЕБАЧОК <i>PSEUDORASBORA PARVA</i> (CYPRINIDAE) И РОТАН <i>PERCCOTTUS GLENII</i> (ODONTOBUTIDAE) – ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ РЕКИ УРАЛ	39
Вартапетов Л.Г., Соловьёв С.А., Макаров А.В. ЭКСПАНСИЯ БОЛЬШОГО БАКЛАНА (<i>PHALACROCORAX CARBO</i>) В НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ	51
Гизатулин И.И. ИНВАЗИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ СИНАНТРОПНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВЯХИРЯ <i>COLUMBA PALUMBUS</i> В ГОРОДЕ ГРОЗНЫЙ ЧЕЧЕНСКОЙ РЕСПУБЛИКИ	67
Дедюхин С.В., Плакхina Е.В. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В СОСТАВЕ КОМПЛЕКСОВ ДОЛГОНОСИКООБРАЗНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕРМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО УНИВЕРСИТЕТА	75
Егошин А.В. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАИБОЛЕЕ АГРЕССИВНЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЮГЕ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ, НА ПРИМЕРЕ <i>PAULOWNIA TOMENTOSA</i> (THUNB.) STEUD И <i>CATALPA OVATA</i> G. DON	86
Ермолаев И.В., Яценко И.О., Рысин С.Л., Абдулхакова А.А. КОРМОВЫЕ РАСТЕНИЯ ДУБОВОЙ ШИРОКОМИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ <i>ACROCERCOPS BRONGNIARDELLA</i> (FABRICIUS, 1798) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)	102
Ивин В.В. РАСПРОСТРАНЕНИЕ КИТАЙСКОГО МОХНАТОРУКОГО КРАБА <i>ERIOCHEIR SINENSIS</i> H. MILNE EDWARDS, 1853 В БАССЕЙНЕ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА	113
Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П., Савосин Д.С., Миланчук Н.П. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КРУПНОЙ ФОРМЫ РЯПУШКИ <i>COREGONUS ALBULA</i> (L.), ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ОЗ. ПЕРТОЗЕРО (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)	126
Каранова М.В., Гагаринский Е.Л., Петрухин О.В., Решетников А.Н. ДИНАМИКА ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ И СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В СЕРДЦЕ РЫБЫ РОТАНА <i>PERCCOTTUS GLENII</i> (ODONTOBUTIDAE) ПРИ ЗИМНЕМ ГИПОБИОЗЕ	134
Лабай В.С., Корнеев Е.С. ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>VODOTRIA PARVA</i> CALMAN, 1907 (CUMACEA: VODOTRIIDAE) В ЭСТУАРНЫХ ВОДАХ О. САХАЛИН (ЗАЛИВ АНИВА, ОХОТСКОЕ МОРЕ)	145
Петровский А.Б., Ралдугина А.О., Решетников А.Н. ТУРКЕСТАНСКИЙ ТАРАКАН <i>PERIPLANETA LATERALIS</i> WALKER, 1868 – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ	158
Петросян В.Г., Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А. ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ ИНВАЗИОННЫХ НАСЕКОМЫХ – КОЛОРАДСКОГО ЖУКА <i>LEPTINOTARSA DECEMLINEATA</i> (SAY, 1824) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) И КАРТОФЕЛЬНОЙ МОЛИ <i>RHITHORIMAEA OPERCULELLA</i> (ZELLER, 1873) (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА	167
Рафиков Р.Р. ЧУЖЕРОДНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ КАРПА <i>CYPRINUS CARPIO</i> (CYPRINIDAE) ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ПЕЧОРА	204
Терехова Е.С., Корытин Н.С., Ранюк М.Н. ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК В УРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ (<i>NYCTEREUTES PROCYONOIDES</i>)	216
Федина Л.А., Малышева С.К., Ретин Е.Н. О НАХОДКЕ <i>LOBELIA INFLATA</i> L. (LOBELIACEAE) И НОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ	230
Borkens Y. THE HISTORY OF AUSTRALIA'S FERAL CAMELS (SHORT COMMUNICATION)	240
Fayyush G., Janjughazyan K., Hovhannisyanyan H., Aleksanyan A. BEGINNING OF THE INVASION OF <i>IMPATIENS GLANDULIFERA</i> (BALSAMINACEAE) IN ARMENIA	243
Thakur B., Chetry A., Sarania B., Devi A. THE IMPACT OF SMALL-SCALE DISTURBANCES ON COMPOSITION AND DISTRIBUTION PATTERN OF NON-NATIVE PLANT SPECIES AND THEIR RISK ASSESSMENT ALONG THE FOREST'S ROADSIDE AND INTERIOR	245

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

© 2024 Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р.*, Голованов Я.М., Мустафина А.Н.,
Крюкова А.В.

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

Поступила в редакцию 18.03.2024. После доработки 24.07.2024. Принята к публикации 27.08.2024

Проанализированы распространение, морфометрические и популяционные характеристики инвазионного вида *Erigeron annuus* (L.) Pers. s.l. в Республике Башкортостан. Выявлены и обследованы 25 локалитетов вида в 9 районах республики. Показано, что основной вектор инвазии *E. annuus* – спонтанное расселение вида по залежам и вдоль автомобильных дорог. Плотность растений *E. annuus* в ценопопуляциях составляет от 1.7 до 17.2 экз./м². Надземная биомасса вида невысокая – 68.5–151.0 г/м². Доля вида в сообществе колеблется от 39.3 до 77.9%. При вселении в фитоценозы образует сообщества варианта *Phalacroloma annuum* ассоциации *Agrostio tenuis–Festucetum pratensis* Yamalov 2005, или дериватное сообщество *Phalacroloma annuum–Cirsium setosum* [*Arrhenatheretalia elatioris/Artemisietea vulgaris*]. Прогнозируется рост числа локалитетов вида в Предуралье РБ в дальнейшем.

Ключевые слова: *Erigeron annuus* (L.) Pers., инвазионный вид, ценопопуляция, морфометрические параметры, изменчивость.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-002-013

Введение

Инвазии чужеродных видов – ведущий фактор антропогенной эволюции растительности Южного Урала в современный период [Абрамова, Миркин, 2000]. Распространение и вселение в природные экосистемы опасных инвазионных видов создаёт угрозу биологическому разнообразию, нередко наносит весомый экономический ущерб и урон здоровью населения [Виноградова и др., 2010; Абрамова, 2012]. В последние годы нами проводятся исследования по распространению наиболее опасных инвазионных видов растений в пределах Республики Башкортостан (РБ), собираются сведения об очагах инвазии и натурализации чужеродных видов, их биологических особенностях, способствующих успеху инвазии, оценивается их инвазионный потенциал и последствия вселения в экосистемы, что позволяет в дальнейшем разработать рекомендации по снижению ущерба от инвазий [Абрамова, Нурмиева, 2013, 2014; Абрамова, 2017; Голованов, Абрамова, 2019; Абрамова и др., 2019, 2021, 2023 а, б; и др.].

Одним из агрессивных инвазионных видов, быстро расселяющихся по территории РБ, является мелкопестник однолетний – *Erigeron annuus* (L.) Pers. s.l. (*Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Stenactis annua* Nees.). Мы, как и некоторые другие специалисты [Майоров и др., 2012; Баранова и др., 2016], придерживаемся широкой трактовки вида, не рассматривая как отдельный вид *Phalacroloma septentrionale* (Fernald et Wiegand) Tzvelev (*Erigeron annuus* ssp. *septentrionalis* (Fernald et Wiegand) Wagenitz).

Erigeron annuus – это однолетнее или озимое двулетнее монокарпическое растение. Стебли прямостоячие, рассеяно опушённые, в верхней части ветвистые, высотой 40–180 см. Стеблевые листья ланцетные, заострённые, цельнокрайние. Корзинки до 1 см в диаметре, собраны в щитковидное метельчатое соцветие. Листочки покрывала ланцетные, острые, по краю перепончатые. Краевые цветки язычковые, двурядные, белые или со светлыми голубовато-сиреневатыми краевыми цветками. Многочисленные семянки около 2 мм длиной, сжатые. Массовое цветение

происходит в июле – сентябре, плодоношение – с августа по октябрь [Цвелёв, 1994; Noyes, Allison, 2005; Решетникова и др., 2019].

Естественный ареал – высокотравные прерии Северной Америки [Flora..., 2020]. В Европу завезён как лекарственный и декоративный вид в XVII в. [Sennikov, Kurtto, 2019; Казакова, Бобылёв, 2022]. В России *E. annuus* впервые выявлен в 1902 г. [Виноградова и др., 2010; Майоров и др., 2012], а во второй половине XX в. уже встречался в значительных количествах [Босек, 1975; Харитонцев, 1986; Кудрявцева и др., 2020]. В настоящее время распространён во всех областях европейской части России [Куликов, 2005; Полуянов, 2005; Майоров и др., 2012, 2020; Серёгин, 2012; Маевский, 2014; Мехтиева и др., 2017; Шлыкова и др., 2020].

Изучение распространения, особенностей и биологии вида проводили многие исследователи в разных регионах России [Булохов, Панасенко, 2017; Гергия и др., 2019; Pshegusov et al., 2020; Казакова, Бобылёв, 2022; Прохоров и др., 2022]. Большинство авторов отмечают высокий инвазионный потенциал вида, в некоторых регионах описаны сообщества с его участием [Цепкова и др., 2008, 2014; Булохов и др., 2011, 2017; Ескина и др., 2012; Абрамова, Голованов, 2019] и выявлены особенности его биологии, способствующие инвазионному успеху [Чекман, Оптасюк, 2015; Дербуш, 2017; Панасенко, 2018; Прохоров и др., 2022; и др.]. Авторами также отмечены перспективы применения *E. annuus* в медицине, связанные с наличием эфирных масел в надземной части растения [Li et al., 2005; Charles, 2006; Ботов и др., 2013].

В Республике Башкортостан первая единичная находка вида датирована 1961 г. (с. Балтика, Иглинский р-н РБ), после чего вид не обнаруживался вплоть до начала XXI в., когда были выявлены две единичные находки в 2002 и 2004 гг., в Иглинском и Архангельском районах [Мулдашев и др., 2017]. Массовое распространение вида началось с 2010 г., когда почти ежегодно выявлялось несколько локалитетов вида, преимущественно в северных и предгорных центральных районах Предуралья РБ. Вид включён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и

др., 2010] и многих регионов РФ [Казакова, 2004; Шереметьева и др., 2008; Нотов, 2009; Решетникова и др., 2019; и др.]. В РБ отнесён ко 2-му инвазионному статусу [Абрамова и др., 2021]. Входит в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов России [Самые..., 2018].

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

Материал и методы

В 2015–2021 гг. в ходе подготовки к изданию «Чёрной книги» [Абрамова и др., 2021] нами проводилось сплошное обследование территории Республики Башкортостан для выявления современного распространения инвазионных видов растений. На территории РБ *Erigeron annuus* был выявлен исключительно на севере и в центральных районах Предуралья республики, в горных районах и в Зауралье вид не обнаруживается. Локалитеты вида представлены на рисунке 1. В ходе обследования нами изучены 25 ценопопуляций (ЦП) вида в 9 районах Предуралья РБ (на рис. 1 они выделены красным цветом). Характеристика изученных ЦП представлена в таблице 1. Ценопопуляции названы по ближайшему населённому пункту.

Для изучения популяционных характеристик в 17 ЦП закладывалось по 10 пробных площадей размером 1 м², на которых определялись ведущие популяционные характеристики [Злобин, 1989]: плотность особей, надземная биомасса инвазионного вида и общая надземная биомасса сообщества (в сыром виде). Доля участия вида в сообществе определялась по соотношению биомассы инвазионного вида к общей надземной биомассе сообщества (%).

Изучение морфометрии проводилось в фазе цветения растений, согласно В.Н. Голубеву [1962], на 25 генеративных особях каждой из ценопопуляций по 8 морфометрическим параметрам: высота побега (hs), см; диаметр побега (ds), см; число боковых побегов (Nl), шт.; число листьев на стебле (Nl), шт.; длина листа (Ll), см; ширина листа (Sl),

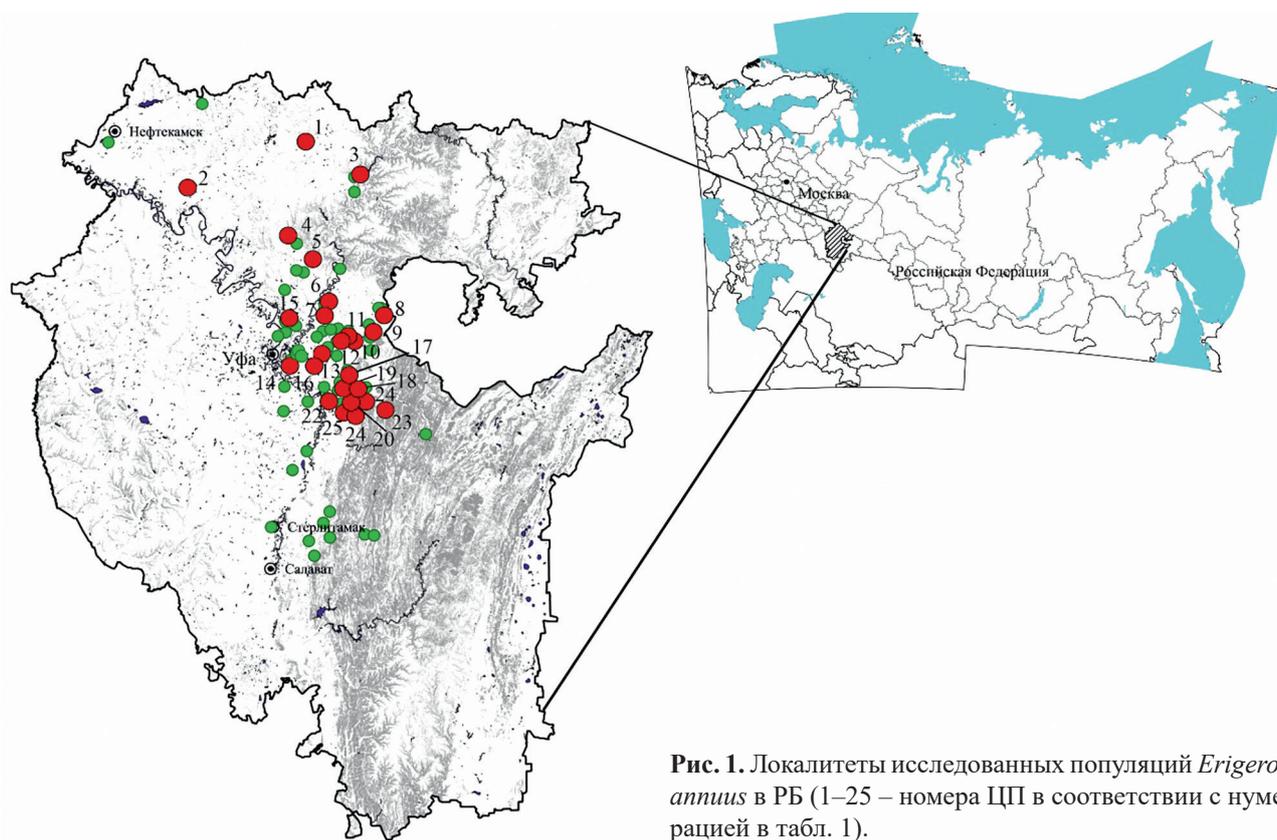


Рис. 1. Локалитеты исследованных популяций *Erigeron annuus* в РБ (1–25 – номера ЦП в соответствии с нумерацией в табл. 1).

Таблица 1. Локализация исследованных ценопопуляций *Erigeron annuus* в РБ

№	Локалитет	Район	Координаты		Синтаксон
			Широта (° с. ш.)	Долгота (° в. д.)	
1	д. Сандугач	Балтачевский	56.043462	56.292442	I
2	д. Новоалтыбаево	Бураевский	55.769717	55.014786	I
3	д. Новый Бердяш	Караидельский	55.633553	57.110326	I
4	с. Камеево	Мишкинский	55.477918	56.095514	II
5	с. Бедеева Поляна	Благовещенский	55.333742	56.367154	I
6	с. Нимислярово	Нуримановский	55.056565	56.557738	II
7	с. Байгильдино	Нуримановский	54.983246	56.502372	I
8	с. Казаяк	Иглинский	54.969649	57.119798	I
9	д. Подольский	Иглинский	54.851236	56.998313	I
10	с. Ауструм	Иглинский	54.811155	56.741969	II
11	д. Искра	Иглинский	54.821742	56.682778	I
12	СНТ Загорское	Иглинский	54.788827	56.629112	II
13	д. Верный	Иглинский	54.741124	56.310845	II
14	п. Базилевка	Уфимский	54.745649	56.221612	II
15	г. Уфа	Уфимский	54.722578	56.006520	II
16	с. Фёдоровка	Уфимский	54.693993	56.141220	II
17	д. Шакировка	Архангельский	54.612265	56.774437	I
18	с. Валентиновка	Архангельский	54.544759	56.889370	I
19	с. Благовещенка	Архангельский	54.494377	56.649015	I
20	д. Приуралье	Архангельский	54.451258	56.765097	I
21	д. Верхние Ирныкши	Архангельский	54.424987	56.622243	I
22	с. Бакалдинское	Архангельский	54.423135	56.921514	I
23	д. Усаклы	Архангельский	54.369369	57.064969	I
24	д. Горный	Архангельский	54.322248	56.809663	I
25	д. Орловка	Архангельский	54.323335	56.596154	I

Примечание: I – *Agrostio tenuis*–*Festucetum pratensis* Yamalov 2005 var. *Phalacroloma annuum*, II – *Phalacroloma annuum*–*Cirsium setosum* [*Arrhenatheretalia elatioris*/*Artemisieta vulgaris*].

см; число корзинок (Nan), шт.; диаметр корзинки (dan), см.

Статистический анализ провели в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей, рассчитывали средние арифметические значения, среднеквадратичное отклонение, коэффициенты вариации [Зайцев, 1990]. Многомерный анализ проводили в программе Statistica 6.1 [Кулаичев, 1996; Халафян, 2008]. В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию (расстояние Махаланобиса).

Результаты исследований

Проведённые многолетние исследования показали, что инвазионный вид *Erigeron annuus* в настоящее время активно расселяется в Республике Башкортостан, нами выявлено 67 локалитетов вида, более чем в 20 районах Предуралья. Наибольшее число локалитетов выявлено в центральной части Предуралья (Уфимский, Иглинский, Архангельский районы), в окрестностях г. Уфы. Вид натурализуется в лесной и лесостепной зонах региона по лугам и залежам, а также вдоль путей сообщения. На террито-

рии РБ *E. annuus* образует ценозы варианта *Phalacrolooma annuum* ассоциации *Agrostio tenuis–Festucetum pratensis* Yamalov 2005 на лугах и дериватное сообщество *Phalacrolooma annuum–Cirsium setosum* [Arrhenatheretalia *elatioris/Artemisietea vulgaris*] на залежах и в нарушенных синантропизированных местообитаниях в населённых пунктах [Абрамова, Голованов, 2019].

Основные популяционные характеристики (плотность и биомасса популяций) изучались в семнадцати ЦП (табл. 2).

В результате проведённых исследований получены следующие данные: плотность ЦП вида составляет от 2 до 17 особей на 1 м², при этом его биомасса от 68.5 до 793.0 г/м². Доля участия вида в ценозах достигает от 37.5% до 77.8%, примерно в половине исследованных ЦП она выше 50%, т. е. вид выступает доминантом сообществ. Наиболее мощной ЦП *E. annuus* является ЦП 22 (Бакалдинское) и 11 (Искра), здесь выявлены высокие значения надземной биомассы вида (793.0 г/м² и 515.0 г/м², соответственно). Плотность особей максимальна в ЦП 14 (Базилевка – 17.2 экз./м²) и ЦП 12 (Загорское

Таблица 2. Некоторые популяционные характеристика *Erigeron annuus* в РБ

№ п/п	Плотность, шт/м ²	Cv,%	Биомасса вида, г	Cv,%	Общая биомасса, г/м ²	Cv,%	Доля участия в сообществе, %
8	2.6±0.43	83.1	222.5±14.01	19.9	411.0±18.45	14.2	54.1
9	2.3±0.26	55.3	220.0±9.97	14.3	412.0±63.65	15.5	53.4
10	8.4±1.09	65.0	435.0±28.72	20.9	760.5±41.54	17.3	45.4
11	6.3±0.60	48.1	515.0±45.88	28.2	751.0±61.04	25.7	68.6
12	15.8±0.77	15.5	89.0±6.05	21.5	180.5±5.89	10.3	49.3
13	1.7±0.21	39.7	269.0±22.73	26.7	509±22.83	14.2	52.8
14	17.2±1.09	20.1	68.5±4.41	20.4	148.5±7.78	16.6	46.1
16	13.5±1.07	25.0	119.5±20.36	53.9	207.5±21.80	33.2	57.6
17	14.4±0.97	21.3	114.0±6.70	18.6	287.0±11.26	12.4	39.7
18	13.2±0.81	18.4	110.0±8.33	22.7	293.3±21.02	21.5	38.3
19	14.6±1.83	62.6	360.0±20.39	17.9	535.0±33.24	19.6	67.3
20	10.2±0.68	21.1	170.5±15.71	29.1	387.5±23.11	18.9	44.0
21	11.9±1.00	26.7	134.0±11.18	26.4	231.0±12.78	17.5	58.0
22	2.7±0.27	50.4	793.0±31.20	12.4	1512.5±59.95	12.5	52.4
23	11.2±0.85	24.1	159.0±12.24	24.4	378.0±28.12	23.5	42.1
24	10.4±0.82	39.7	485.0±38.22	24.9	623.0±57.72	29.3	77.9
25	4.4±0.64	71.5	264.0±21.77	26.1	483.3±39.54	25.9	54.6
М	8.2±0.37	76.5	267.3±15.45	75.1	479.6±20.36	123.8	53.8

Примечание: Cv – коэффициент вариации, %, М – среднее значение.

– 15.8 экз./м²), минимальна – в ЦП 13 (Верный) – 1.7 экз./м².

Для выявления зависимости развития надземной биомассы растений *Erigeron annuus* от высоты растения и плотности произрастания вида был проведён канонический корреляционный анализ (рис. 2). Результаты анализа выявили, что коэффициент канонической корреляции R между показателями «высота растения» и «надземная биомасса вида с учётной площадки» равен 0.233 и имеет статистическую достоверность ($p = 0.002$). Он показывает, что биомасса в небольшой степени зависит от высоты растения. Сильные положительные корреляционные связи между этими параметрами отмечены в ЦП 11, 14 и 25 ($r = 0.520–0.697$). В ЦП 9 и 23 очень мало корреляционных связей. Также почти отсутствовали в ЦП отрицательная корреляция (при увеличении одного признака, другой признак уменьшается). Канонический анализ, проведённый для показателей «плотность вида» и «надземная биомасса вида с учётной площадки» показал, что $R = -0.470$ при 100% достоверности ($p = 0.000$). Высокие значения отрицательных корреляционных связей выявлены в ЦП 13, 14, 17, 20 и 25 ($r = -0.703... -0.897$). Анализ эллипсов рассеивания между признаками показал, что не все точки группируются вдоль главной диагонали. Во многих ЦП обнаружены средние связи между признаками. Таким образом, выявлена положительная слабая корреляция между высотой и биомассой растений и отрицательная

средняя – между плотностью растений в сообществе и их биомассой.

Исследование морфометрических параметров особей *E. annuus* в средневозрастном генеративном состоянии проводилось в двадцати пяти ЦП. Для оценки межпопуляционных различий по совокупности всех параметров растений *E. annuus* был проведён однофакторный дисперсионный анализ (табл. 3). По результатам дисперсионного анализа выявлено, что различия между ценопопуляциями достоверны по всем морфометрическим параметрам при $p < 0.001$, уровень факторизации составил от 20.9% до 84.5%. В наибольшей степени на межпопуляционные различия оказывают влияние параметры: диаметр корзинки (84.5%), число листьев на стебле (54.8%) и ширина листа (53.6%).

Анализ степени варьирования коэффициента вариации морфометрических признаков показал, что большинство параметров имеет нормальное варьирование ($C_v = 4.7–42.6\%$). Значительное варьирование отмечено в некоторых ЦП для числа корзинок на побеге ($C_v = 44.8–53.6\%$), а также ширины листовой пластинки в ЦП 20 (Приуралье) ($C_v = 45.4\%$), числа ветвлений в ЦП 6 (Нимислярово) ($C_v = 47.1\%$).

Проведённый дискриминантный анализ по совокупности морфометрических признаков особей всех ценопопуляций *E. annuus* показал, что значения λ Уилкса очень низкие (0.007–0.020, при $p < 0.0000$), что указывает на высокую общую статистическую достоверность полученных результатов. Максималь-

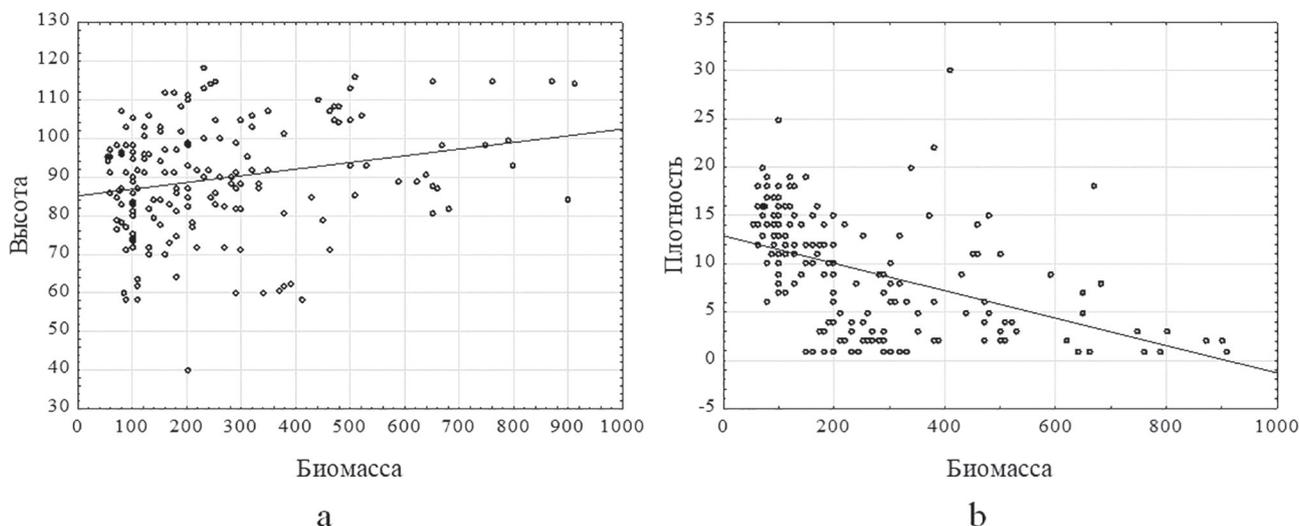


Рис. 2. Зависимость наземной биомассы вида с учётной площадки от высоты растения (а) и плотности вида (б).

Таблица 3. Дисперсионный анализ межпопуляционных различий по морфометрическим параметрам *Erigeron annuus*

№ ЦП	hs	ds	Nls	NI	LI	SI	Nan	dan
1	91.1±2.86	3.2±0.17	7.1±0.42	29.3±1.24	5.2±0.22	0.7±0.03	74.4±8.0	0.7±0.02
2	80.0±2.40	2.9±0.22	7.0±0.26	24.9±1.20	5.4±0.20	0.8±0.03	57.3±5.79	0.6±0.01
3	101.3±3.53	4.2±0.22	7.3±0.20	21.3±0.99	7.6±0.32	1.1±0.06	46.0±3.75	0.7±0.02
4	87.0±1.92	3.3±0.14	6.6±0.27	17.4±0.67	5.9±0.26	0.8±0.05	34.6±2.56	0.7±0.02
5	87.8±1.71	3.5±0.17	7.2±0.25	23.0±1.08	6.0±0.28	0.8±0.05	48.0±4.83	0.7±0.02
6	91.8±2.33	3.9±0.15	4.3±0.41	27.3±0.84	6.4±0.18	0.9±0.04	57.2±3.93	0.7±0.01
7	82.2±1.89	3.0±0.15	4.9±0.32	22.1±0.66	5.3±0.20	0.6±0.03	33.6±3.01	0.7±0.02
8	100.5±2.44	4.0±0.18	4.4±0.19	37.6±1.39	6.2±0.41	1.4±0.11	48.5±3.75	1.5±0.05
9	90.6±2.57	3.3±0.14	3.9±0.15	36.1±2.27	4.1±0.16	0.6±0.03	29.9±2.97	1.3±0.03
10	101.4±1.54	4.2±0.13	5.4±0.22	52.9±2.49	5.2±0.14	0.9±0.04	73.3±4.56	1.4±0.02
11	93.3±2.06	3.4±0.15	4.2±0.17	32.7±1.93	4.8±0.23	0.7±0.05	28.7±1.91	1.3±0.03
12	88.0±2.47	4.1±0.17	7.2±0.36	30.1±1.03	6.5±0.23	1.0±0.05	67.2±4.80	1.0±0.03
13	89.0±2.06	4.7±0.17	8.2±0.34	31.8±1.12	5.9±0.37	0.9±0.06	88.2±8.13	1.2±0.02
14	93.9±1.60	3.3±0.14	4.8±0.23	30.4±0.98	5.9±0.23	1.0±0.03	48.8±3.98	1.2±0.02
15	74.7±2.57	2.8±0.17	5.0±0.23	25.6±0.88	6.8±0.42	0.9±0.04	43.0±3.21	1.0±0.03
16	77.5±2.49	3.8±0.18	6.1±0.27	30.5±0.92	5.6±0.27	1.0±0.04	63.6±5.42	1.2±0.02
17	98.7±1.34	4.1±0.11	6.1±0.26	33.7±1.47	5.3±0.17	0.9±0.04	49.0±2.85	1.1±0.01
18	77.8±1.39	3.9±0.16	4.1±0.17	25.8±0.58	6.6±0.19	2.0±0.07	74.2±3.22	1.1±0.02
19	74.7±2.57	2.8±0.17	4.0±0.16	25.6±0.88	6.8±0.42	0.9±0.04	43.0±3.21	1.0±0.03
20	90.3±2.66	3.7±0.14	5.5±0.22	24.6±0.80	6.2±0.33	1.1±0.10	65.0±4.22	1.2±0.04
21	89.0±1.85	3.8±0.15	6.5±0.32	28.8±1.20	5.7±0.23	1.0±0.04	74.9±4.09	1.1±0.02
22	99.0±2.28	3.8±0.15	4.8±0.21	44.4±3.16	5.7±0.26	0.9±0.05	64.6±6.10	1.5±0.02
23	79.6±1.55	4.3±0.15	4.3±0.14	22.6±1.24	6.3±0.30	1.4±0.07	64.6±5.26	1.1±0.01
24	100.0±1.33	3.6±0.14	4.8±0.12	42.0±1.68	5.3±0.07	0.7±0.03	54.7±3.42	1.5±0.02
25	87.2±1.31	3.6±0.15	3.5±0.10	25.0±0.99	4.9±0.18	0.8±0.05	24.0±0.84	1.6±0.03
M _{общ.}	89.0±0.54	3.7±0.04	5.5±0.07	29.8±0.42	7.4±1.12	1.0±0.02	55.7±1.83	1.1±0.01
η ²	0.348	0.247	0.506	0.548	0.209	0.536	0.336	0.845

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров. η² – уровень факторизации, все значения достоверны при p < 0.001.

ный вклад в разделение групп вносят параметры: ширина листа (F = 23.548), диаметр корзинки (F = 81.009); минимальный – диаметр генеративного побега (F = 6.215). Чем больше расстояния Махаланобиса, тем выше морфоструктурное разнообразие особей в ценопопуляции, и наоборот – малое расстояние указывает на высокое фенотипическое сходство особей. Наибольшие различия выявлены между ЦП 2–25; 3–10, 4–10 (69.33–72.54), наименьшее – между пространственно недалеко друг от друга расположенными и близкими по экологическим условиям произрастания ЦП: 9–11, 15–19, 22–24 (0.64–0.89).

На рисунке 3 представлена визуализация дискриминантной модели изучаемых ЦП

E. annuus в пространстве первого и второго канонических корней. Большинство ЦП образуют единое облако и довольно близки по морфометрическим параметрам, что и даёт значительное перекрытие между ними. Лишь отдельные особи ЦП – 8, 10, 18, 20, 22 и других имеют отличия от общего массива данных. В ЦП 8 и 22 у особей наблюдается значительное варьирование по некоторым генеративным признакам – длина соцветия и число корзинок. Отдельное облако, с незначительным перекрытием единичных особей с общим массивом, образуют ЦП 1–7, расположенные севернее остальных ЦП. Особи в них имеют средние показатели по большинству параметров. Морфоструктурная однотип-

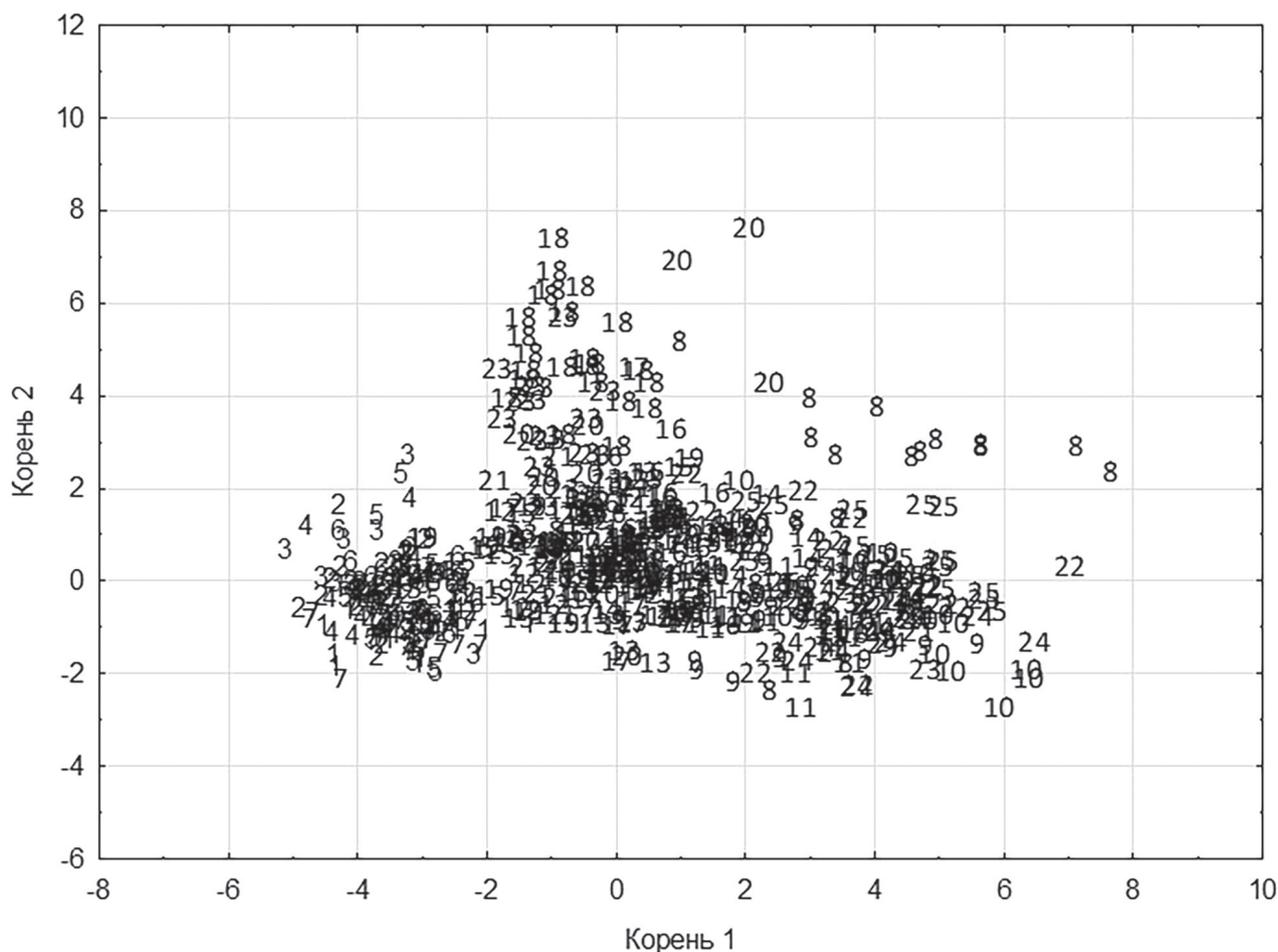


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *E. annuus* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней.

ность особей может указывать, во-первых, на достаточно недавнее проникновение вида на территорию региона, возможно, из единого первичного очага, во-вторых, на высокую адаптивность вида к различным экологическим условиям местообитания (увлажнение, теплообеспеченность, богатство почв, антропогенная нарушенность и др.).

Обсуждение

В результате проведённых исследований выявлено современное распространение *E. annuus* на территории РБ (67 локалитетов) и осуществлено обследование 25 ценопопуляций вида в Предуралье республики. Вид, в основном, приурочен к бореальной и неморальной зонам Предуралья с достаточным уровнем атмосферных осадков и не выявлен в горно-лесной зоне и более засушливых районах степной зоны и в Зауралье.

В Республике Башкортостан *E. annuus* в качестве единичных находок обнаруживался,

начиная с 1961 г., но не проявлял до последнего времени тенденций к расселению. С 2010 г. началось его распространение по территории республики и в настоящее время он достаточно широко представлен в северных и предгорных центральных районах Предуралья РБ. Основной вектор инвазии – шоссейные дороги, вдоль которых чаще всего отмечается вид, возможно также, что в окрестностях крупных населённых пунктов (г. Уфа, например), первоначально он был занесён как декоративное растение, так как нередко встречается на лугах и у дорог вокруг садовых кооперативов. Наиболее часто вид внедряется в придорожные луга, образуя сообщества варианта *Phalacrolooma annuum* ассоциации *Agrostio tenuis–Festucetum pratensis* Yamalov 2005, несколько реже на залежи, где формирует дериватное сообщество *Phalacrolooma annuum–Cirsium setosum* [*Arrhenatheretalia elatioris/Artemisietea vulgaris*], с содоминированием сорных видов растений, таких как

Cirsium setosum и *Tripleurospermum inodorum* [Абрамова, Голованов, 2019]. В фитоценозах вид может доминировать или являться содоминантом других многолетних трав, а может быть просто компонентом сообществ с невысоким обилием. Отнесён ко 2-му инвазионному статусу [Абрамова и др., 2021], поскольку натурализуется в естественных и полустественных сообществах. Отмечено, что вселившись в залежные фитоценозы, вид постепенно увеличивает обилие и начинает доминировать, что, возможно, связано с неблагоприятным воздействием вида на окружающие растения вследствие выделения в почву аллопатически активных соединений, препятствующих прорастанию семян других видов растений, отмеченным рядом авторов [Fabbro et al., 2013; Tunaitiené et al., 2017; Кудрявцева и др., 2020; Прохоров и др., 2022].

В других регионах РФ расселение *E. annuus* происходило аналогично, но значительно ранее, он получил более широкое распространение, и на сегодня представлен в 34 областях европейской части, в 27 – натурализовался [Морозова и др., 2013], обычен также на залежах в Приморском крае [Виноградова и др., 2021]. Векторы инвазии однотипны – железнодорожные и автомобильные пути сообщения. Первоначально, по-видимому, вид всё же проник в Россию, а также и на Урал из декоративной культуры. В прилегающих к РБ регионах вид известен из Удмуртии, Челябинской и Свердловской областей, где пока встречается достаточно редко [Куликов, 2005; Баранова и др., 2016, Шлыкова и др., 2020].

Сообщества с *E. annuus* описаны в Брянской обл. [Булохов и др., 2016] в рамках союза *Oenothero biennis–Erigerontion annui* Bulokhov et Ivenkova 2013, порядка *Agropyretalia intermedio–repentis*, класса *Artemisietea vulgaris*, с доминирующими видами-неофитами: *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Erigeron annuus* subsp. *annuus*, *E. annuus* subsp. *septentrionalis*. Отмечено, что сообщества союза широко распространены на залежах, вдоль дорог на дерново-подзолистых и серых лесных почвах [Булохов, Ивенкова, 2013]. От наших сообществ они отличаются присутствием и содоминированием видов рода *Oenothera*, а также более рудерализо-

ванным характером ценозов. На Кавказе (Кабардино-Балкария) выявлена ассоциация *Phalacrolomo annui-Elitrigietum repentis* Tzerkova et al., 2008 [Цепкова и др., 2008], отличающаяся содоминированием инвазионного вида *Ambrosia artemisiifolia*.

Плотность растений *E. annuus* в ценопопуляциях составляет от 1.7 до 17.2 экз./м². Надземная биомасса вида невысокая от 68.5 до 151.0 г/м², что связано с небольшими размерами особей. Не прослеживается чёткой зависимости плотности, биомассы и доли участия вида в сообществе с приуроченностью вида к тому или иному синтаксону; видимо, здесь большее значение имеют неучтённые микроусловия экотопов, где произрастает вид. Доля вида в сообществе, оценённая по соотношению его биомассы к общей биомассе сообщества, колеблется от 39.3 до 77.9%, т. е. вид является доминантом или содоминантом в большинстве сообществ. Это связано с тем, что данный вид вселяется в довольно разреженные фитоценозы старых залежей и посевов многолетних трав или в невысокие травостой тонкополевицевых (*Agrostis tenuis*) лугов, где он может иметь конкурентные преимущества с местными видами трав. В других регионах РФ вид также становится доминантом в ценозах, наибольшего обилия достигает на лёгких почвах [Цепкова и др., 2008; Виноградова и др., 2010; Булохов и др., 2016].

Отмечена хорошая адаптация вида к разным условиям произрастания в новых местообитаниях, т. е. его довольно широкая толерантность к факторам абиотической среды, выраженная в достаточно высокой морфоструктурной однотипности особей вида. Наиболее благоприятны для вида свежие и достаточно освещённые местообитания с лёгкими почвами. Выявлена положительная слабая корреляция между высотой и биомассой растений и отрицательная средняя – между плотностью растений в сообществе и их биомассой. Эти данные свидетельствуют о том, что редко расположенные особи более крупные и образуют большую биомассу, чем плотно стоящие мелкие экземпляры вида.

Высокий инвазионный потенциал вида обусловлен способностью к быстрому ро-

сту и высокой семенной продуктивностью. *E. annuus* – апомиктический вид, средняя семенная продуктивность одного растения может составить порядка 4.0–7.5 тыс. семян. По некоторым данным одно растение может дать более 10 тыс. семян. Распространение семян происходит анемохорно и эпизоохорно [Решетникова и др., 2019; Кудрявцева и др., 2020]. По-видимому, способствует расселению вида автомобильный транспорт, поскольку вид наиболее часто обнаруживается в окрестностях крупных транспортных магистралей. В населённые пункты, а также по обочинам дорог, возможно, вид также распространяется с сеном, заготовленным на заражённых мелколепестником сенокосах.

Прогнозируется увеличение числа локалитетов *E. annuus* в Предуралье РБ в ближайшие годы, возможно дальнейшее проникновение вида в горно-лесную зону республики по автомобильным дорогам, где на сегодня известны лишь единичные случаи его обнаружения. Аналогичные процессы расширения вторичного ареала отмечены и другими авторами для Средней России [Виноградова и др., 2010], юга Сибири [Баранова, 2016] и в других регионах [Кудрявцева и др., 2020]. По-видимому, в южных степных районах РБ и в Зауралье вид не сможет натурализоваться, вследствие его мезофитного характера.

Заключение

E. annuus появился в экосистемах Республики Башкортостан недавно, но уже активно расселяется по залежам и низкотравным лугам в пределах бореальной и неморальной зон Предуралья РБ в условиях достаточного уровня атмосферных осадков, избегая засушливые территории. Основной вектор инвазии – автомобильные дороги, вдоль которых происходит расселение вида, имеет значение также уход из культуры.

В настоящее время вид представлен в Республике Башкортостан 67 локалитетами более чем в 20 районах Предуралья. *E. annuus* образует два типа ценозов: сообщества варианта *Phalacroloma annuum* ассоциации *Agrostio tenuis–Festucetum pratensis* на лугах и в старых посевах многолетних трав, и де-

риватное сообщество *Phalacroloma annuum–Cirsium setosum* [*Arrhenatheretalia elatioris/Artemisietea vulgaris*] в полуестественных нарушенных сообществах населённых пунктов региона и на залежах.

Высокие плотность и доля участия *E. annuus* в сообществах подтверждают его конкурентные преимущества перед местными видами растений, что приводит к изменению структуры фитоценозов и доминированию вида. Хорошей адаптации вида в новых условиях существования способствуют высокая семенная продуктивность, разнос семян ветром и, видимо, автомобильным транспортом и аллелопатические свойства растений. При этом вид не наносит существенного экономического и экологического ущерба экосистемам, поскольку поедается скотом как в зелёной массе, так и в сене, и не вытесняет полностью местные виды растений.

В дальнейшем, велика вероятность дальнейшего расселения *E. annuus* в малонарушенных, а также естественных луговых местообитаниях республики, особенно в северном и центральном Предуралье, но, возможно, также и в горно-лесной зоне РБ, где имеются подходящие для него местообитания. Необходимы дальнейший мониторинг уже образовавшихся и поиск новых локалитетов вида.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования», регистрационный номер 122033100041-9, в рамках государственного задания УФИЦ РАН № 075-00570-2401.

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. Распространение инвазионных видов рода *Ambrosia* L. на Южном Урале (Республика Башкортостан) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 3–12.
- Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Классификация сообществ с инвазионными видами на Южном Урале. IV Сообщества с видами рода *Solidago*, *Lupinus polyphyllus* и *Phalacroloa annuum* // Растительность России. 2019. № 36. С. 3–24.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Чёрная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 174 с.
- Абрамова Л.М., Миркин Б.М. Антропогенная эволюция растительности в Республике Башкортостан: масштабы процесса и подходы к управлению // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2000. Т. 5. № 3. С. 18–25.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Баймурзина З.М., Крюкова А.В. Некоторые особенности биологии и экологии инвазионного вида *Hordeum jubatum* L. (Poaceae, Liliopsida) на Южном Урале // Поволжский экологический журнал. 2019. № 1. С. 3–16. DOI: 10.35885/1684-7318-2019-1-3-16.
- Абрамова Л.М., Нурмиева С.В. К биологии инвазивного вида *Bidens frondosa* L. в Предуралье Республики Башкортостан // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 358–360.
- Абрамова Л.М., Нурмиева С.В. К экологии и биологии инвазивного вида *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. на Южном Урале и в Приуралье // Экология. 2014. № 4. С. 250. DOI 10.7868/S0367059714040027.
- Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В. Распространение и биология *Lupinus polyphyllus* Lindl. (Fabaceae) в Республике Башкортостан // Российский журнал биологических инвазий. 2023 а. Т. 16. № 1. С. 2–15. DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-02-15
- Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В., Нурмиева С.В. К биологии инвазионного вида *Impatiens glandulifera* Royle. (Balsaminaceae) в Республике Башкортостан // Российский журнал биологических инвазий. 2023 б. Т. 16. № 2. С. 3–15. DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-03-15
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н., Колдомова Е.А. Чёрная книга флоры Удмуртской Республики. М.; Ижевск, 2016. 67 с.
- Босек П.З. Растения Брянской области: Справочное пособие. Брянск: Приокское кн. изд-во, 1975. 464 с.
- Ботов А.Ю., Яцок В.Я., Сипливый Г.В., Сипливая Л.Е. Перспективы применения в медицине растений рода Мелколепестник // Традиционная медицина. 2013. № 2 (33). С. 43–49.
- Булохов А.Д., Ивенкова И.М. Фитоценотическая активность видов из рода *Erigeron* L. (Asteraceae) и рода *Oenothera* L. (Onagraceae) в Брянской области // Бюл. Брянского отд. Русского ботанического общества. 2013. № 2 (2). С. 47–54.
- Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н., Семенищенков Ю.А., Дайнеко Н.М. Синантропная растительность Сожско-Деснинского междуречья // Изв. Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18. № 5 (2). С. 198–205.
- Булохов А.Д., Клюев Ю.А., Панасенко Н.Н. Сообщества неофитов в Брянской области // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 5. С. 606–621.
- Булохов А.Д., Панасенко Н.Н. Распространение, фитоценотические связи и особенности онтогенеза *Erigeron annuus* (L.) Pers. в Брянской области // Бюллетень Брянского отд. Русского ботанического общества. 2017. № 1 (9). С. 23–30.
- 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., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: «ГЕОС», 2010. 512 с.
- Гергия Л.Г., Абрамова Л.М., Айба Э.А., Мустафина А.Н. Некоторые особенности биологии инвазионного вида *Erigeron annuus* L. в Абхазии // Вестник Пермского ун-та. Серия: Биология. 2019. № 4. С. 369–375.
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Материалы к списку инвазионных растений флоры Оренбургской области. // Вестник Оренбургского гос. педагогического ун-та. Электронный научный журнал. 2019. № 1 (29). С. 1–10.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Труды Центрально-Чернозёмного государственного заповедника им. проф. В.В. Алёхина. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Ч. 1. Вып. 7. 512 с.
- Дербуш О.Г. Молекулярно-генетическое исследование фенотипически различных форм *Erigeron annuus* L. // International innovation research: Сб. статей победителей VI Междунар. науч.-практ. конф. М., 2017. С. 41–44.
- Ескина Т.Г., Акатов В.В., Акатова Т.В. Состав и видовое богатство фитоценозов залежей с доминированием чужеродных видов (бассейн р. Белая, Западный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 2. С. 55–67.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1989. 146 с.

- Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово, 2004. 388 с.
- Казакова М.В., Бобылёв М.А. О распространении и разнообразии *Erigeron annuus* L. S.L. в Рязанской области // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2022: Материалы межрегиональной научной конф., посвящ. 140-летию со дня рождения основателя Центрально-Чернозёмного заповедника проф. В.В. Алёхина. 2022. С. 140–144.
- Кудрявцева Е.И., Виноградова Ю.К., Витинг К.Б., Козырева А.М., Нефёдова А.Д., Петраш Е.Г., Стукалов А.С., Шейнова А.Д., Решетникова Н.М. Расселение *Erigeron annuus* (L.) Pers. – анализ причин репродуктивного успеха // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 2. С. 47–62.
- Кулаичев А.П. Методы и средства анализа данных в среде Windows. STADIA 6.0. М.: Информатика и компьютеры, 1996. 257 с.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-изд. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2014. 653 с.
- 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 науч. изд. КМК, 2020. 576 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012, 412 с.
- Мехтиева Н.П., Дадашова А.Г., Ализаде В.М. *Phalacrologoma annuum* (Asteraceae) – новый вид для флоры Азербайджана // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 5. С. 689–692.
- Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений европейской России. М.: ИГ РАН, 2013. (Электронный ресурс) // (<http://geocnt.geonet.ru/googlemap>). Проверено 22.12.2023.
- Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Конспект адвентивных видов Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Изд. ТвГУ, 2009. 473 с.
- Панасенко Н.Н. К биологии *Erigeron annuus* (L.) Pers. в Брянской области // Бюллетень Брянского отд. Русского ботанического общества. 2018. № 1 (13). С. 44–51.
- Полуянов А.В. Флора Курской области. Курск: Кур. гос. ун-т, 2005. 263 с.
- Прохоров В.Н., Карасёва Е.Н., Бабков А.В., Сак М.М., Азза М.Д. Инвазионный потенциал некоторых видов растений из рода Мелколепестник (*Erigeron* L.). (Электронный ресурс) // Ботаника. Исследования. 2022. № 51. С. 194–201.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. Чёрная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга: ООО «Ваш Домъ», 2019. 342 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 630 с.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: Учебник. 3-е изд. М.: ООО «Бином-Пресс», 2008. 512 с.
- Харитонцев Б.С. Дополнения к флоре Брянской области // Биол. науки. 1986. № 12. С. 63–65.
- Цвелёв Н.Н. Флора европейской части СССР. Т. 7. СПб., 1994. С. 114–127.
- Цепкова Н.Л., Абрамова Л.М., Таумурзаева И.Т. О новых рудеральных синтаксонах Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2014. № 23 (194). С. 18–24.
- Цепкова Н.Л., Кучмезова И.Т., Абрамова Л.М. Некоторые ассоциации рудеральной растительности г. Нальчика (Кабардино-Балкария) // Растительность России. 2008. № 12. С. 97–103.
- Чекман М.В., Оптасюк О.М. Ультроструктура поверхности листьев *Phalacrologoma annuum* Dumort. (Asteraceae) флоры Украины // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Материалы III междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 221–224.
- Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. Тула: Гриф и К, 2008. 274 с.
- Шлыкова Н.А., Третьякова А.С., Груданов Н.Ю. *Erigeron annuus* (L.) Pers. – новый вид во флоре Свердловской области / Ботанический сад УрО РАН. Екатеринбург, Россия, 2020. С. 577–579.
- Charles K. Herbal Medicine of the American Southwest / K. Charles. USA, 2006. P. 37–39.
- Flora of North America, 2020 (Electronic resource) // (<http://www.efloras.org/>). Проверено 22.12.2023.
- Fabbro C.D., Gusewell S., Prati D. Allelopathic effects of three plant invaders on germination of native species: a field study // Biol. Invasions. 2013. 8 p.
- Li X., Yang M., Han Y.F., Gao K. New sesquiterpenes from *Erigeron annuus* // Planta Med. 2005. Vol. 71. P. 268–272.
- Noyes R.D., Allison J.R. Cytology, ovule development and pollen quality in sexual *Erigeron strigosus* (Asteraceae) // Int. J. Pl. Sci. 2005. P. 49–59.
- Pshegusov R., Chadayeva V., Nazranov K., Nazranov B. Invasion of *Erigeron annuus* (L.) Pers. in the hay and pasture meadows of the Greater Caucasus: modeling of the current and predicted distribution // В сб.: E3S Web of Conferences. Сер. “International Scientific and Practical Conference “Development of the Agro-Industrial Complex in the Context of Robotization and Digitalization of Production in Russia and Abroad”, DAIC 2020. С. 4001.
- Sennikov A.N., Kurtto A. The taxonomy and invasion status assessment of *Erigeron annuus* s.l. (Asteraceae) in East Fennoscandia. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 2019. P. 40–59.

Tunaitienė V., Patamsyte J., Naugzemys D., Kleizaite V., Cesniene T., Rancelis V., Zvingila D. Genetic and allelopathic differences between populations of daisy

fleabane *Erigeron annuus* (L.) Pers. (Asteraceae) from disturbed and stable habitats // Biochemical Systematics and Ecology. 2017. Vol. 70. P. 294–303.

DISTRIBUTION AND BIOLOGY OF THE INVASIVE SPECIES *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. IN THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

© 2024 Abramova L.M., Rogozhnikova D.R.*, Mustafina A.N., Golovanov Y.M.,
Kryukova A.V.

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

The distribution, morphometric and population characteristics of invasive species *Erigeron annuus* (L.) Pers. s.l. in the Republic of Bashkortostan are analyzed. Twenty five localities of the species were identified and surveyed in 9 regions of the republic. It has been shown that the main vector of *E. annuus* invasion is its spontaneous spread through abandoned fields and along highways. The density of *E. annuus* plants in coenopopulations ranges from 1.7 to 17.2 ind./m². The above-ground biomass of the species is low – 68.5–151.0 g/m². The proportion of the species in community ranges from 39.3 to 77.9%. When introduced into phytocenoses, it forms a variant of *Phalacroloma annuum* of the association *Agrostio tenuis–Festucetum pratensis* Yamalov 2005, or a derivative community of *Phalacroloma annuum–Cirsium setosum* [*Arrhenatheretalia elatioris/Artemisietea vulgaris*]. An increase in number of localities of the species in the Cis-Ural region of Republic of Bashkortostan is predicted for the coming years.

Key words: *Erigeron annuus* (L.) Pers., alien species, coenopopulation, morphometric parameters, variability.

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТИЧЕСКОГО АРЕАЛА ЯСЕНЕВОЙ УЗКОТЕЛОЙ ЗЛАТКИ *AGRILUS PLANIPENNIS* FAIRMAIRE (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В СЕВЕРНОМ ПОЛУШАРИИ

© 2024 Баранчиков Ю.Н.^{а, *}, Добролюбов Н.Ю.^{б, **}, Семенов С.М.^{б, ***}

^а Институт леса им. В.Н. Сукачёва ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, 660036, Россия

^б Институт глобального климата и экологии имени академика Ю.А. Израэля, Москва, 107258, Россия
e-mail: *baranchikov_yuri@yahoo.com; **dobronik@yandex.ru; ***SergeySemenov1@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.07.2024. После доработки 16.08.2024. Принята к публикации 25.08.2024

Климатический ареал вида – совокупность точек географического пространства, в которых климат допускает устойчивое существование популяций вида при благоприятном сочетании остальных факторов динамики численности. Для Северного полушария с помощью специальной совокупности климатических предикторов рассчитан климатический ареал ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* (ЯУЗ) – опасного инвазионного вредителя ясеневых насаждений. Расчёты проводились для климатов 1990–1999 гг., 2030–2039 гг. и 2050–2059 гг. в условиях сценария SSP7.0, описывающего достаточно умеренное антропогенное воздействие на климат. Построены карты-схемы, на которых также обозначены современные зоны распространения ЯУЗ. В Северной Америке она заселила почти две трети своего климатического ареала. Нет оснований полагать, что эта экспансия будет остановлена. В первичной зоне распространения вида – в Восточной Азии – и в Европе климатический ареал также не освоен полностью. Дальнейшая экспансия ЯУЗ в её первичной зоне распространения ожидается незначительной из-за сдерживания всем комплексом биологических факторов – коэволюционных ограничителей её численности. Напротив, в Европе вид сможет дойти до атлантического побережья, поскольку такие ограничители там либо отсутствуют, либо только формируются. Как показывают расчёты, при дальнейшем изменении глобального климата доминирующей тенденцией будет продвижение северных границ климатического ареала ЯУЗ на север. При этом на территории России ожидается также его расширение в азиатскую часть, в Сибирь, вдоль широтной полосы в интервале широт 50–60° с пригодным для *A. planipennis* климатом. Уже в 2030–2039 гг. в восточном направлении эта полоса достигнет Красноярского края и далее будет распространяться к востоку. Поэтому при устройстве искусственных насаждений ясеня в этой области целесообразно не использовать неустойчивые к этому вредителю виды ясеня.

Ключевые слова: ясеневая изумрудная узкотелая златка, *Agrilus planipennis*, климатический ареал, Евразия, Северная Америка, изменения климата, сдвиг границ ареала.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-014-026

Введение

В век глобализации инвазионные виды являются одной из значительных угроз биоразнообразию и функционированию лесных экосистем [Brockhoff, Liebhold, 2017; Seidl et al., 2018; Invasive..., 2021]. Они часто служат источником огромных экономических потерь, связанных как непосредственно с причинённым вредом, так и с мероприятиями по их контролю и профилактике. Примером подобного вида-инвайдера может служить восточноазиатский жук ясеневая изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: BUPRESTIDAE), далее ЯУЗ.

В своём первичном ареале в Восточной Азии (восточный Китай, Корейский полуостров, Япония и юг российского Дальнего Востока) ЯУЗ не причиняет существенного ущерба местным видам растений-хозяев: ясеням манчжурскому *Fraxinus manchshurica* Rupr. и китайскому *F. chinensis* Roxb. Эти ясени достаточно устойчивы к данному вредителю. Однако, в этом регионе, например, в Китае, ЯУЗ даёт вспышки массового размножения на плантациях и в городских посадках интродуцированных североамериканских ясеней, в первую очередь ясеня пенсильванского *F. pennsylvanica* Marshall. До 1999 г. эти

очаги были сосредоточены в основном на территориях южнее провинции Цзилинь, но в настоящее время они занимают обе северо-восточные провинции Цзилинь и Хейлуцзян [Dang et al., 2022].

Вторичный ареал *A. planipennis* занимает к настоящему времени огромные территории Северной Америки и Восточной Европы [Sun et al., 2024]. В этих частях света, согласно дендрохронологическим датировкам, вид появился практически одновременно в начале 1990-х [Siegert et al., 2014; Баранчиков и др., 2016]. Он был официально обнаружен в 2002 г. в США (Детройт, Мичиган) и в 2003 г. в России (Москва) [Haack et al., 2015].

В Северной Америке к 2024 г. вредитель уничтожил или сильно повредил насаждения из доминирующих видов ясеней *Fraxinus americana* L., *F. pennsylvanica*, *F. nigra* Marshall, *F. quadrangulata* Michx., *F. profunda* Bush. и других [Anulewicz et al., 2008] в 36 штатах США и шести провинциях Канады [Sun et al., 2024; CFIA, 2024]. Ежегодные потери от ЯУЗ в США превысили 1.6 млрд долларов, при этом потери промышленной древесины составили менее 1% от этой суммы. Основной урон нанесён бюджетам отдельных штатов; выросла стоимость проживания и упала цена недвижимости в районах с погибшими ясенями [Aukema et al., 2011].

В Европе к настоящему времени пострадали насаждения из интродуцированного *F. pennsylvanica* и местного *F. excelsior* L. в 21 субъекте Российской Федерации и минимум в трёх областях Украины [Баранчиков, Пономарёв, 2024]. В России потери от ЯУЗ приводятся лишь для Москвы (только объекты уличного и паркового озеленения без придомовых посадок) и Санкт-Петербурга. Они составили, соответственно, 17 млрд руб. за период с 2008 по 2014 г. [Гниненко, Клюкин, 2016] и 270 млн рублей за 2020–2022 гг. [Селиховкин и др., 2023]. При этом принципы расчётов различны и результаты порой приблизительны [Kirichenko et al., 2021].

Златка внесена в карантинные списки большинства стран Северного полушария [EPPO, 2013; EFSA, 2020]. В США, несмотря на значительные достижения в изучении этого вида и усилия по сдерживанию его

распространения, внутренний федеральный карантин к настоящему времени отменён в связи с бесперспективностью. Вредитель распространился от восточного побережья до центра страны, а очаги отдельных «десантов» были обнаружены в 2022 г. на западном побережье США, в Орегоне [Emerald Ash Borer Information, 2024; Maze et al., 2024]. В Европе вторичный ареал *A. planipennis* простирается от Волги до Днепра [Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2022a; Баранчиков, Пономарёв, 2024] и, расширяясь со скоростью 12–40 км/год [Straw et al., 2013], вскоре может достичь побережья Атлантики [Evans et al., 2020]. Продвижению вредителя способствует не только наличие неустойчивого к заражению растения-хозяина [Gougherty, Davies, 2022], но и особенности климата и его изменения.

В связи с этим важно выявить климатически благоприятные зоны для распространения ЯУЗ и их изменения при разных сценариях изменения климата. Такие исследования проводились как на региональном уровне [Sobek-Swant et al., 2012; Flø et al., 2015; Valenta et al., 2015; Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2018; Dang et al., 2021; Barker et al., 2023; Meshkova et al., 2023], так и для европейской части континента Евразия [Rossi et al., 2024].

В настоящей статье нами впервые сделана попытка выявить климатический ареал *A. planipennis* и его возможные изменения в будущем в условиях меняющегося климата в Северном полушарии в целом.

Материал и методика

В контексте глобального распространения фитофагов безусловно важны географические барьеры: океаны, горы, пустыни и пр. [Francic et al., 2023]. Однако в современных условиях, при многократно возросшей интенсивности перевозок на большие расстояния внутри континентов и между континентами, человек невольно способствует преодолению этих барьеров. Наиболее важными факторами являются наличие кормовых растений и климатические условия. Среди климатических факторов градиенты температурных параметров часто оказываются более важными для формирования ареалов насекомых-фи-

тофагов, чем градиенты параметров осадков [Chesters et al., 2019].

Потепление климата приводит к ограничению развития златок рода *Agrilus* одним сезоном вместо двух [Duan et al., 2021] и продвижению границ вторичного ареала к северу при наличии там видов кормовых растений [Reed et al., 2018]. Южная граница также может сдвинуться к северу, если зимние температуры не позволят продлить холодный период для успешного прохождения облигатной диапаузы личинок [Fick, MacQuarrie, 2018; Duan et al., 2021]. Помимо прочего, изменение климата может повлиять на видовой состав и эффективность комплекса паразитоидов ЯУЗ [Gould et al., 2020; Duan et al., 2021].

Таким образом, климат многообразно влияет на развитие *A. planipennis* на разных фазах онтогенеза и на ее экологическое взаимодействие с другими видами. Так, например, в работе [Barker et al., 2023] приведены весьма детальные данные о влиянии гидрометеорологических факторов на развитие ЯУЗ. Однако такой подход пока не может применяться для оценок ареалов в континентальном и глобальном масштабе. Ведь надёжных гидрометеорологических данных суточного и большего разрешения в таком масштабе не имеется, в особенности в отношении будущих климатов.

В связи с этим в данной работе избран путь прямой оценки климатического ареала вида, т. е. совокупности точек географического пространства, в которых климат допускает устойчивое существование вида при благоприятном сочетании остальных факторов динамики численности. Напомним, что климат – статистическая характеристика погоды за значительный промежуток времени, в данном исследовании – 10 лет.

Ранее была предложена методология описания климатических ареалов видов с помощью климатических предикторов [Семенов и др., 2006]. Это специфическая для вида совокупность собственно гидрометеорологических параметров (приземной температуры, суммы осадков и т. д.) и/или же вычисленных на их основе прикладных климатических индексов (сумма эффективных температур, гидротермические коэффициенты и т. д.). Такая совокупность характеризует требование вида

к климату среды обитания. Как совокупность, так и критические границы параметров берутся из научных публикаций специалистов-экологов. Виды-инвайдеры сначала распространяются в пределах климатического ареала, поэтому фактическая зона распространения составляет лишь часть его. Впоследствии, при изменении климата изменяется и климатический ареал.

В последующем эта методология была разработана в направлении учёта неопределённости оценки [Семенов и др., 2020; Богданович, Семенов, 2023; Добролюбов и др., 2023]. Для промежутка времени в I лет и L имеющихся реализаций климата этого промежутка времени (их часто целый ансамбль в случае, если это результаты моделирования) для каждой точки географического пространства (на практике – для каждого узла пространственной сетки) статистическими методами оценивалась вероятность того, что эта точка принадлежит климатическому ареалу. Оценка основывается на числе лет n , для которых все требования вида к климату выполнены, из всей совокупности $N = I \times L$ лет.

Для описания климатического ареала *A. planipennis* в данной работе выбраны следующие климатические предикторы:

- Сумма эффективных температур (СЭТ) с порогом $10\text{ }^{\circ}\text{C} > 700\text{ }^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут}$ [Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2022b]; суммирование превышений среднесуточными значениями температуры воздуха в приповерхностном слое порога $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ производится по всему календарному году;

- Минимальная среднесуточная температура $> -34\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2020];

- Максимальная среднесуточная температура $< 38\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Barker et al., 2023].

К этим предикторам добавлены следующие, характеризующие кормовое растение – ясень [Афонин, Соколова, 2018]:

- Гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова > 0.7 ;

- Среднемесячная температура самого холодного месяца $> -18\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Приведённое в источнике требование СЭТ > 500 не использовалось, поскольку оно слабее первого условия для ЯУЗ.

К этим биологически существенным требованиям к климату добавлено формальное требование, чтобы среднемесячная температура января не превосходила 9 °С. Это ограничивает распространение *A. planipennis* в тропической зоне Северного полушария.

Расчёты климатических ареалов выполнялись с помощью системы RANGES, разработанной в Институте глобального климата и экологии имени акад. Ю.А. Израэля [Семёнов и др., 2020; Богданович, Семёнов, 2023; Дობролюбов и др., 2023].

Оценка климатического ареала ЯУЗ выполнена для трёх климатов, соответствующих 1990–1999 гг. (базовый период), 2030–2039 гг. и 2050–2059 гг. При этом использовались результаты расчёта климата, полученные с помощью глобальной климатической модели Института вычислительной математики РАН им. Г.И. Марчука в условиях сценария SSP7.0, любезно предоставленные Е.М. Володиным. Это сценарий умеренного антропогенного воздействия на климатическую систему Земли. Расчётный климат представлен пятью климатическими траекториями. Тем самым в данном случае $N = 50$, т. е. числу лет (10), умноженному на число траекторий (5). С этими данными была проведена коррекция, описанная в работе [Богданович и др., 2021]. Цель коррекции – максимальное соответствие расчётного климата 1990–1999 гг. результатам наблюдений, описанных в работе [Harris et al., 2020].

Полученные оценки вероятностей могут находиться в пределах полуинтервалов (0; 0.33], (0.33; 0.66], (0.66; 0.90], (0.90; 0.99], (0.99; 1.00]. Следуя традиции, принятой в научных докладах Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК), принадлежность словесно характеризуется соответственно следующим образом: «маловероятно», «средне вероятно», «вероятно», «весьма вероятно», «практически достоверно» [Mastrandrea et al., 2010].

В соответствии с [Богданович и др., 2021] результаты расчётов, а именно вероятность того, что определённая точка географического пространства принадлежит климатическому ареалу, далее представляется в виде балльной оценки. При балльной оценке категориям

маловероятно, средне вероятно, вероятно, весьма вероятно и практически достоверно присваиваются баллы 0, 1, 2, 3 и 4, соответственно. При картографическом отображении этим категориям соответствуют цвета: белый, жёлтый, тёмно-жёлтый, коричневый и тёмно-коричневый.

Изменение климата отражается в изменении балльных значений. Разности балльных значений могут быть (–4), (–3), (–2), (–1), 0, 1, 2, 3 и 4. Им соответствуют следующие вербальные характеристики: уменьшение (очень сильное, сильное, среднее, слабое), изменение не выявлено, увеличение (слабое, среднее, сильное, очень сильное). При картографировании этим значениям соответствуют следующие цвета: тёмно-зелёный, зелёный, светло-зелёный, салатовый, белый, розовый, красный, тёмно-красный, фиолетовый.

Для картографического отображения использовалась система QGIS и основа, предоставленные в INTERNET для свободного использования.

Результаты и обсуждение

Расчитанный нами климатический ареал ЯУЗ, соответствующий климату 1990–1999 гг., фрагментирован. Как и современная территория фактического распространения он состоит из трёх крупных частей – восточноазиатской, европейской и североамериканской (рис. 1). Штриховкой здесь и на последующих рисунках указана современная, на 2022–2023 гг., территория распространения *A. planipennis* в первичном ареале вида в Восточной Азии [Orlova-Bienkowskaja, Volkovitsh, 2018, с дополнениями] и в его вторичном ареале в Северной Америке [Emerald Ash Borer Information, 2022] и в Европе [Звягинцев и др., 2023; Баранчиков, Пономарёв, 2024].

На рис. 2 представлены тенденции изменения климатического ареала ЯУЗ в Восточной Азии: на рис. 2А – изменения в 2030–2039 гг. против 1990–1999 гг., а на рис. 2В – изменения в 2050–2059 гг. против 1990–1999 гг. Следует отметить, что на севере первичного ареала, на территории российского Дальнего Востока даже в настоящее время *A. planipennis* не занимает весь ареал своего

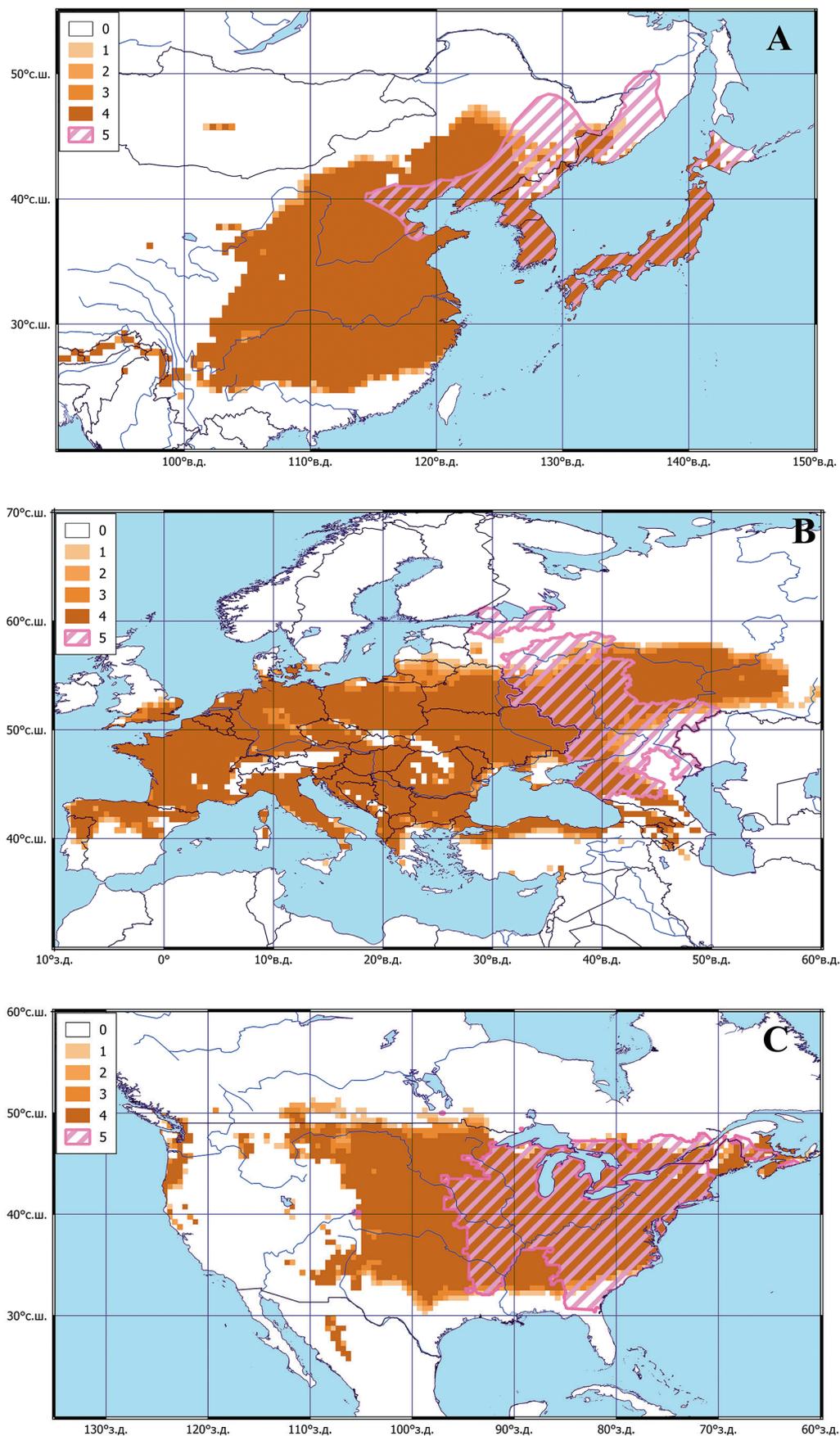


Рис. 1. Расчетный климатический ареал ЯУЗ в её первичной (А) и вторичной областях распространения (В и С), соответствующий климату 1990–1999 гг. (сплошная заливка), и современное распространение (штриховка). Обозначения вероятности принадлежности точки климатическому ареалу: 0 – маловероятно, 1 – средне вероятно, 2 – вероятно, 3 – весьма вероятно, 4 – практически достоверно; 5 – современное распространение.

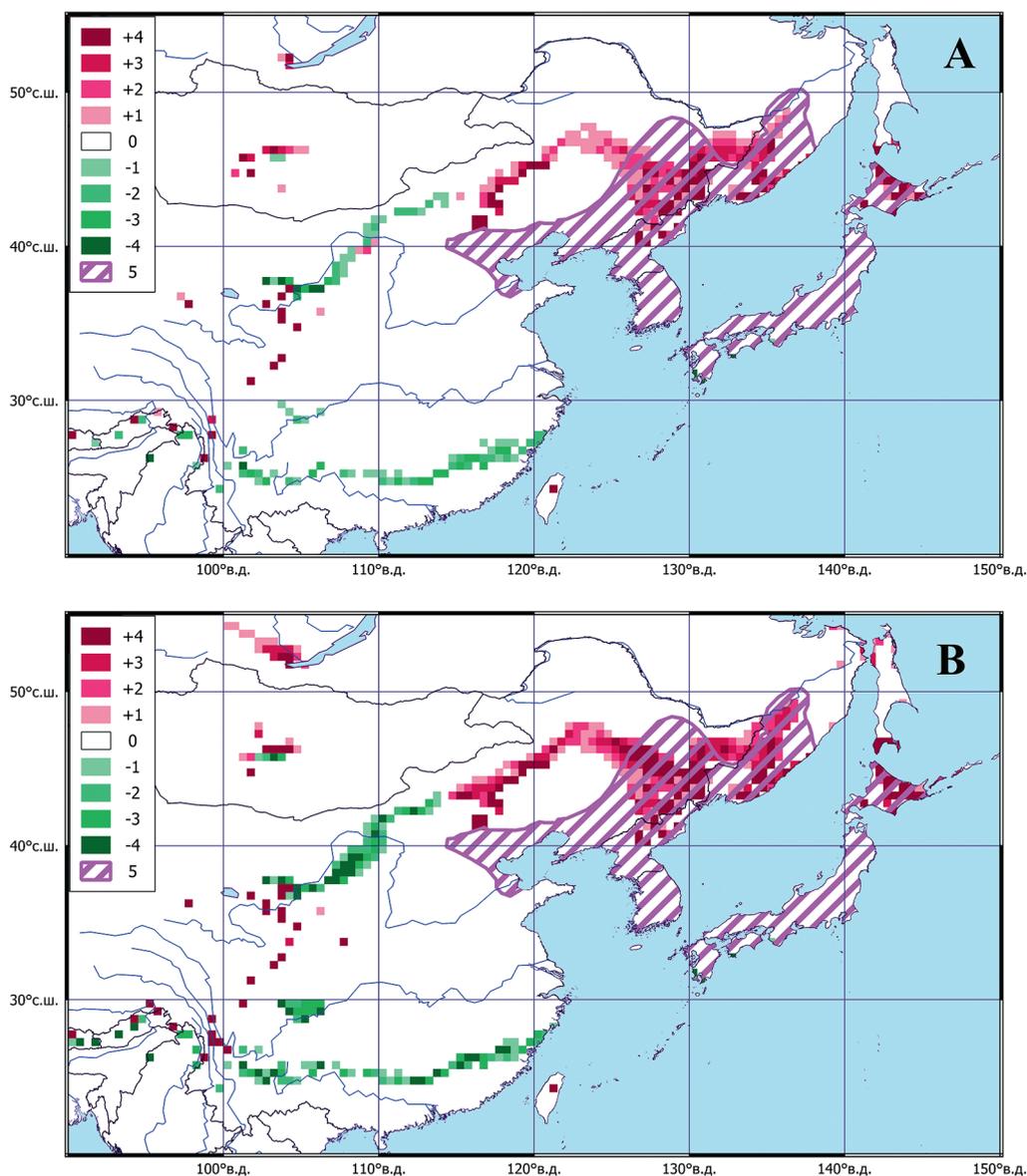


Рис. 2. Изменения вероятности принадлежности точки географического пространства к климатическому ареалу ЯУЗ в Восточной Азии: А – климат 2030–2039 гг. vs. климат 1990–1999 гг.; В – климат 2050–2059 гг. vs. климат 1990–1999 гг.; балльным значениям (–4), (–3), (–2), (–1), 0, 1, 2, 3 и 4 соответствуют категории: уменьшение (очень сильное, сильное, среднее, слабое), изменение не выявлено, увеличение (слабое, среднее, сильное, очень сильное).

основного кормового растения – ясеня манчжурского *F. mandshurica* (простирается на север до устья Амура, 59°59' с. ш. [Николаев, 1981]). До начала XXI в. (1935–1989 гг.) данный фитофаг был распространён лишь на самом юге Приморского края [Волкович, 2007; Юрченко, 2016]. К 2014 г., уничтожив искусственные посадки ясеня пенсильванского во Владивостоке и Хабаровске, ЯУЗ существенно продвинулась на север до п. Джонка на Амуре (49°40' с. ш. [Юрченко, 2016]). Это вполне укладывается в тенденцию изменения северной границы ее климатического ареала в первой половине XXI в., представленную

на рис. 2А. Заметим, однако, что северная граница климатического ареала *A. planipennis* на Дальнем Востоке определяется требованием ЯУЗ к обеспеченности теплом ($CЭТ > 700$ °C·сут), а не наличием кормового растения (*F. mandshurica* распространён и севернее). В связи с этим, как показал расчёт, изменения климатического ареала, представленные на рис. 2А, весьма умеренные по сравнению с изменениями в Европе и Северной Америке, которые обсуждаются далее. Ко второй половине XXI в. существенных изменений в климатическом ареале ЯУЗ в Восточной Азии не предвидится (рис. 2В).

На рис. 1В представлен расчётный климатический ареал *A. planipennis* в Европе, Сибири и Передней Азии в 1990–1999 гг. и современная зона фактического распространения (штриховкой покрыты территории административных единиц России и Украины, в которых найдена ЯУЗ к началу 2023 г.). В конце 2023 г. она была обнаружена в Киеве [Strygun et al., 2023]. Из рисунка видно, что уже к концу XX в. климатический ареал вида занимал практически всю Европу за исключением Испании и Португалии (кроме их северных частей), центра и севера Англии, стран Скандинавии и Прибалтики, севера европейской части России. Ясень обыкновенный *F. excelsior* – существенный компонент озеленения населённых пунктов Западной Европы. Так, участники проекта COST из 29 стран этого региона учли около 401 млн деревьев на улицах европейских населённых пунктов. Они принадлежали к 152 семействам, 682 родам и 3510 видам. Ясень обыкновенный по числу деревьев занимал третье место (4.2%) вслед за дубом *Quercus robur* L. (4.8%) и клё-

ном *Acer platanoides* L. (4.9%) [Augustinus et al., 2024].

В начале XXI в. северная граница расчётного климатического ареала *A. planipennis* в Европе существенно сдвигается на север. Эта тенденция отражена на рис. 3А, где представлены изменения расчётного климатического ареала ЯУЗ в 2030–2039 гг. по отношению к 1990–1999 гг. Он распространяется на страны Прибалтики, Данию, юг Швеции, Ирландию, центр Англии и территории на европейской части России до 60° с. ш. Эта тенденция подтверждается регистрацией очагов инвайдера в Ярославле (с 2013 г.) [Orlova-Bienkowskaja, 2014] и в Санкт-Петербурге (с 2020 г.) [Волкович, Суслов, 2020]. При этом первые повреждения златкой в окрестностях Санкт-Петербурга датируются 2014 г. [Баранчиков, 2020]. Интересно, что результат нашего расчёта в значительной степени совпадает с результатом расчёта потенциального ареала вида в 2001–2018 гг., выполненного в работе [Rossi et al., 2024].

Часть климатического ареала *A. planipennis* в Европе, первоначально расположенная к

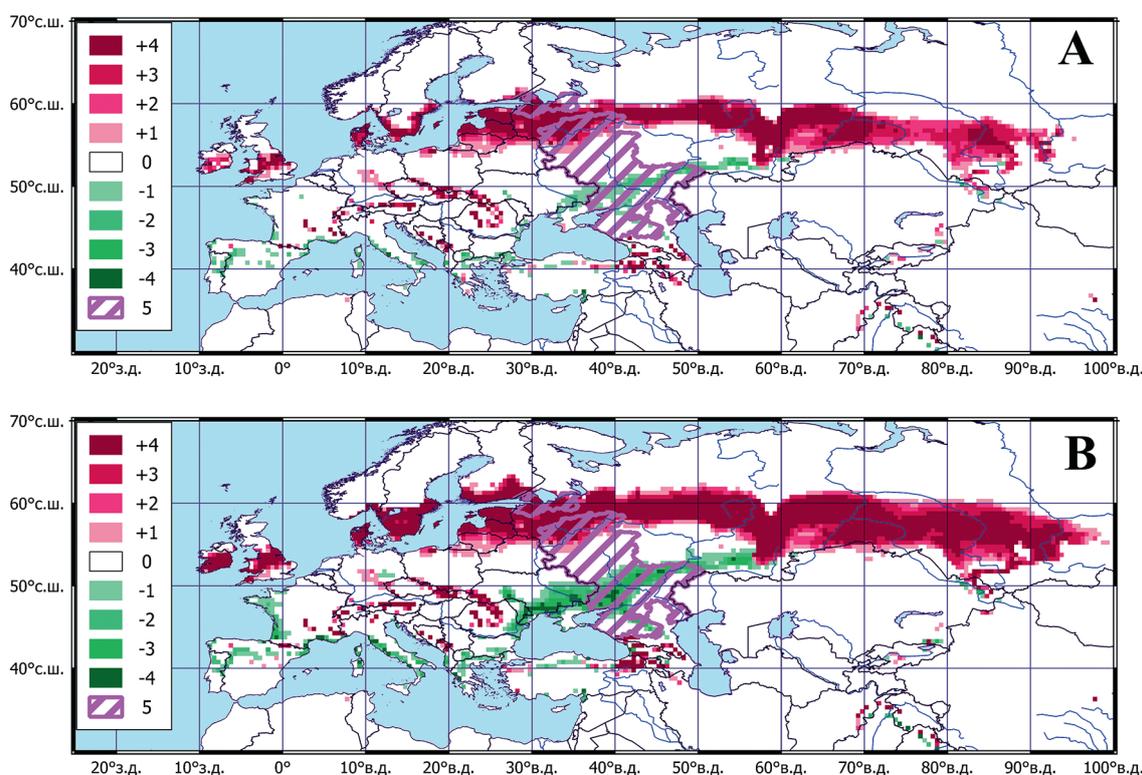


Рис. 3. Изменения вероятности принадлежности точки географического пространства к климатическому ареалу ЯУЗ в Европе, Передней Азии и Сибири: А – климат 2030–2039 гг. vs. климат 1990–1999 гг.; В – климат 2050–2059 гг. vs. климат 1990–1999 гг.; балльным значениям (–4), (–3), (–2), (–1), 0, 1, 2, 3 и 4 соответствуют категории: уменьшение (очень сильное, сильное, среднее, слабое), изменение не выявлено, увеличение (слабое, среднее, сильное, очень сильное).

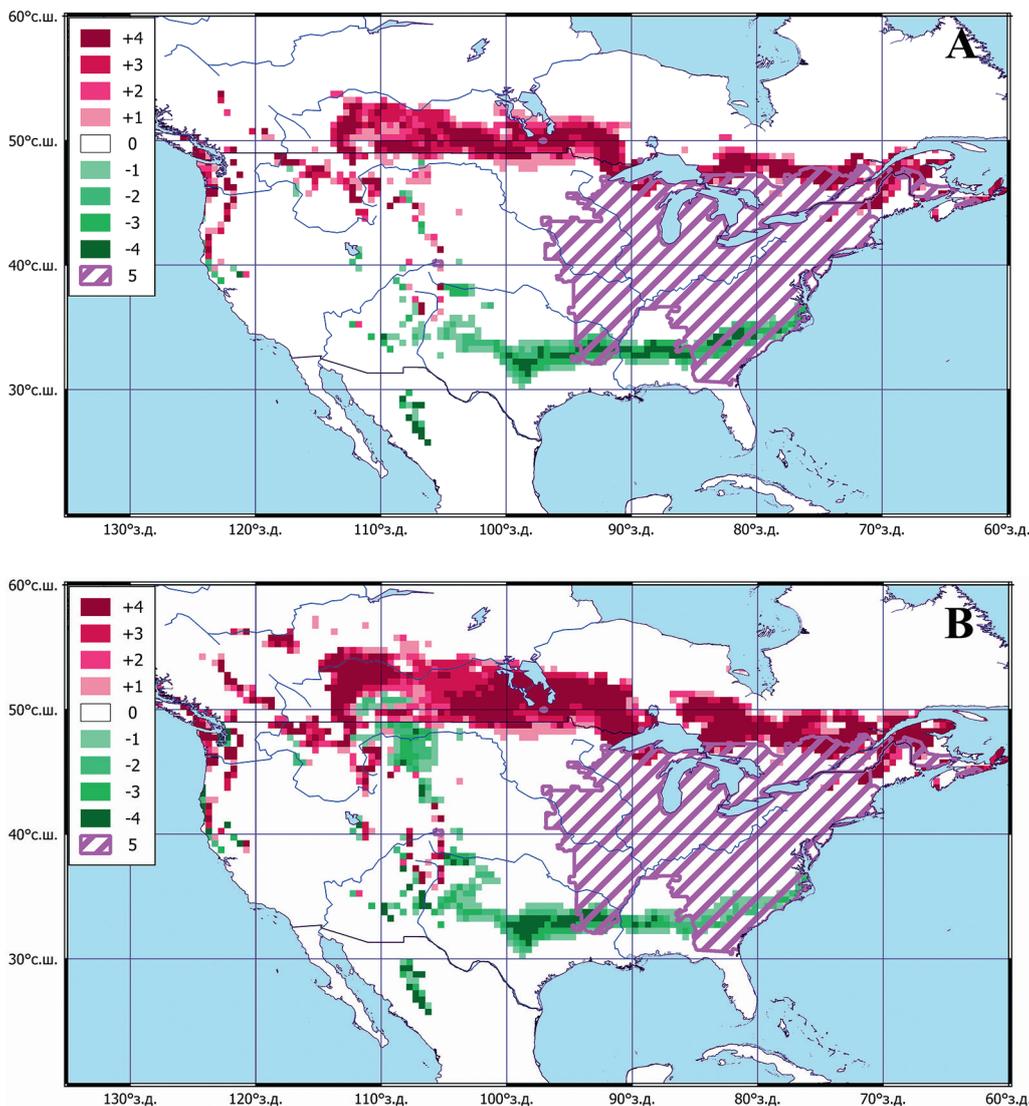


Рис. 4. Изменения вероятности принадлежности точки географического пространства к климатическому ареалу ЯУЗ в Северной Америке: А – климат 2030–2039 гг. vs. климат 1990–1999 гг.; В – климат 2050–2059 гг. vs. климат 1990–1999 гг.; балльным значениям (–4), (–3), (–2), (–1), 0, 1, 2, 3 и 4 соответствуют категории: уменьшение (очень сильное, сильное, среднее, слабое), изменение не выявлено, увеличение (слабое, среднее, сильное, очень сильное).

востоку от современной зоны её распространения в полосе между 53 и 57° с. ш., с дальнейшим потеплением климата продвигается на восток в Западную и далее в Восточную Сибирь. Это отражено на рис. 3А и 3В, на которых представлены изменения расчётного климатического ареала ЯУЗ соответственно в 2030–2039 гг. и 2050–2059 гг. по отношению к 1990–1999 гг. В городских посадках на этой территории нередок ясень пенсильванский. Эта порода третья по числу деревьев в Екатеринбурге (Средний Урал) (А.Г. Ширяев, личное сообщение) и она достаточно обычна на улицах и в парках таких сибирских городов как Тюмень [Видякина и др., 2013], Новосибирск, Барнаул и Красноярск [Чиндяева и др.,

2018]. В Абакане (Республика Хакасия) в последние годы тополя массово заменяют также на ясень пенсильванский [В Абакане..., 2019]. Ясень европейский *F. excelsior* за Уралом не встречается: он существенно менее морозостоек, нежели ясень пенсильванский [Huxley, Griffiths, 1992]. При этом удивляет отсутствие даже попыток использовать в озеленении городов востока Европы и Сибири устойчивые к ЯУЗ восточноазиатские виды ясеней.

На рис. 1С представлен расчётный (на 1990–1999 гг.) климатический ареал ЯУЗ в Северной Америке и фактическая зона её распространения. Завезённая в штат Мичиган в середине 1990-х, к настоящему времени она освоила большую, восточную часть кли-

матического ареала. В начале XXI в. расширила свою зону обитания на север, проникнув в канадские провинции Онтарио (в 2002 г.), Манитоба (в 2017), Новая Шотландия, Нью-Брунсуик (в 2018) и Квебек (в 2019 г.) [CFIA, 2024].

В конце XX в. небольшие участки климатического ареала наметились на западном побережье – в штатах Орегон и Вашингтон, а также в прилегающей юго-западной части территорий Канады (рис. 1С). К настоящему времени эта тенденция в распространении инвайдера усилилась, что отразилось на расположении расчётного климатического ареала в 2030–2039 гг. (рис. 4А). Сейчас часть этих регионов уже освоена златкой: в Орегоне она появилась в 2022 г., в Ванкувере (Британская Колумбия) в 2024-м [Emerald Ash Borer Information. 2022; CFIA, 2024]. Небольшие участки климатического ареала расположены также на севере Мексики. К середине XXI в. климатический ареал вида существенно расширится на север до 55-й параллели (рис. 4В) в южных частях канадских провинций Альберта, Саскачеван и Манитоба. Его северная граница практически совпадет с северной границей ареала ясеня *F. pennsylvanica*, а к северу и северо-востоку от Великих озёр – с границей ареала *F. nigra* [ForeCASTS..., 2016].

Заключение

Наши результаты подтверждают заключение американских экспертов: «Что касается инвазионных лесных вредителей, ЯУЗ вполне может представлять собой наихудший сценарий» [Herms, McCullough, 2014].

Действительно, в настоящее время не существует климатических препятствий для дальнейшего распространения *A. planipennis* в Европе. При этом все три вида европейских ясеней (*F. excelsior*, *F. ornus* L. и *F. angustifolia* Vahl) неустойчивы к этому вредителю [Баранчиков и др., 2014].

В России ЯУЗ вскоре будет найдена на черноморском побережье, а её распространение на север ограничено лишь наличием в посадках ясеня пенсильванского. Наибольшую опасность представляет восточная широкая полоса климатического ареала, захватывающая Средний и Южный Урал и юг Сибири

вплоть до Енисея. Населению крупных городов в этих регионах (Екатеринбурга, Тюмени, Новосибирска, Барнаула, Красноярска и др.) следует внимательно отслеживать состояние деревьев ясеня пенсильванского и, по возможности, начать менять его на ясень манчжурский, устойчивый к инвайдерам.

В ходе текущего десятилетия вполне возможно появление ЯУЗ и на юге Западной Азии: в Казахстане, Турции и Иране. На это указывали и ранее [Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2022a], исходя, однако, лишь из наличия там кормовых растений вредителя.

В Северной Америке *A. planipennis* заселила почти две трети своего климатического ареала. Нет основания полагать, что эта экспансия будет остановлена, несмотря на существенные успехи в разработке биологических методов борьбы с этим вредителем в США [Duan et al., 2022].

В первичной зоне распространения ЯУЗ в Восточной Азии климатический ареал также не освоен полностью, но её распространение тут сдерживается всем комплексом биологических факторов – коэволюционных ограничителей её численности: как устойчивостью местных видов ясеней, так и эффективным комплексом патогенов и паразитоидов [Sun et al., 2024]. На Дальнем Востоке в условиях рассматриваемых изменений климата в XXI в. продвижение северной границы климатического ареала *A. planipennis* на север, в том числе на территории России, ожидается небольшое по сравнению с её продвижением в Европе.

Финансирование работы

Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (гос. задание Института леса им. В.Н. Сукачёва ФИЦ КНЦ СО РАН, проект FWES-2024-0029) в части экологического анализа проблемы и Росгидрометом (госзадание ФГБУ «ИГКЭ» № 169-00009-24-00, проект 3.1.2) в части модельных расчётов климатообусловленных рисков.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
- Баранчиков Ю.Н. Датировка начала инвазии *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Санкт-Петербург с помощью интернет-технологий // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XI Чтения памяти О.А. Катаева. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 70–71.
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Звягинцев В.Б., Серая Л.Г. Ясенева узкотелая златка в Москве: дендрохронологическая реконструкция хода инвазии // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием). М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 23–24.
- Баранчиков Ю.Н., Пономарёв В.И. Ясенева изумрудная узкотелая златка (*Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888) достигла Кавказа // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24. № 1. С. 69–72.
- Баранчиков Ю.Н., Серая Л.Г., Гринаш М.Н. Все виды европейских ясеней неустойчивы к узкотелой златке *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera, Buprestidae) – дальневосточному инвайдеру // Сибирский лесной журнал. 2014. № 6. С. 80–85.
- Богданович А.Ю., Павлова В.Н., Ранькова Э.Я., Семенов С.М. Влияние изменений засушливости в России в XXI веке на пригодность территорий для возделывания зерновых культур // Фундаментальная и прикладная климатология. 2021. № 1. С. 20–35.
- Богданович А.Ю., Семенов С.М. Оценка климатических ареалов видов с использованием системы RANGES // Изменения климата: причины, риски, последствия, проблемы адаптации и регулирования. Климат-2023: Сб. тезисов докладов международной конференции. М.: Физмат-книга, 2023. С. 220–220. ISBN 978-5-89155-397-2
- В Абакане тополя меняют на американские ясени // Sreda24.ru, 2019 (Электронный документ) // (<https://sreda24.ru/index.php/novosti/aktualno/item/10937-v-abakane-topolya-menyayut-na-amerikanskie-yaseni>). Проверено 18.06.2024.
- Видякина А.А., Семёнова М.В., Боме Н.А. Древесно-кустарниковая флора автомобильных дорог г. Тюмени // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 4. // (<http://science-education.ru/ru/article/view?id=9644>). Проверено 06.08.2024.
- Волкович М.Г. Узкотелая златка *Agrilus planipennis* – новый опаснейший вредитель ясеней в европейской части России // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. 2007 // (https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/eab_2007.htm). Проверено 18.06.2024.
- Волкович М.Г., Суслов Д.В. Первая находка изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Санкт-Петербурге свидетельствует о реальной угрозе дворцово-парковым ансамблям Петергофа и Ораниенбаума // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XI Чтения памяти О.А. Катаева. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 119–120.
- Гниненко Ю.И., Клюкин М.С. Последствия инвазии златки: состояние посадок ясеня в Москве и Московской области // Ясенева узкотелая изумрудная златка – распространение и меры защиты в США и России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2016. С. 34–44.
- Добролюбов Н.Ю., Семёнов С.М., Володин Е.М., Богданович А.Ю. Алгебраический алгоритм статистической оценки параметра биномиального распределения и пример его применения в одной глобальной геоинформационной задаче прикладной климатологии // Метеорология и гидрология. 2023. Вып. 10. С. 16–24.
- Звягинцев В.Б., Демидко Д.А., Пантелеев С.В., Пашенова Н.В., Серая Л.Г., Ярук А.В., Баранчиков Ю.Н. Распространение инвазивного возбудителя некроза ветвей ясеня аскомицета *Hymenoscyphus fraxineus* в европейской части России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023. Вып. 244. С. 82–117.
- Николаев Е.В. Род *Fraxinus* (Oleaceae) во флоре СССР // Ботанический журнал. 1981. Т. 66. № 10. С. 1419–1432.
- Селиховкин А.В., Нехаева М.Ю., Мельничук И.А. Экономические и социальные последствия инвазий вредителей и патогенов древесных растений в Санкт-Петербурге // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 2. С. 163–171.
- Семенов С.М., Попов И.О., Ясюкевич В.В. Статистическая модель для оценки формирования климатических угроз по данным мониторинга климата // Метеорология и гидрология. 2020. Вып. 5. С. 59–65.
- Семенов С.М., Ясюкевич В.В., Гельвер Е.С. Выявление климатогенных изменений. М.: Метеорология и гидрология, 2006. 324 с.
- Чиндяева Л.Н., Томошевич М.А., Беланова А.П., Банаев Е.В. Древесные растения в озеленении сибирских городов. Новосибирск: ГЕО, 2018. 455 с.
- Юрченко Г.И. Ясенева узкотелая изумрудная златка на российском Дальнем Востоке // Ясенева узкотелая изумрудная златка – распространение и меры защиты в США и России / Ред. Ю.И. Гниненко. Пушкино: ВНИИЛМ, 2016. С. 5–10.
- Anulewicz A.C., McCullough D.G., Cappaert D.L., Poland T.M. Host range of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) (Coleoptera: Buprestidae) in North America: results of multiple-choice field experiments // Environ. Entomol. 2008. Vol. 37. P. 230–241.
- Augustinus B.A., Kicic M., Battisti A. et al. The European urban tree inventory. EFUF 2024 conference poster. 2024. (Online document) // <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.23047.00163>. Accessed 20.06.2024.

- Aukema J.E., Leung B., Kovacs K., Chivers C., Britton K.O., Englin J., Franke S.J., Haight R.G., Holmes T.P., Liebhold A.M., McCullough D.G., Von Holle B. Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States // PLoS ONE. 2011. Vol. 6. No. 9. e24587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587>. Accessed 20.06.2024.
- Barker B.S., Coop L., Duan J.J., Petrice T.R. An integrative phenology and climatic suitability model for emerald ash borer // Front. Insect Sci. 2023. Vol. 3. 1239173. <https://doi.org/10.3389/finsec.2023.1239173>. Accessed 20.06.2024.
- Brockerhoff E.G., Liebhold A.M. Ecology of forest insect invasions // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. P. 3141–3159.
- CFIA – Canadian Food Inspection Agency. Emerald ash borer – latest information. Government of Canada. 2024. (Online document) // (<https://inspection.canada.ca/en/plant-health/invasive-species/insects/emerald-ash-borer/latest-information>). Accessed 20.06.2024.
- Chesters D., Beckschäfer P., Orr M.C., Adamowicz S.J., Chun K.P., Zhu C.D. Climatic and vegetational drivers of insect beta diversity at the continental scale // Ecology and Evolution. 2019. Vol. 9 (24). P. 13764–13775.
- Dang Y.Q., Wei K., Wang X., Duan J.J., Jennings D.E., Poland T.M. Introduced plants induce outbreaks of a native pest and facilitate invasion in the plants' native range: evidence from the emerald ash borer // J. of Ecology. 2022. Vol. 110. P. 593–604.
- Dang Y.-Q., Zhang Y.-L., Wang X.-Y., Xin B., Quinn N.F., Duan J.J. Retrospective analysis of factors affecting the distribution of an invasive woodboring insect using native range data: the importance of host plants // J Pest Sci (2004). 2021. Vol. 94. P. 981–990.
- Duan J.J., Gould J.R., Slager B.H., Quinn N.F., Petrice T.R., Poland T.M., Bauer L.S., Rutledge C.E., Elkinton J.S., Van Driesche R. Progress toward successful biological control of the invasive emerald ash borer in the United States // Contributions of classical biological control to the U.S. food security, forestry, and biodiversity / Ed. R.G. Van Driesche. FHTET-2019-05. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA. 2022. P. 232–250. (<https://bugwoodcloud.org/resource/files/23194.pdf>). (Accessed 20.06.2024).
- Duan J.J., Schmude J.M., Larson K. Effects of low temperature exposure on diapause, development, and reproductive fitness of the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae): implications for voltinism and laboratory rearing // J Econ Entomol. 2021. Vol. 114. P. 201–208.
- EFSA (European Food Safety Authority), Schans J., Schrader G., Delbianco A., Graziosi I., Vos S. Pest survey card on *Agrilus planipennis*. EFSA Support. Publ. 17. 2020. 1945E. <https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2020.EN-1945>. Accessed 20.06.2024.
- Emerald Ash Borer Information. 2022. Emerald Ash Borer Information Network. 2024. (Online document) // (<http://www.emeraldashborer.info/>). Accessed 20.06.2024.
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). Pest risk analysis for *Agrilus planipennis* // EPPO Bulletin. 2013. Vol. 43. P. 1–68.
- Evans H.F., Williams D., Hoch G., Loomans A., Marzano M. Developing a European toolbox to manage potential invasion by emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) and bronze birch borer (*Agrilus anxius*), important pests of ash and birch // Forestry. 2020. Vol. 93 (2). P. 187–196.
- Fick W.E., MacQuarrie C.J. An artificial delay in emergence influences the number but not the fitness of adult emerald ash borer emerging from infested ash wood // Entomol Exp Appl. 2018. Vol. 166 (3). P. 171–182.
- Flø D., Krokene P., Økland B. Invasion potential of *Agrilus planipennis* and other *Agrilus* beetles in Europe: import pathways of deciduous wood chips and MaxEnt analyses of potential distribution areas // EPPO Bulletin. 2015. Vol. 45. P. 259–268.
- ForeCASTS Project. Forecasts of climate-associated shifts in tree species. *Fraxinus pennsylvanica*. USDA Forest Service, Southern Research Station, 2016. (Online document) // (https://www.geobabble.org/ForeCASTS/html/Fraxinus_pennsylvanica_final.elev.html). Accessed 20.06.2024.
- Franic I., Allan E., Prospero S., Adamson K. et al. Climate, host and geography shape insect and fungal communities of trees // Scientific Reports 2023. Vol. 13: 11570. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36795-w>. Accessed 20.06.2024.
- Gougherty A.V., Davies T.J. Host phylogenetic diversity predicts the global extent and composition of tree pests // Ecology Letters. 2022. Vol. 25 (1). P. 101–112.
- Gould J.R., Warden M.L., Slager B.H., Murphy T.C. Host overwintering phenology and climate change influence the establishment of *Tetrastichus planipennisi* Yang (Hymenoptera: Eulophidae), a larval parasitoid introduced for biocontrol of the emerald ash borer // J Econ Entomol. 2020. Vol. 6. P. 2641–2649.
- Haack R.A., Baranchikov Yu., Bauer L.S., Poland T.M. Chapter 1: Emerald ash borer biology and invasion history // Biology and control of emerald ash borer / Eds. R. Van Driesche, J. Duan, K. Abell, L. Bauer, J. Gould. Morgantown: USDA, 2015. FHTET-2014-09. P. 1–13.
- Harris I., Osborn T. J., Jones P.D., Lister D. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset // Scientific Data. 2020. Vol. 7. 109. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0453-3>. Accessed 20.06.2024.
- Herms D.A., McCullough D.G. Emerald ash borer invasion of North America: history, biology, ecology, impacts, and management // Ann. Rev. Entomol. 2014. Vol. 59. P. 13–30.
- Huxley A., Griffiths M. The New Royal Horticultural Society Dictionary of Gardening. Vol. 4. London: MacMillan Press, 1992. 870 p.
- Invasive species in forests and rangelands of the United States. A comprehensive science synthesis for the United States forest sector / Poland T.M., Patel-Weynand T., Finch D.M., Miniati C.F., Hayes D.C., Lopez V.M. (Eds.). Springer Cham, 2021. 455 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-45367-1>. Accessed 20.06.2024.
- Kirichenko N., Haubrock P.J., Cuthbert R.N., Akulov E., Karimova E., Shneyder Y., Liu C., Angulo E., Diagne C., Courchamp F. Economic costs of biological invasions in

- terrestrial ecosystems in Russia // *NeoBiota*. 2021. Vol. 67. P. 103–130.
- Mastrandrea M.D., Field C.B., Stocker T.F., Edenhofer O., Ebi K.L., Frame D.J., Held H., Kriegler E., Mach K.J., Matschoss P.R., Plattner G.-K., Yohe G.W., Zwiers F.W. Guidance Note for Lead Authors of the IPCC Fifth Assessment Report on Consistent Treatment of Uncertainties // IPCC Cross-Working Group Meeting on Consistent Treatment of Uncertainties. Jasper Ridge, CA, USA 6–7 July 2010. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2010. (Online document) // (<http://www.ipcc.ch>). Accessed 20.06.2024.
- Maze D., Bond J., Mattson M. Modelling impacts to water quality in salmonid-bearing waterways following the introduction of emerald ash borer in the Pacific Northwest, USA // *Biological Invasions*. 2024. Online first. P. 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03340-3>. Accessed on 20.06.2024.
- Meshkova V., Borysenko O., Kucheryavenko T., Skrylnyk Y., Davydenko K., Holusa J. Potential westward spread of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: Buprestidae) from Eastern Ukraine. // *Forests*. 2023. Vol. 14. 736. <https://doi.org/10.3390/f14040736>. Accessed on 20.06.2024.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding // *Biological Invasions*, 2014. Vol. 16. Issue 7. P. 1345–1349.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bienkowski A.O. Modeling long-distance dispersal of emerald ash borer in European Russia and prognosis of spread of this pest to neighboring countries within next 5 years // *Ecol. Evol.* 2018. Vol. 8. P. 9295–9304.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bienkowski A.O. Minimum winter temperature as a limiting factor of the potential spread of *Agrilus planipennis*, an alien pest of ash trees, in Europe // *Insects*. 2020. Vol. 11 (4). 258. <https://doi.org/10.3390/insects11040258>. Accessed on 10.06.2024.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bienkowski A.O. Southern range expansion of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in Russia threatens ash and olive trees in the Middle East and Southern Europe // *Forests*. 2022a. Vol. 13. 541. <https://doi.org/10.3390/f13040541>. Accessed on 20.06.2024.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bienkowski A.O. Low heat availability could limit the potential spread of the emerald ash borer to Northern Europe (Prognosis based on growing degree days per year) // *Insects*. 2022b, 13, 52. <https://doi.org/10.3390/insects13010052>. Accessed on 10.06.2024.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Volkovitsh M.G. Are native ranges of the most destructive invasive pests well known? A case study of the native range of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) // *Biol. Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 1275–1286.
- Reed K., Denman S., Leather S.R., Forster J., Inward D.J.G. The lifecycle of *Agrilus biguttatus*: the role of temperature in its development and distribution, and implications for acute oak decline // *Agric For Entomol.* 2018. Vol. 20. P. 334–346.
- Rossi J.-P., Mouttet R., Rouse P., Streito J.-C. Modelling the potential range of *Agrilus planipennis* in Europe according to current and future climate conditions // *Trees, Forests and People*. 2024. Vol. 16. 100559. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100559>. Accessed on 20.06.2024.
- Seidl R., Klonner G., Rammer W., Essl F., Moreno A., Neumann M., Dullinger S. Invasive alien pests threaten the carbon stored in Europe's forests. // *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. P. 16–26.
- Siegert N.W., McCullough D.G., Liebhold A.M., Telewski F.W. Dendrochronological reconstruction of the epicenter and early spread of emerald ash borer in North America // *Divers. and Distrib.* 2014. Vol. 20. P. 847–858.
- Sobek-Swant S., Kluza D.A., Cuddington K., Lyons D.B. Potential distribution of emerald ash borer: what can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP? // *For. Ecol. Manag.* 2012. Vol. 281. P. 23–31.
- Straw A.N., Williams D.T., Kulinich O., Gninenko Y.I. Distribution, impact, and rate of spread of emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) in the Moscow region of Russia // *Forestry*. 2013. Vol. 86. P. 515–522.
- Strygun O., Chumak P., Anyol O., Kivel Y. Invasive and common arthropods – pests of plants of the genus *Fraxinus* L. in cenoses of Kyiv and Kyiv region // *Actual problems, ways and prospects of the development of landscape architecture, horticulture, urban ecology and phytoremediation. Materials of the 3 International Scientific and Practical Conference (Bila Tserkva, 21 September, 2023)*. Bila Tserkva, 2023. P. 54–57.
- Sun J., Koski T.M., Wickham J.D., Baranchikov Y.N., Bushley K.E. Emerald ash borer management and research: decades of damage and still expanding // *Annual Review of Entomology*, 2024. Vol. 69. P. 239–258. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-012323-032231>.
- Valenta V., Moser D., Kuttner M., Petersen J., Essl F. A high-resolution map of emerald ash borer invasion risk for Southern Central Europe // *Forests*. 2015. Vol. 6. No. 9. P. 3075–3086. DOI: 10.3390/f6093075

CHANGES IN CLIMATIC RANGE OF THE EMERALD ASH BORER *AGRILUS PLANIPENNIS* FAIRMAIRE (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) IN THE NORTHERN HEMISPHERE

© 2024 Baranchikov Yu.N.^{a,*}, Dobrolyubov N.Yu.^{b,**}, Semenov S.M.^{b,***}

^a V.N. Sukachev Forest Institute, FIC KSC SB RAS, Krasnoyarsk, 660036, Russia

^b Y.A. Izrael Institute of Global Climate and Ecology, Moscow, 107258, Russia

e-mail: *baranchikov_yuri@yahoo.com; **dobronik@yandex.ru; ***SergeySemenov1@yandex.ru

The climatic range of a species is a set of points in geographical space in which the climate allows the stable existence of populations of the species under a favorable combination of other factors of its population dynamics. For the Northern Hemisphere, using a special set of climate predictors, the climatic range of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* (EAB), a dangerous invasive pest of ash plantations, was assessed. Calculations were carried out for climates of 1990–1999, 2030–2039, and 2050–2059 under the SSP7.0 scenario, which describes a fairly moderate anthropogenic impact on the climate. The schematic maps have been constructed, which also indicate the current distribution zones of EAB. In North America, the borer has colonized almost two-thirds of its climatic range. There is no reason to believe that this expansion will be stopped. In the primary zone of distribution of the borer - in East Asia - and in Europe, the climatic ranges are also not fully occupied. Further expansion of the borer in its primary zone of distribution is expected to be comparatively modest due to the entire set of co-evolutionary biological factors restraining its number. On the contrary, in Europe the borer will be able to reach the Atlantic coast, since such restraints are either absent there or are just being formed. As calculations show, with further changes in the global climate, the dominant trend will be the movement of the northern boundaries of the EAB climatic range to the north. At the same time, on the territory of Russia it is also expected to expand into the Asian part, into Siberia, along a latitudinal band of 50–60° N with a climate suitable for *A. planipennis*. Already in 2030–2039, in an eastern direction, this band will reach the Krasnoyarsk Territory and will further spread to the east. Therefore, when installing artificial ash plantations in this area, it is advisable not to use ash species that are not resistant to this pest.

Key words: emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, climatic range, Eurasia, North America, climate change, shift in range boundaries.

ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОДЫ МЕДЬЮ И ТРИБУТИЛОЛОМ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДВУХ ДРЕЙССЕН (*DREISSENA POLYMORPHA* И *D. BUGENSIS*)

© 2024 Березина Н.А.^{а, *}, Шаров А.Н.^{б, с, **}, Холодкевич С.В.^{б, с, ***}, Кухарева Г.И.^с

^а Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, 199034, Россия

^б Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Борок, 152742, Россия

^с Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург, 199178, Россия

e-mail: *nadezhda.berezina@zin.ru, **sharov@ibiw.ru, ***kholodkevich@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024. После доработки 24.07.2024. Принята к публикации 06.08.2024

Работа посвящена изучению физиологических показателей дрейссен, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897), таких, как выживаемость, метаболическая активность (уровень потребления кислорода), индекс массы тела и кардиоактивность (восстановление естественного ритма сердца после нагрузки), при загрязнении воды медью и трибутилолом. Результаты выявили различия в физиологических реакциях у двух видов дрейссен на загрязнение воды этими веществами. Бугская дрейссена была более уязвима, чем речная дрейссена к воздействию меди и трибутилола по показателям смертности, биомаркерам сердечного ритма и метаболической активности. Воздействие этих соединений также приводило к снижению индекса массы тела у дрейссен. Оба вида моллюсков, подвергшиеся воздействию меди, имели сходную динамику дыхательной активности, с дозозависимой реакцией колоколообразного характера. Моллюски из варианта с наименьшей концентрацией меди и контроля не различались по уровню дыхательной активности. Однако в средних концентрациях меди 100 и 500 мкг/л у дрейссен наблюдалось статистически значимое увеличение интенсивности дыхания, а при высоких уровнях меди (1 и 5 мг/л) – его значительное снижение. Воздействие оловоорганических соединений также существенно влияло на дыхательную активность обоих видов дрейссен: приводя к увеличению потребления кислорода в 1.5–1.7 раза по сравнению с контролем. Бугская дрейссена была более чувствительна к присутствию трибутилола, чем речная. В результате исследования установлено, что время восстановления пульса речной дрейссены увеличивалось с ростом концентрации меди (от 100 до 5000 мкг/л), так что моллюскам требовалось на 10–25 минут больше времени для восстановления сердечного ритма, чем в контроле. У бугской дрейссены время восстановления сердечного ритма при высоких концентрациях меди (1000 мкг/л) увеличилось почти в два раза (103 минуты) относительно контроля (56 минут). Время восстановления частоты сердечных сокращений при воздействии трибутилола (10–100 нг/л) у обоих видов было больше, чем в контроле. Наибольшие различия наблюдались при 100 нг/л трибутилола, когда *D. bugensis* требовалось на 27–35 минут больше времени для восстановления сердечного ритма, чем *D. polymorpha*. Наши данные показали, что лучшая выносливость речной дрейссены к присутствию загрязняющих веществ в воде может способствовать её дальнейшей экспансии и успешной конкуренции с бугской дрейссеной. Вместе с тем, бугская дрейссена, будучи более чувствительной к загрязнению воды медью и оловоорганическими соединениями, может стать более эффективным видом-индикатором при мониторинге этих загрязнений.

Ключевые слова: моллюски, скорость потребления кислорода, энергетический обмен, частота сердечных сокращений, масса тела, загрязнение воды.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-027-038

Введение

Наряду с изменениями климата, во всём мире чужеродные виды являются наибольшей угрозой естественному биоразнообразию и причиной трансформации среды обитания многих аборигенных видов. В этом

отношении внимания заслуживают чужеродные виды, которые давно натурализовались и стали массовыми в реципиентных водоёмах, значительно влияя на функционирование всей экосистемы. К таким видам в водной среде относятся двустворчатые моллюски

рода *Dreissena* (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897)), которые к настоящему времени широко распространены в Евразии и Северной Америке и стали доминантами во многих водоёмах [Karatayev et al., 2015]. Во всём мире дрейссениды входят в десятку наиболее экономически дорогостоящих водных инвазионных видов [Cuthbert et al., 2021]. Анализ воздействия дрейссенид на пресноводные экосистемы показал, что после инвазии они путём фильтрационного поведения значительно сокращают общую численность фитопланктона, на 35–78% [Higgins, Vander Zanden, 2010]. Однако, есть данные о том, что присутствие дрейссенид в водоёме приводит к увеличению численности цианобактерий, таких как *Microcystis aeruginosa*, за счёт механизма «селективного отторжения» дрейссенами токсичных штаммов цианобактерий с псевдофекалиями [Vanderploeg et al., 2001; Raikow et al., 2004; Knoll et al., 2008]. Считается, что дрейссениды могут повышать уровни биодоступных активных форм фосфора и аммония в донных местообитаниях при их массовых поселениях, откуда эти биогены легко ресуспендируются в толщу воды [Vanderploeg et al., 2017; Reynolds, Aldridge, 2021].

Актуально определить чувствительность разных видов дрейссен к токсическому загрязнению и рассмотреть их с практической стороны, а именно можно ли использовать такие виды-эдификаторы для целей биоиндикации качества среды. Во многих исследованиях доказана высокая чувствительность моллюсков, группы к которой относятся дрейссениды, к действию загрязнителей природной среды [Петухова 2005; Богатов, Богатова, 2009; Klimova et al., 2017; Шулькин, Кавун, 2023]. Для решения вопроса необходимы определения экофизиологических показателей видов и изучение реакций со стороны разных систем организма на тот или иной тип загрязнения. В настоящее время обозначена необходимость исследований дрейссенид для целей биоиндикации и биотестирования, включая изучение чувствительности разных видов к фоновым уровням загрязняющих веществ [Waller et al., 2023].

Ранее уже была показана разная чувствительность дрейссен *D. polymorpha* и *D.*

bugensis к резко токсичным загрязнителям, таким как медь и оловоорганические соединения [Berezina et al., 2024]. Однако, в этой работе были исследованы всего две концентрации воздействия этих веществ. Выбор для исследования физиологических реакций дрейссен именно этих загрязнителей связан с тем, что к настоящему времени они накопились в значительных количествах и обнаруживаются во многих водоёмах, поскольку оба вещества долгое время использовались как биоциды для борьбы с животными-обрастателями (как раз с такими, как дрейссены) днищ судов и гидротехнических сооружений. Из-за летальных эффектов на всю окружающую биоту, включая рыб, оловоорганические биоциды были частично запрещены в начале этого века, а соединения меди продолжают применяться как биоцидные добавки в краски против обрастателей и в настоящее время. Анализ трёх физиологических биомаркеров, наиболее чётко отражающих состояние моллюсков при токсическом воздействии, таких как метаболическая активность (уровень потребления кислорода), индекс массы тела и кардиоактивность (восстановление естественного ритма сердца после нагрузки) у двух видов дрейссен (*D. polymorpha* и *D. bugensis*) при загрязнении воды медью и трибутилолом проведён в этой работе.

Материал и методы

Схема эксперимента и химический анализ. Моллюски обоих видов (*Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*) были собраны в ноябре 2020 г. при температуре 8 °С в сублиторальной точке (8–10 м) Рыбинского вдхр., которая использовалась в качестве эталонного места (координаты этой станции: 58.0445 с. ш., 38.3054 в. д.). Животных помещали в отстоянную водопроводную воду объёмом 100 л в стеклянных аквариумах и акклиматизировали к лабораторным условиям в течение двух недель. Концентрация меди в контрольной воде составила 4.2 мкг/л, трибутилола не обнаружено (предел обнаружения LOD = 10 нг/л). Солёность воды была 0.3 г/л, а pH – 7.2.

Отклик со стороны систем организма моллюсков изучали в контроле и при воздействии

Таблица 1. Концентрации химических веществ в испытуемых средах

Вариант	Cu, мкг/л			ТВТ, нг/л		
	расчётное	начало	конец	расчётное	начало	конец
1 (Контроль)	0	<5	<5	0	<10	<10
2	50	51	40	10	10	8
3	100	100	88	20	22	28
4	500	449	352	50	55	52
5	1000	998	885	100	101	141
6	5000	4805	4020	–	–	–

разных доз загрязнителей: трибутилолова в диапазоне 10–100 нг/л и меди в диапазоне 50–5000 мкг/л. Продолжительность воздействия меди из водного раствора сульфата меди на моллюсков обоих видов (шесть вариантов концентраций, таблица 1) и трибутилолова (пять вариантов концентраций, таблица 1) составила 96 ч.

Все варианты воздействия проводились в изотермической комнате при постоянной температуре воды ($T = 10\text{ }^{\circ}\text{C}$). Для приготовления растворов использовали воду, к которой моллюски были акклимированы. В неё добавляли раствор трибутилолова хлорида (96%; «Sigma-Aldrich», США) в ацетоне или водный раствор медного купороса (CuSO_4 , «ЛенРеактив», Россия) согласно заданным концентрациям, приведённым в таблице 1. В каждом варианте содержали по 20 моллюсков каждого вида. Во время экспозиции аквариумы с моллюсками и экспериментальной средой были накрыты для избегания испарения воды. Обеспечивали постоянную аэрацию воды на уровне насыщения. Моллюсков кормили ежедневно сухими водорослями. Фотопериод был установлен 8:16 ч (день: ночь) в соответствии со временем проведения эксперимента.

Концентрации токсических веществ в растворах также контролировали путём аналитического определения в момент приготовления сред и после 96 ч экспозиции. Пробы собирали до и после воздействия и хранили в течение 1 недели при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ до анализа. Производные оловоорганических соединений в воде и тканях моллюсков определяли с помощью газовой хроматографии/масс-спектрометрии (ГХ-МС) в соответствии с протоколом ISO 17353:2004 [ISO..., 2004] и методом, описанным ранее [Metelkova et al., 2022]. Экстракты анализировали в целевом режиме

Selection Ion Monitoring с помощью газового хроматографа/масс-спектрометра GC-QP 2010 (Shimadzu, Япония).

Концентрацию меди в воде и в тканях моллюсков определяли в аттестованной лаборатории (LabGroup, Санкт-Петербург [2024]; RA.RU.21AK94) методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ICP-MS) на спектрометре Agilent 7500a по общепринятым методам ISO 3696:1995 (вода) [ISO..., 1995] и ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98 (ткани) [ПНД..., 1998]. Точность измерений (выход $<5\%$) контролировали с использованием сертифицированного стандарта (CRM 9055-2008). Содержание металлов в тканях (мкг/г сырой массы) переводили в единицы на сухую массу, предполагая, что сухая масса составляет 20% сырой массы животных.

Смертность и индекс массы тела. Смертность моллюсков определяли в конце эксперимента, подсчитывая процент особей с полураскрытыми раковинами без каких-либо признаков жизни к изначальному количеству моллюсков. Длину раковины (L , см) определяли, как максимальный размер от переднего до заднего края, её измеряли штангенциркулем. Влажную массу моллюсков с раковиной и без неё определяли путём взвешивания на весах Pioneer PX124 (OHAUS Corporation, США) с точностью 0.01 мг. Сухая масса тканей дрейссен составляет 18–20% сырой массы их живой ткани. Зависимость сырой массы моллюсков от длины их панциря выражали степенной функцией и использовали при расчёте показателей.

Индекс массы тела (CI) – есть отношение сухой массы тела (DW) моллюска к массе его раковины (SW), он рассчитывался по формуле: $CI = DW / SW \times 100$.

Скорость потребления кислорода. Экспериментальные исследования скорости

потребления кислорода (СПК) моллюсков проводились в закрытых широкогорлых респирометрах ёмкостью 100 мл. Респирометры промывали этанолом и деминерализованной водой и затем сушили. Бактериальный фон потребления кислорода таким образом был минимизирован. Эти склянки наполняли чистой обогащённой кислородом водой, рассаживали в них по одному моллюску. Затем склянки плотно закрывали и погружали в аквариум с температурой воды 10 °С, воду в котором непрерывно перемешивали. Каждый вид тестировали в 10 повторах на вариант. Контрольные склянки с той же водой, но без моллюсков экспонировались в том же аквариуме. Время экспозиции – 4 ч. Сразу по окончании экспозиции проводили измерение растворённого в воде кислорода при помощи оксиметра (HANNA HI9142), который перед началом измерения калибровали стандартным методом. Величины СПК рассчитывали по разнице между уровнями кислорода в опыте и контроле (вода без животных). Рассчитывали удельные массовые скорости потребления кислорода, то есть количество кислорода, поглощённого на 1 мг сырой массы тела моллюсков. Затем для сравнения эти удельные величины пересчитывались для особи средней массы.

Показатели сердечной активности. Частоту сердечных сокращений у моллюсков оценивали индивидуально у каждой из семи особей обоих видов дрейссен, отобранных случайным образом из каждого варианта эксперимента после окончания 96 ч экспозиции. Миниатюрные датчики с двумя гибкими оптическими волокнами были приклеены с помощью цианакрилатного клея к раковине живых моллюсков в области расположения сердца. Эти датчики подключались к системе регистрации и обработки сигналов сердца. Сигнал формируется за счёт периодических изменений характеристик отражения и рассеяния света полупроводникового лазера низкой интенсивности, обусловленных движением сердечной мышцы моллюска, и его преобразования из оптического сигнала в электрический на фотоплетизмографе. Регистрация частоты сердечных сокращений проводилась на оригинальном фотоплетиз-

мографе (НИЦ Экоконтур, Санкт-Петербург, Россия). Фотоплетизмограмма обрабатывалась с помощью оригинальной статистической программы VarPulse (Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия).

В качестве показателя физиологического состояния моллюсков было использовано время восстановления сердечного ритма моллюсков (Трес, мин) после нагрузочного теста до фонового уровня. Тест состоял в пребывании моллюсков в течение 1 ч без воды на воздухе. Известно, что дрейссены (*D. polymorpha*) способны выдерживать осушение на воздухе при температуре не выше 20 °С более суток без видимых последствий [Алимов и др., 1994]. Ранее для изучения кардиорезистентности дрейссен тест с кратковременным пребыванием на воздухе уже применялся [Berezina et al., 2023]. Этот тест проводили после окончания экспозиции (96 ч) в исследуемых средах с загрязняющими веществами и в контроле при тех же температурных условиях (10 °С). При нахождении на воздухе частота сердечных сокращений моллюсков, как правило, снижается, но после возвращения их в воду сердечный ритм начинает восстанавливаться. Время восстановления ритма сердца вычисляли как период в минутах, необходимый для восстановления частоты сердечных сокращений до фонового уровня (то есть уровня, который был до начала теста).

Статистика. Средние значения и стандартная ошибка были рассчитаны для содержания химических веществ в воде и тканях моллюсков ($n = 3$) и для показателей массы и длины моллюсков ($n = 20$). Статистические отличия индекса массы тела в вариантах эксперимента от контроля и между видами определяли с использованием t -критерия Стьюдента (для $n > 20$, $p < 0.05$). Значения физиологических показателей моллюсков ($n = 7$) для показателей сердечного ритма и $n = 10$ для скорости потребления кислорода) были представлены в виде медиан (50-й процентиль) со стандартным отклонением. Значимость различий этих показателей между видами и вариантами эксперимента анализировали с помощью непараметрического теста

Таблица 2. Средние величины и их ошибки индекса массы тела моллюсков *Dreissena polymorpha* (DP) и *D. bugensis* (DB). Звёздочками отмечены величины, статистически отличные от контроля, n=20.

Вещество	Медь		Трибутилолово	
	DP	DB	DP	DB
1 (контроль)	5.46±0.08	5.03±0.19	5.87±0.17	5.07±0.19
2	5.09±0.19 (p > 0.05)	5.16±0.18 (p > 0.05)	5.28±0.18* (p = 0.025)	5.36±0.16 (p > 0.05)
3	5.38±0.13 (p > 0.05)	5.20±0.21 (p > 0.05)	5.27±0.19* (p = 0.027)	5.41±0.21 (p > 0.05)
4	4.96±0.24 (p > 0.05)	5.00±0.16 (p > 0.05)	5.52 ±0.24 (p > 0.05)	5.09±0.26 (p > 0.05)
5	4.98±0.20* (p = 0.045)	5.07±0.21 (p > 0.05)	5.89 ±0.21 (p > 0.05)	5.45±0.26 (p > 0.05)
6	4.48±0.12* (p = 0.005)	4.45±0.16* (p = 0.049)	–	–

Краскела – Уоллиса с последующим попарным сравнением вариантов при помощи критерия Манна – Уитни. Различия принимались как достоверные при уровне значимости $\alpha \leq 0.05$. Анализы проводили в программном пакете PAST [2024].

Результаты

Определено примерно равное накопление меди обоими видами дрейссен, уровень накопления увеличивался с увеличением содержания меди в среде (рис. 1). Хотя при высоких концентрациях меди (0.5–5 мг/л) бугская дрейссена накапливала большие уровни меди в тканях, чем речная, однако эти различия были статистически незначимы. В отличие от меди, накопление трибутилолова было незначительным и практически не отличалось между вариантами эксперимента и видами дрейссен, составляя 25–30 нг/г сухой массы тканей.

Смертность моллюсков обоих видов не отмечена при концентрациях меди до 500 мк-

г/л, тогда как при концентрациях 1000–5000 мкг/л отмечены случаи гибели моллюсков (рис 2). Смертность речной дрейссены составила 4–7%, а в случае бугской дрейссены она была выше (10–16%). Случаев смертности моллюсков обоих видов не было отмечено при воздействии трибутилолова в концентрации 10–100 нг/л.

Длина раковины моллюсков варьировала от 17 до 24 мм у речной дрейссены и от 24 до 31 мм у бугской. Масса тела моллюсков без раковины и индекс массы тела, изменчивость которого определялась массой моллюска, были отличны между двумя видами (в контроле) согласно тесту Стьюдента, $p = 0.004$. Этот показатель был значимо ниже у бугской дрейссены по сравнению с речной (табл. 2). У обоих видов моллюсков этот индекс был значимо ниже при высоких концентрациях меди в воде, чем в контроле (табл. 2). При остальных концентрациях меди (варианты 2–4) различия с контролем были недостоверными. Во время экспозиции с трибутилоловом индекс

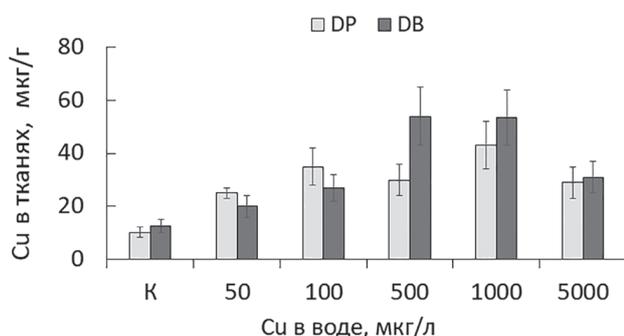


Рис. 1. Биоконцентрация меди (Cu) в теле дрейссен в контроле (К) и при разных концентрациях ионов меди в воде. Виды: DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*.

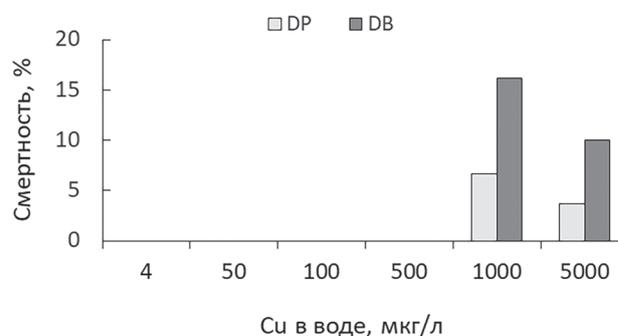


Рис. 2. Смертность (%) моллюсков в контроле (К) и при разных концентрациях меди в воде. Виды: DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*.

массы тела у речной дрейссены в некоторых вариантах (при 10 и 20 нг/л) также снижался относительно контроля. В остальных вариантах (50 и 100 нг/л), хотя и наблюдалась тенденция к его снижению у *D. polymorpha*, но различия были незначительны ($p > 0.05$). Никакого эффекта ТБО на показатели массы бугской дрейссены не обнаружено (все $p > 0.05$, табл. 2).

При воздействии меди наблюдалась примерно сходная динамика реакции со стороны дыхательной активности обоих видов моллюсков (тест Краскела – Уоллиса, DP: $H = 11.13$, $p = 0.049$ и DB: $H = 23.37$, $p = 0.0004$). Отклик моллюсков по этому показателю на присутствие разных концентраций ионов меди был зависимым от дозы и имел колоколообразный характер. Моллюски из варианта с самой низкой концентрацией меди и из контроля по уровню дыхательной активности не отличались, показывая примерно сходный уровень потребления кислорода на единицу массы (рис. 3). Статистически значимое увеличение (почти в 2 раза) по сравнению с контролем было отмечено для обоих видов при концентрации меди 100 мкг/л (тест Манна – Уитни, $p = 0.027$ (DP) и $p = 0.011$ (DB)) и также при 500 мкг/л ($p = 0.012$) для бугской дрейссены. При высоком содержании ионов меди в воде (1 и 5 г/л) величины показателя речной дрейссены были существенно ниже, чем в контроле, но из-за высокой вариабельности этих величин, разница была недо-

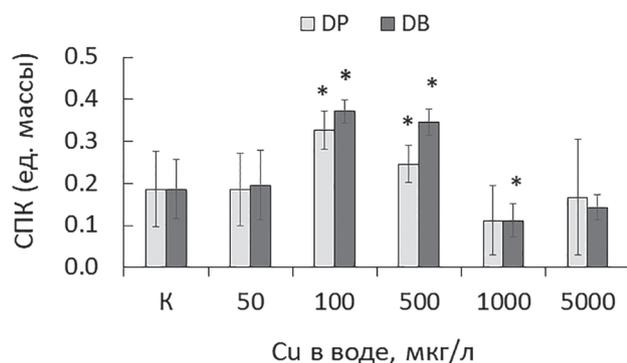


Рис. 3. Удельная скорость потребления кислорода (СПК, мг О/ч) на единицу массы (масса моллюска без раковины, г) дрейссен в контроле (К) и после воздействия разных концентраций меди в воде. Приведены значения медианы и абсолютное отклонение. Виды: DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*. Звёздочкой показаны значимые различия между вариантом и контролем согласно тесту Манна – Уитни, при $p < 0.05$, $n = 10$.

верной. В случае бугской дрейссены интенсивность дыхания при высоких уровнях меди ниже, чем в контроле ($p = 0.036$ и 0.012) и в других вариантах ($p = 0.011$ – 0.046).

Статистически значимая реакция (тест Краскела – Уоллиса, DP: $H = 13.48$, $p = 0.011$ и DB: $H = 18.26$, $p = 0.009$) на дыхательную активность отмечена у особей обоих видов дрейссен, экспонированных при концентрациях трибутилолова от 20 до 100 нг/л, а у бугской дрейссены также при 10 нг/л (рис. 4). Удельные величины потребления кислорода дрейссенами из всех вариантов с этим веществом были в 1.5–1.7 раза выше, чем у контрольных особей (тест Манна – Уитни, $p = 0.002$ – 0.007), кроме варианта 2 в случае речной дрейссены ($p > 0.05$). Бугская дрейссена оказалась более уязвима к присутствию трибутилолова в воде, чем речная дрейссена. Частота сердечных сокращений в контроле варьировала от 11 до 24 ударов/мин у обоих видов (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), а в вариантах составила от 9 до 18 ударов/мин. Разница в этом показателе между контролем и вариантами была незначительной у обоих видов ($p > 0.05$).

Время восстановления пульса после теста на воздухе у обоих видов дрейссен увеличивалось по мере увеличения концентрации меди по сравнению с контролем (тест Краскела – Уоллиса, DP: $H = 12.43$; $p = 0.029$ и DB: $H = 21.57$, $p = 0.0002$) (рис. 5). Разница между контролем и вариантами 4 (тест Манна – Уитни, $p = 0.03$), 5 ($p = 0.04$) и 6 ($p = 0.02$) была

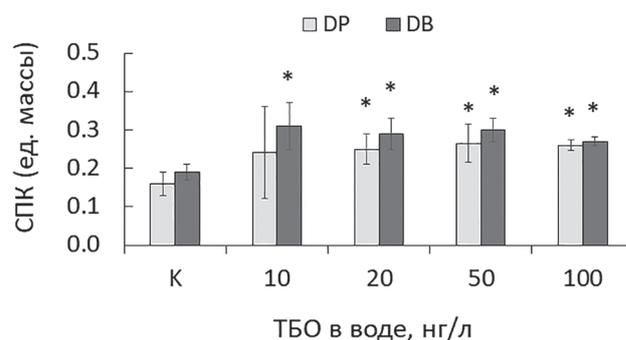


Рис. 4. Удельная скорость потребления кислорода (СПК, мг О/ч) на единицу массы (масса моллюска без раковины, г) дрейссен после воздействия разных концентраций трибутилолова в воде. Приведены значения медианы и абсолютное отклонение. Виды: DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*. Звёздочкой показаны значимые различия между вариантом и контролем согласно тесту Манна – Уитни при $p < 0.05$, $n = 10$.

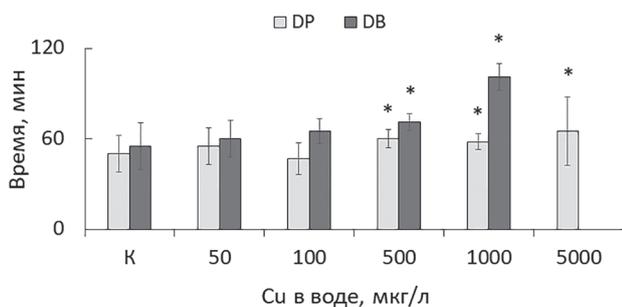


Рис. 5. Время восстановления частоты сердечных сокращений (Трес, минуты) у тестируемых дрейссен в контроле (К) и после воздействия разных концентрациях меди в воде. Приведены значения медианы и абсолютное отклонение. Виды: DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*. Звёздочкой показаны значимые различия между вариантом и контролем согласно тесту Манна – Уитни при $p < 0.05$, $n = 7$.

статистически значимой для речной дрейссены; время, необходимое для восстановления сердечного ритма этой дрейссены было на 10–25 мин больше, чем в контроле. При наибольшей концентрации меди возросла вариабельность показателя времени восстановления сердечного ритма у речной дрейссены (рис. 5).

В случае бугской дрейссены, содержащейся в 1000 мкг/л меди, время восстановления сердечного ритма возрастало почти в 2 раза, от 56 мин у контрольных моллюсков до 103 мин у моллюсков из этого варианта. У особей *D. bugensis*, взятых из концентрации меди 5 мг/л, была отмечена высокая смертность в ходе тестирования на воздухе: 80%, а у *D. polymorpha* она составила 20%, то есть два моллюска из 10 погибло.

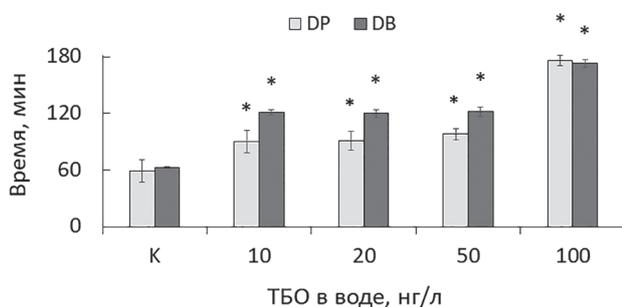


Рис. 6. Время восстановления частоты сердечных сокращений (Трес, минуты) у тестируемых дрейссен в контроле (К) и после воздействия разных концентрациях трибутиллолова (ТБО) в воде. Приведены значения медианы и абсолютное отклонение. Виды: DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*. Звёздочкой показаны значимые различия между вариантом и контролем согласно тесту Манна – Уитни при $p < 0.05$, $n = 7$.

Время восстановления сердечного ритма обоих видов дрейссен при воздействии трибутиллолова во всех вариантах (10–100 нг/л) было в 2 и более раз выше, чем в контроле (тест Краскела – Уоллиса, DP: $H = 24.58$, $p < 0.0001$, Манн – Уитни $p = 0.01–0.011$ и DB: $H = 27.48$, $p < 0.001$; тест Манна – Уитни, все $p < 0.001$, рис. 6). Наибольшие различия с контролем для обоих видов отмечены при содержании 100 нг/л трибутиллолова в воде. Разница между видами дрейссен по этому показателю также значительна, практически во всех вариантах (кроме последнего варианта) для восстановления сердечного ритма *D. bugensis* требовалось на 27–35 мин больше времени, чем *D. polymorpha*.

Обсуждение

Тенденция наибольшего накопления меди в тканях дрейссен прослеживалась при высоких концентрациях меди (0.5 и 1 мг/л). Эти концентрации меди в воде считаются летальными для моллюсков. Сублетальные концентрации для меди LC_{50} (96 ч) = 200–500 мкг/л [Pipe et al., 1999]. Накопление ионов меди у *D. bugensis* несколько выше, чем у *D. polymorpha*, что можно объяснить более высоким содержанием общих липидов у первого вида [Schäfer et al., 2012]. Кроме того, способность к аккумуляции металлов у *D. bugensis* может быть связана и с её более высокой скоростью фильтрации и эффективностью усвоения пищи, чем у речной дрейссены [Baldwin et al., 2002]. Также, выявлены различия в индексе массы тела между этими видами, что также отчасти может влиять на уровни аккумуляции меди.

Содержание меди в тканях моллюсков возрастало с повышением концентрации меди в водной среде, что подтверждает, что именно воздействие меди и стало причиной наблюдаемых отклонений в изученных физиологических показателях обоих дрейссен, которых не было выявлено у моллюсков в контроле. Максимальные уровни накопления в случае *D. polymorpha* и *D. bugensis* за 96 ч составили 43 и 54 мкг/г сухой массы, соответственно. Эти величины примерно в 4 раза превышали уровни меди в контрольных моллюсках. Возможно, накопление меди

моллюсками будет достигать и больших величин при увеличении времени экспозиции. Например, по данным Г.А. Колючкиной и А.Д. Исмаилова [2011] в случае эксперимента с моллюском-вселенцем – анадарой (*Anadara cf. inaequalis*), уровень накопления меди в тканях составил 130–152 мкг/г сухой массы на 7-е сут воздействия ионов этого металла, а при экспонировании моллюсков в сходных с нашими концентрациями уровни накопившейся меди в их тканях были в 20 раз выше, чем в контроле (7.72 мкг/г). В загрязнённых водоёмах Франции концентрации содержания меди в тканях *D. polymorpha* варьировало от 30 до 240 мкг/г сухой массы [Mersch et al., 1996]. В мидиях (*Mytilus edulis*) медь при низких концентрациях в воде сначала вызвала небольшое снижение содержания этого металла в теле, но при концентрациях меди > 10 мкг/л накапливалась пропорционально содержанию в воде; степенная функция может быть применена для описания связи между концентрациями во внешней среде и содержанием биоаккумулированной меди в тканях моллюсков при воздействии меди в пределах от 10 до 1000 мкг/л [Amiard et al., 1987].

Стандарты качества для оловоорганических соединений, а также минимальные концентрации трибутилолова, при которых происходит воздействие на жизнедеятельность водных организмов, ещё не выяснены. Предыдущие исследования токсического воздействия трибутилолова выявили значительное воздействие на все функции организмов при экспериментальном воздействии трибутилолова в микрограммах на литр [Sousa et al., 2005]. Летальные концентрации этого вещества находятся в диапазоне от 40 нг/л до 16 мкг/л при кратковременном воздействии, в зависимости от видовой принадлежности организма [WHO..., 1990]. Острый 10-й процентиль для пресноводных видов составил 103 нг/л [Hall et al., 2000]. Обнаруживаемые аналитическими методами в природной воде количества ТБО составляли 20–25 нг/л [Kurrijanov et al., 2021].

Накопление дрейссенами трибутилолова за период экспозиции (96 ч) было низким, от 20 до 30 нг/г сухой массы, что связано с коротким временем воздействия. Например,

при длительном 40 сут воздействии 100 нг/л трибутилолова, это вещество накапливалось в моллюсках в больших концентрациях, до 130 нг/г сухой массы моллюска [Berezina et al., 2024]. Было обнаружено, что в тканях *D. polymorpha*, обитающей в загрязнённых озёрах, может содержаться от 200 нг/г до 9 мкг/г сырой массы трибутилолова [Fent, Hunn, 1995].

Различия в реакции на токсичные вещества между видами наблюдались по таким показателям, как выживаемость, потребление кислорода и время восстановления частоты сердечных сокращений. Также наблюдалось снижение индекса массы тела (похудение) у обеих дрейссен при воздействии медью, а у речной дрейссены – также в присутствии трибутилолова, что свидетельствует об отрицательном влиянии этих загрязняющих веществ на функционирование всего организма. Оценку уровня потребляемого кислорода можно считать хорошим показателем для оценки физиологического состояния моллюсков, подвергшихся воздействию загрязняющих веществ, и важным показателем их активности. Когда дрейссены подвергались воздействию средних концентраций меди (100–500 мкг/л) и всех концентраций трибутилолова (10–100 нг/л), у обоих видов наблюдалось увеличение уровня потребляемого кислорода, что демонстрировало признаки стресса, а также способность моллюсков в таких условиях контролировать свой метаболизм за счёт увеличения дыхательной активности. Однако при высоких уровнях меди (1 и 5 мг/л) интенсивность дыхания дрейссен резко снижалась, свидетельствуя об угнетении дыхания, снижении метаболизма и необратимом токсическом действии вещества. Другие исследования выявили такое же влияние воздействия высоких концентраций меди на дыхательную активность моллюсков *Corbicula striatella* [Mahajan, Zambare, 2001]. Механизм действия избыточных количеств меди (>500 мкг/л) на моллюсков заключается в ингибировании ферментов, содержащих сульфгидрильные группы (глутатион, липоевая кислота) и угнетении активности цитохромоксидазы и аминоксидазы [Peters, Blumenstock 1967; Simkiss, Mason, 1983]. Такие изменения при-

водят к нарушению энергетического обмена клеток и общей адаптивности моллюсков.

При высоких концентрациях меди (5 мг/л) выявлена высокая смертность и долгое восстановление сердечного ритма после воздействия для бугской дрейссены, что свидетельствует о её слабой адаптивности к загрязнению воды. Как правило, загрязнение медью окружающей среды вызывает острую реакцию со стороны кардиосистемы двустворчатых моллюсков [Depledge et al., 1995; Curtis et al., 2000; Braby, Somero, 2006; Kholodkevich et al., 2017]. На первый взгляд удивительно, что частоты сердечных сокращений моллюсков при воздействии загрязняющих веществ существенно не отличались от контроля в нашем случае и в других исследованиях [Bakhtmet et al., 2012]. Это объясняется тем, что избыток меди или других загрязнителей не оказывает прямого влияния на сократительные функции сердечных мышц [Curtis et al., 2000], а главным образом снижает общую адаптивность организма к стрессу. Например, показано, что высокие концентрации меди в воде влияли на активность ряда физиологических функций, компенсируя стабильность частоты сердечных сокращений [Curtis et al., 2001]. При стресс-тестировании моллюсков наблюдалась реакция не со стороны частоты сердечных сокращений, а времени восстановления сердечного ритма до исходного уровня. Поскольку исследование ответной реакции кардиосистемы дрейссен на различные концентрации меди проведено впервые, можно рекомендовать использование применённого подхода для оценки физиологического состояния дрейссен и других моллюсков при изучении влияния на них разных внешних воздействий.

Ранее была выявлена бóльшая чувствительность к обоим веществам бугской дрейссены, чем речной дрейссены не только на организменном уровне, но и на биохимическом [Berezina et al., 2024]. Также были обнаружены различия между двумя видами в стратегиях регуляции активных форм кислорода [Evariste et al., 2018], которые могут влиять на реакцию видов, испытывающих стресс от загрязнения. Наблюдаемые различия между видами дрейссен, вероятнее всего, связаны и

с более высоким окислительно-восстановительным метаболизмом бугской дрейссены по сравнению с речной. Активность антиоксидантных ферментов у *D. bugensis* статистически значимо выше, чем у *D. polymorpha*: каталазы – в 2 раза, и глутатион-S-трансферазы – в 3.6 раза, а содержание малонового диальдегида – в 3 раза, что указывает на более высокую интенсивность процессов перекисного окисления липидов в её тканях [Климова, Чуйко, 2015]. Эти данные подтверждаются и тем, что у *D. bugensis* в нормальных условиях потребление кислорода в 1.2 раза выше, чем у *D. polymorpha* [Алимов и др., 1994]. В контроле уровень потребления кислорода у бугской дрейссены был существенно выше, чем у речной дрейссены и в наших экспериментах.

Таким образом, с одной стороны, чтобы не вносить систематическую ошибку при изучении реакции дрейссен на загрязнения важно разделять эти два вида. С другой стороны, наши данные показывают лучшую адаптивность речной дрейссены к выбранным токсикантам, которые обнаруживаются в природных водах, что может способствовать дальнейшей экспансии вида и давать ей преимущества в конкурентном сосуществовании с бугской дрейссеной. В то же время, по-видимому, для целей биоиндикации более эффективным видом при исследовании загрязнения воды медью и оловоорганическими соединениями будет бугская дрейссена.

Выводы

Результаты показали различия в физиологических реакциях на загрязнение водной среды между изученными видами дрейссен (*D. polymorpha* и *D. bugensis*). Бугская дрейссена была более уязвима к воздействию токсических веществ (меди и трибутилолова) по показателям смертности, сердечным и метаболическим биомаркерам. Кроме того, в большинстве случаев её реакции были менее выражены (из-за высокой вариабельности величин), хотя и совпадали с закономерностями, наблюдаемыми у речной дрейссены. Одновременное использование комплекса биомаркеров здоровья на уровне организма, отражающих различные функции, таких, как

индекс массы тела, метаболическая активность (скорость потребления кислорода), резистентность кардиосистемы (восстановление частоты сердечных сокращений после стрессовой нагрузки) показало хороший подход к экспериментальному изучению токсичности загрязняющих веществ по отношению к дрейссенам, перспективный для дальнейших исследований их толерантности к неблагоприятным факторам окружающей среды.

Благодарности

Выражаем благодарность администрации ИБВВ РАН за предоставление судна для сбора дрейссен и З.А. Жаковской за ценные рекомендации.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по госзаданиям № 122031100274-7, 122041100085-8, 121050500046-8 и 124032500015-7, а также Программой приграничного сотрудничества России и Эстонии, проект ER90 HAZLESS (2019–2022 гг.).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

При экспериментах с животными соблюдались этические нормы. Разрешение № 1-5/19-02-2024 предоставлено Комиссией по биоэтике ЗИН РАН в рамках проекта: «Влияние тяжёлых металлов, оловоорганических соединений, фенолов и нефтепродуктов на физиологические показатели амфипод и моллюсков в экспериментах».

Литература

Алимов А.Ф., Андреев Н.И., Андреева С.И. и др. Дрейссена: *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение / Отв. ред. Я.И. Старобогатов. М.: Наука, 1994. 238 с.

Богатов В.В., Богатова Л.В. Аккумуляция тяжёлых металлов пресноводными гидробионтами в горнорудном районе юга Дальнего Востока России // Экология. 2009. № 3. С. 202–208.

Климова Я.С., Чуйко Г.М. Антиоксидантный статус пресноводных двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) из волжского плёса Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2015. 1. С. 33–41.

Колочкина Г.А., Исмаилов А.Д. Морфофункциональные особенности двустворчатых моллюсков при экспериментальном загрязнении среды тяжёлыми металлами // Океанология. 2011. 51 (5). С. 857–866.

Петухова Г.А. Моллюски как чувствительные тест-индикаторы состояния перифитона при действии антропогенного пресса загрязнителей // Вестник Тюменского государственного университета. 2005. 5. С. 97–100.

ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98. Методика выполнения измерений содержания металлов в твёрдых объектах методом спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой. М.: Государственный комитет Российской Федерации по охране окружающей среды, 1998.

Шулькин В.М., Кавун В.Я. Долговременный мониторинг загрязнения прибрежной акватории Уссурийского залива металлами на примере «зелёных» устриц *Magallana gigas* (= *Crassostrea gigas*) (Thunberg, 1793) // Биология моря. 2023. 49 (2). С. 105–113. 10.31857/S0134347523020079.

Amiard J.C., Triquet C., Berthet B., Metayer C. Comparative study of the patterns of bioaccumulation of essential (Cu, Zn) and non-essential (Cd, Pb) trace metals in various estuarine and coastal organisms // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1987. 106. 73–89.

Bakhmet I.N., Kantserova N.P., Lysenko L.A., Nemova N.N. Effect of copper and cadmium ions on heart function and calpain activity in blue mussel *Mytilus edulis* // Journal of Environmental Science and Health. Part A. 2012. 47. 1528–1535.

Baldwin B.S., Mayer M.S., Dayton J., Pau N., Mendilla J., Sullivan M., Moore A., Ma A., Mills E.L. Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. 59 (4). 680–694. <https://doi.org/10.1139/f02-043>

Berezina N., Maximov A., Sharov A., Gubelit Y., Kholodkevich S. Environmental assessment with cage exposure in the Neva estuary, Baltic Sea: metal bioaccumulation and physiologic activity of bivalve molluscs // Journal of Marine Science and Engineering. 2023. 11 (9). 1756. <https://doi.org/10.3390/jmse11091756>

Berezina N.A., Sharov A.N., Yurchenko V.V., Morozov A.A., Malysheva O.A., Kukhareva G.I., Zhakovskay Z.A. Responses of zebra and quagga mussels to copper and tributyltin exposure: bioconcentration, metabolic and cardiac biomarkers // Comparative Biochemistry and Physiology. Part C: Toxicology & Pharmacology. 2024. 283. 109967. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2024.109967>

Braby C., Somero G. Following the heart: Temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*) // The Journal of experimental biology. 2006. 209. 2554–2566. <https://doi.org/10.1242/jeb.02259>

- Curtis T.M., Williamson R., Depledge M.H. The initial mode of action of copper on the cardiac physiology of the blue mussel, *Mytilus edulis* // *Aquatic Toxicology*. 2001. 52. 29–38.
- Curtis T.M., Williamson R., Depledge M.H. Simultaneous, long-term monitoring of valve and cardiac activity in the blue mussel *Mytilus edulis* exposed to copper // *Marine Biology*. 2000. 136. 837–846.
- Cuthbert R.N., Pattison Z., Taylor N.G., Verbrugge L., Diagne C., Ahmed D.A., Leroy B., Angulo E., Briski E., Capinha C., Catford J.A., Dalu T., Essl F., Gozlan R.E., Haubrock P.J., Kourantidou M., Kramer A.M., Renault D., Wasserman R.J., Courchamp F. Global economic costs of aquatic invasive alien species // *Science of the Total Environment*. 2021. 775. e145238. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145238>
- Depledge M.H., Aagaard A., Györkös P. Assessment of trace metal toxicity using molecular, physiological and behavioral biomarkers // *Marine Pollution Bulletin*. 1995. 31. 19–27.
- Evariste L., David E., Cloutier P.L., Brousseau P., Auffret M., Desrosiers M., Emilie Groleau P., Fournier M., Betoulle S. Field biomonitoring using the zebra mussel *Dreissena polymorpha* and the quagga mussel *Dreissena bugensis* following immunotoxic responses. Is there a need to separate the two species? // *Environmental Pollution*. 2018. 238. 706–716. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.03.098>
- Fent K., Hunn J. Organotins in freshwater harbors and rivers: temporal distribution, annual trends and fate // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1995. 14. 1123–1132.
- Hall L.W., Scott M.C., Killen W.D., Unger M.A. A probabilistic ecological risk assessment of tributyltin in surface waters of the Chesapeake Bay watershed // *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal*. 2000. 141–179.
- Higgins S.N., Vander Zanden M.J. What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts of freshwater ecosystems // *Ecological Monographs*. 2010. 80. 179–96.
- ISO 17353:2004. International Organization for Standardization. Water quality – Determination of selected organotin compounds – Gas chromatographic method.
- ISO 3696:1995. Water for analytical laboratory use – Specification and test methods.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts // *Hydrobiologia*. 2015. 746. 97–112.
- Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Sharov A.N., Sharov A.N., Kurakin A.S., Lips U., Kolesova N., Lehtonen K.K. Applicability of a bioelectronic cardiac monitoring system for the detection of biological effects of pollution in bioindicator species in the Gulf of Finland // *Journal of Marine Systems*. 2017. 171. 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.12.005>
- Klimova Y.S., Chuiko G.M., Gapeeva M.V., Pesnya D.S. The use of biomarkers of oxidative stress in zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) for chronic anthropogenic pollution assessment of the Rybinsk Reservoir // *Contemporary Problems of Ecology*. 2017. 10. 178–183.
- Knoll L., Sarnelle O., Hamilton S., Kissman C., Wilson A., Rose J., Morgan M. Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase cyanobacterial toxin concentrations in low-nutrient lakes // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2008. 65. 448–455. <https://doi.org/10.1139/F08-182>.
- Kuprijanov I., Väli G., Sharov A., Berezina N., Liblik T., Lips U., Kolesova N., Maanio J., Junttila V., Lips I. Hazardous substances in the sediments and their pathways from potential sources in the eastern Gulf of Finland // *Marine Pollution Bulletin*. 2021. 170. 112642.
- LabGroup, Санкт-Петербург // (<http://ecolabspb.ru>). Accessed 3. 03.2024.
- Mersch J., Wagner P., Pihan J.-C. Copper in indigenous and transplanted zebra mussels in relation to changing water concentrations and body weight // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1996. 15. 886–893.
- Metelkova L., Zhakovskaya Z., Kukhareva G., Voskoboinikov G., Zimina O. Organotin compounds (OTs) in surface sediments, bivalves and algae from Russian coast of the Barents Sea (Kola Peninsula) and the Fram Strait (Svalbard Archipelago) // *Environmental Science and Pollution Research*. 2022. 29. 34659–34669. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-18091-0>
- PAST // (<https://past.en.lo4d.com/>). Accessed 3. 03.2024.
- Peters T.Jr., Blumenstock F.A. Copper-binding properties of bovine serum albumin and its aminoterminal peptide fragment // *Journal of Biological Chemistry*. 1967. 242 (7). 1574–1578.
- Pipe R.K., Coles J.A., Carissan F.M.M., Ramanathan K. Copper induced immunomodulation in the marine mussel, *Mytilus edulis* // *Aquatic Toxicology*. 1999. 46. 43–54.
- Raikow D.F., Sarnelle O., Wilson A.E., Hamilton S.K. Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels // *Limnology & Oceanography*. 2004. 49. 482–487.
- Reynolds S.A., Aldridge D.C. Impacts of invasive quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) on reservoir water quality, as revealed by progressive-change BACIPS analysis // *Water Research*. 2021. 197. 117105. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2021.117105>
- Schäfer S., Hamer B., Treursić B., Möhlenkamp C., Spira D., Korlević M., Reifferscheid G., Claus E. Comparison of bioaccumulation and biomarker responses in *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* after exposure to resuspended sediments // *Archives of environmental contamination and toxicology*. 2012. 62. 614–27.
- Simkiss K., Mason A.Z. Metal ions: metabolic and toxic effects // *The Mollusca* / Ed. P.W. Hochachka. New York: Academic Press, 1983. P. 101–164.
- Sousa A., Génio L., Mendo S., Barrosi C. Comparison of the acute toxicity of tributyltin and copper to veliger larvae of *Nassarius reticulatus* (L.) // *Applied Organometallic Chemistry*. 2005. 19. 324–328.
- Vanderploeg H.A., Liebig J.R., Carmichael W.W., Agy M., Johengen T.H., Fahnenstiel G.L., Nalepa T.F. Zebra

- mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2001. 58. 1208–1221.
- Vanderploeg H.A., Sarnelle O., Liebig J.R., Morehead N.R., Robinson S.D., Johengen T.H., Horst G.P. Seston quality drives feeding, stoichiometry and excretion of zebra mussels // Freshwater Biology. 2017. 62. 664–680. <https://doi.org/10.1111/fwb.12892>
- Waller D., Pucherelli S., Barbour M., Tank S., Meulemans M., Wise J., Dahlberg A., Aldridge D.C., Claudi R., Cope W.G., Gillis P.L., Kashian D.R., Mayer D., Stockton-Fiti K., Wong W.H. Review and development of best practices for toxicity tests with dreissenid mussels // Environmental Toxicology and Chemistry. 2023. 42. 1649–1666.
- WHO. World Health Organization, Tributyltin Compounds, UNEP, WHO, Environmental Health Criteria. Geneva, Switzerland, 1990.
- Zambare S., Mahajan A.Y. Heavy metal (copper and mercury) induced alterations in the enzyme secretory activity of hepatopancreas of a freshwater bivalve *Corbicula striatella* // Pollution Research. 2001. 20. 143–146.

INFLUENCE OF WATER POLLUTION WITH COPPER AND TRIBUTYLTIN ON THE PHYSIOLOGICAL INDICATORS OF TWO DREISSENIIDS (*DREISSENA POLYMORPHA* AND *D. BUGENSIS*)

© 2024 Berezina N.A.^{a, *}, Sharov A.N.^{b, c, **}, Kholodkevich S.V.^{b, c, ***}, Kukhareva G.I.^c

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

^b Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok, 152742, Russia

^c St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199178, Russia

e-mail: *nadezhda.berezina@zin.ru, **sharov@ibiw.ru, ***kholodkevich@mail.ru

This research focuses on the physiological indicators of zebra and quagga mussels, such as metabolic activity (oxygen consumption level), body mass index and cardiac resistance (restoration of the heart rhythm after exercise), when water is polluted with copper and tributyltin compounds. The results revealed differences in the physiological responses of two zebra mussel species (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *D. bugensis* (Andrusov, 1897)) to pollution of the aquatic environment with these substances. Quagga mussels were more vulnerable than zebra mussels to copper and tributyltin in terms of mortality, heart rate biomarkers, and metabolic activity. Exposure to these compounds has also led to a decrease in body mass index in zebra mussels in some cases. Both dreissenid species exposed to copper exhibited similar levels of respiratory activity, with a dose-dependent bell-shaped response. Mollusks from the treatment with the lowest copper concentration (50 µg/l) and the control did not differ in the level of respiratory activity. However, at average copper concentrations of 100 µg/l and 500 µg/l, zebra mussels showed a statistically significant increase in respiration intensity, and at high copper levels (1 and 5 mg/l) – a significant decrease. Exposure to organotin compounds also significantly affected the respiratory activity of both zebra mussel species, leading to an increase in oxygen consumption by 1.5–1.7 times compared to the control. Quagga mussels were more sensitive to the presence of tributyltin than zebra mussels. As a result of the study, zebra mussel heart rate recovery time increased with increasing copper concentration (from 100 µg/l to 5 mg/l), such that mussels required 10–25 minutes longer to recover heart rate than controls. In the case of quagga mussels, the time for recovery of heart rate at high copper concentrations (1000 µg/l) almost doubled (up to 103 minutes) compared to the control (56 minutes). Both dreissenid species showed significantly longer heart rate recovery times when exposed to tributyltin (10–100 ng/l) than controls. The largest differences were observed at 100 ng/l tributyltin, with *D. bugensis* taking 27–35 minutes longer to recover heart rate than *D. polymorpha*. Our data showed that the better resistance of the zebra mussels to toxicants in water can contribute to its further expansion and successful competition with quagga mussels. However, quagga mussels may be a more effective as an indicator species at monitoring of water pollution with copper and organotin compounds.

Key words: mollusks, oxygen consumption rate, energy metabolism, heart rate, body weight, water pollution.

АМУРСКИЙ ЧЕБАЧОК *PSEUDORASBORA PARVA* (CYPRINIDAE) И РОТАН *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) – ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ РЕКИ УРАЛ

© 2024 Болдырев В.С.^{а,*}, Яковлев С.В.^{б,**}, Басько Ю.В.^{а,***}, Випхло Е.В.^{а,****},
Щукина А.М.^{а,*****}

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

^б Институт водных проблем РАН, Москва, 119333, Россия

e-mail: *neogobius@yahoo.com, **jack_sv@mail.ru, ***basko_yulia@mail.ru, ****vipхлоeka@yandex.ru,
*****1_gela97@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2024. После доработки 24.07.2024. Принята к публикации 08.08.2024

Приведены новые сведения о распространении в р. Урал двух чужеродных азиатских видов рыб. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, впервые указываемый для бассейна реки, отмечен только на нескольких локациях её 300-километрового участка между устьями рек Колпачка и Уртабуртя, что, во-видимому, обусловлено относительно недавним вселением. Проникнуть сюда он мог из рыбоводных хозяйств, появление в которых стало следствием случайной интродукции вместе с растительноядными рыбами. Установлено, что ротан *Perccottus glenii*, известный ранее только в верховьях, в настоящее время широко расселился в водоёмах Уральского бассейна в границах России. У обоих рыб варьирование значений меристических признаков укладывается в их видовой диапазон изменчивости. Дана сравнительная характеристика питания. Спектр потребляемых объектов у ротана шире и размеры кормовых беспозвоночных крупнее, чем у амурского чебачка. Среди массовых видов Chironomidae в питании ротана преобладают донные организмы (*Chironomus plumosus*, *Glyptotendipes gripekoveni*), у чебачка — локализованные на водных макрофитах (*Cricotopus algarum*, *C. sylvestris* и *Tanytarsus gregarius*), а из Ephemeroptera, соответственно, плавающие (*Cloeon dipterum*) и ползающие (*Caenis macrura*) личинки. Пищевое сходство чебачка и ротана, как видов со сходными биотопами, в р. Урал характеризуется как сравнительно низкое.

Ключевые слова: биологическая инвазия, новоприобретённый ареал, размерный состав, плотность, меристические признаки, питание, Каспийский бассейн.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-039-050

Введение

Интенсификация биологических инвазий чужеродных видов в последние десятилетия стала одной из острейших мировых проблем. Ускорение трансформации ареалов многих организмов обусловлено усилением антропогенного преобразования естественной среды и глобальными геоклиматическими изменениями. Проблема проникновения видов живых организмов за пределы их нативных ареалов имеет исключительно важное по своим последствиям социально-экономическое и природоохранное значение [Leppäkoski et al., 2002; Haubrock et al., 2020]. Особенно остро стоят вопросы, связанные с инвазионным процессом гидробионтов в пресноводных экосистемах Европы, где основными векторами первичной интродукции вселен-

цев являются преднамеренная интродукция и гидростроительство, связанное как с зарегулированием и появлением водохранилищ, так и постройкой каналов различного назначения [García-Berthou et al., 2005; Слынько, Терещенко, 2014; Bailey et al., 2020]. Воздействие чужеродных видов может включать в себя взаимодействие между хищником и жертвой, конкуренцию за пищу, нерестилища, укрытия, гибридизацию аборигенов и вселенцев, перенос паразитов и т. д. [Gozlan, Beyer, 2006; Kvach et al., 2014; Didenko, Kruzhylina, 2015; Błońska et al., 2017]. Работы по мониторингу и предотвращению нежелательных инвазий становятся важнейшими элементами комплекса мер по инвентаризации и сохранению биологического разнообразия [Дгебуадзе, 2002; Copp et al., 2005; Gallardo et al., 2019].

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) и ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae), нативные ареалы которых располагаются в Восточной Азии, являются одними из самых распространённых и наиболее многочисленных представителей рыб-вселенцев в Евразии [Карабанов и др., 2010; Gozlan et al., 2010; Решетников и др., 2018 а, б; European Commission..., 2020]. Появление их вне границ исторического ареала, как правило, связано с непреднамеренной интродукцией при осуществлении работ по вселению промысловых видов китайского равнинного фаунистического комплекса и деятельностью аквариумистов. Дальнейшему быстрому саморасселению [Reshetnikov, 2013] способствуют их высокие экологическая пластичность и репродуктивный потенциал [Rau et al., 2017; Chai et al., 2020; Nocita et al., 2023]. Прогнозируется, что с потеплением климата степень негативного воздействия этих видов на аборигенные сообщества европейских водоёмов будет нарастать [Artaev, 2023; Pupins et al., 2023]. Характерными местообитаниями обоих видов являются слабопроточные, мелководные и прогреваемые зарослевые участки разнотипных водоёмов [Решетников и др., 2018 а, б]. Влияние амурского чебачка и ротана на аборигенные сообщества в новоприобретённом ареале и на объекты аквакультуры в прудовых хозяйствах при определённых обстоятельствах рассматривают как негативное [Абраменко, 2012; Reshetnikov, 2013; Musil et al., 2014; Grabowska et al., 2019; Rechulicz, 2019]. До настоящего времени амурского чебачка в р. Урал не отмечали, а ротан был известен только в верхнем течении до Ириклинского вдхр. [Чибилёв, Дебело, 2009; Reshetnikov, Chibilev, 2009].

Целью работы является характеристика современного распространения, размерного состава, некоторых меристических признаков и питания популяций амурского чебачка и ротана на российском участке р. Урал.

Материал и методика

Ихтиологический материал на российском участке р. Урал собирали в ходе экспедиций в

июле и сентябре 2022 г., апреле, мае и сентябре 2023 г. В качестве орудия лова использовали 6-метровый мальковый невод, изготовленный из дели с ячейей 4 мм и снабжённый кутком с вставкой из мельничного газа. Облавливали открытые или частично заросшие мягкими водными макрофитами прибрежные участки с глубинами до 1.5 м. На каждой локации делалось от 1 до 5 притонений, по возможности в разных биотопах. При каждом лове определяли площадь облёта неводом. Общая площадь облова составила 1.9 га. На участках, сильно заросших высшей водной растительностью, использовали дополнительно сачок диаметром 50 см из мельничного газа. В пойменных озёрах также выставляли на 1 час 1–2 жаберные сети с разноразмерной ячейей Nordic, состоящие из двенадцати 2.5-метровых вставок полотна высотой 1.5 м с шагом ячейи 5, 6.25, 8, 10, 12.5, 15.6, 19.5, 24, 29, 35, 43 и 55 мм. Общее количество выставленных сетей – 36. Всего учёт провели на 189 локациях (рис. 1), из которых 59 на самой реке, 64 на уральских притоках первого порядка, 19 – второго, 4 – третьего, 16 – в водохранилищах и 27 в пойменных озёрах. Часть локаций в разные годы и сезоны облавливали повторно. Весь улов разбирали по видам, просчитывали и промеряли на месте. 62 экз. ротана и 25 экз. чебачка были зафиксированы в формалине в местах поймок для изучения питания и морфологических признаков в лабораторных условиях. В качестве дополнительных данных о распространении рыб привлечены опросные материалы рыбаков-любителей и представителей рыбоохраны.

За стандартную длину (*SL*) тела принимали расстояние от вершины рыла до конца гипурального комплекса. В отдельных случаях приводим общую длину (*TL*). Исследовались основные меристические признаки в соответствии с последними методическими подходами [Kottelat, Freyhof, 2007; Богуцкая и др., 2013]: число неветвистых и ветвистых лучей в спинном (*D*)/спинных (*D1*, *D2*) и анальном (*A*) плавниках, число лучей в грудном плавнике (*P*), число чешуй в боковой линии (*l.l.*), число жаберных тычинок на первой левой жаберной дуге (*sp.br.*). Перед подсчётом костные структуры у рыб подкрашивали ализа-

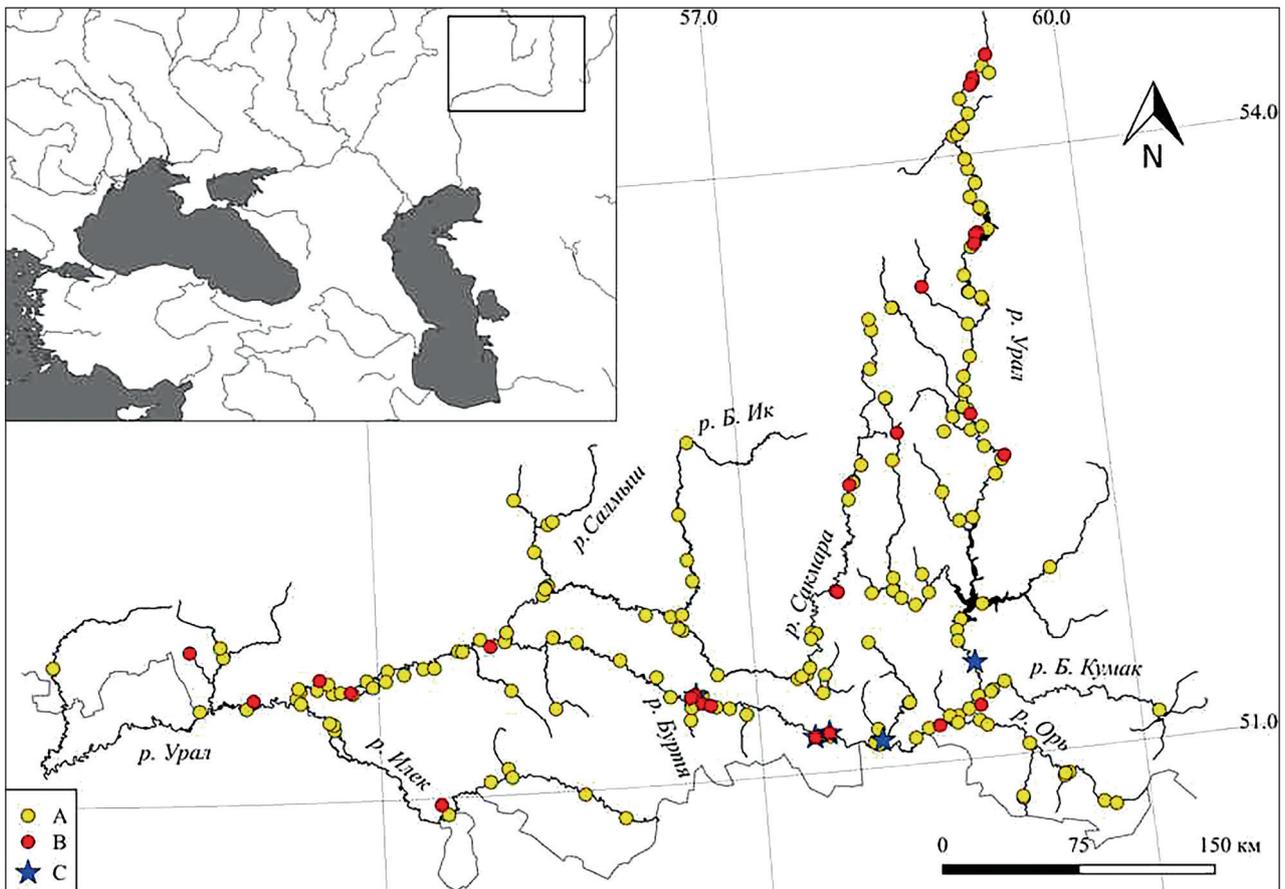


Рис. 1. Точки сбора материала (А), места обнаружения ротана (В) и амурского чебачка (С) на российском участке р. Урал.

рином. В боковой линии учитывали общее число чешуй, включая единичные непрободённые и заходящие на основания лучей хвостового плавника. Последние два сближенных ветвистых луча в непарных плавниках считали как 1.5. Классификация и валидные названия гидробионтов приведены в соответствии с международной зоологической номенклатурой [Catalogue..., 2024] с указанием синонимии по отдельным таксонам с дискуссионным статусом.

Выборки обоих видов, на которых изучали питание, были сформированы из особей, собранных в светлое время суток на различных участках Уральского бассейна в ходе всех четырёх экспедиционных выездов. Значение пищевых организмов оценивали по частоте встречаемости (F , % от числа питавшихся рыб), численности (N , % от общего количества организмов) и массовой доле (W , % от общей массы пищевого комка). В качестве интегральной величины, характеризующей значимость отдельных компонентов питания, рассчитывали индекс относительной значимости – *Index of Relative Importance (IRI)* [Pinkas et al., 1971; Cortés, 1997]: $IRI = (F \times (N + W)) \times 100$. Учитывая частоту встречаемости кормовых объектов, их численность и массовую долю, индекс относительной значимости в значительной степени позволяет нивелировать недостатки оценки каждого из этих параметров [Liao et al., 2001].

Для сравнения спектров питания чебачка и ротана использовали индекс пищевого сходства (*ИПС*) Шорыгина [1952], который представляет собой сумму минимальных долей пищевых объектов в рационе двух сравниваемых видов. При $ИПС \geq 60\%$ совпадение рационов считается значительным [Wallace, 1981]. Для определения степени перекрытия их пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна [Horn, 1966]: $Cl = 2\sum x_i y_i / (\sum x_i^2 + \sum y_i^2)$, где x_i и y_i – значения отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %. Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и единице – при полном их совпадении. Значение индекса >0.6 расценивали как биологически значимое перекрытие пищевых ниш.

Для сравнения спектров питания чебачка и ротана использовали индекс пищевого сходства (*ИПС*) Шорыгина [1952], который представляет собой сумму минимальных долей пищевых объектов в рационе двух сравниваемых видов. При $ИПС \geq 60\%$ совпадение рационов считается значительным [Wallace, 1981]. Для определения степени перекрытия их пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна [Horn, 1966]: $Cl = 2\sum x_i y_i / (\sum x_i^2 + \sum y_i^2)$, где x_i и y_i – значения отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %. Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и единице – при полном их совпадении. Значение индекса >0.6 расценивали как биологически значимое перекрытие пищевых ниш.

Реку Урал условно делят на три части: верхнее течение от истока до г. Орск (длина 670 км), среднее течение между городами Орск и Уральск (952 км), нижнее от г. Уральск до устья (806 км). Среднее и нижнее течения реки незарегулированы, верхнее и почти всё среднее (~ 750 км) расположены в границах России.

Результаты и их обсуждение

Распространение, размерный состав, концентрация. За период работ учтено 146.5 тыс. экз. 32 видов рыб, среди которых 621 особь амурского чебачка и 482 особи ротана. Первый вид отмечен на нескольких локациях 300-километрового участка р. Урал между устьями рек Колпачка и Уртабуртя. В самой реке в 2022 г. у с. Колпакское (51°28'43.18" с. ш., 58°44'29.74" в. д.) и в небольших заливах р. Губерля в 5 км от устья у с. Казачья Губерля (51°08'07.95" с. ш., 57°57'25.08" в. д.) его уловы были представлены разноразмерными особями *SL* 38–50 мм и 12–73 мм, соответственно. Концентрация особей в этих двух локациях составила 0.3 и 0.7 экз/м². В крупном пойменном оз. Карасу у с. Алабайтал, соединённом с р. Урал протокой, был пойман единственный взрослый экземпляр *SL* 55 мм (51°26'14.00" с. ш., 56°30'43.75" в. д.) (рис. 1). В 2023 г. также только одна особь этого вида (*SL* 40 мм) учтена весной в р. Урал у п. Урал (51°10'51.36" с. ш., 57°25'42.95" в.д.), а осенью, помимо экземпляра из р. Губерля (*SL* 24 мм), где этот вид уже был известен, чебачок в большом количестве (561 экз. *SL* 17–44 мм; 14 экз/м²), большинство из которых, очевидно, являлись сеголетками, отмечен в оз. Лещово (51°11'42.49" с. ш., 57°32'35.18" в.д.), расположенном в 4 км от с. Подгорное. Самый крупный экземпляр в наших сборах имел *SL* 73 (*TL* 86) мм и массу 7.7 г.

До настоящего времени амурского чебачка в ихтиофауне Уральского бассейна не указывали [Чибилёв, Дебело, 2009; Karabanov et al., 2021; *Pseudorasbora...*, 2024]. В смежном с ним Волжском бассейне массового распространения он пока не имеет и известен лишь локально в одном из прудхозов [Ермолин и др., 2021]. В Каспийском море чебачка отмечают с 2020 г. в прибрежной зоне Калмыкии

[Петрушкиева, 2021]. В низовьях р. Волга до недавнего времени был не известен [Литвинов, Подоляко, 2013]. Впервые единично отмечен в западной части авандельты весной 2024 г. (данные Подоляко С.А. (Каспийский филиал Института океанологии)). В последние десятилетия освоил ирригационные каналы и мелководья каспийского побережья Казахстана [Дукравец и др., 2016], близкие к устью р. Урал. Данных о его присутствии в нижнем течении реки в настоящее время нет. Не обнаружен он нами в р. Урал и на смежном с Казахстаном 400-километровом участке между устьями рек Уртабуртя и Илек. Судходство, с которым часто связано расселение гидробионтов [Решетников и др., 2018б], в среднем течении реки, где обнаружен этот вид, в последние полвека отсутствует [Чибилёв, 2008].

Уральский бассейн лежит вне основных европейских речных инвазионных коридоров [Panov et al., 2009; Kvach et al., 2021], возникших в первую очередь в результате лимнизации зарегулированных водотоков и нарушения их межбассейновой изоляции созданием судходных и водоподающих каналов. Ближайшие водные объекты, где чебачок известен, располагаются на территории Казахстана, в прудовые хозяйства которого он был случайно завезён из Китая ещё в 1960-е гг. с молодью растительоядных рыб [обзор: Карабанов и др., 2010]. Позже проник и широко распространился в различных естественных и искусственных водоёмах, включая бассейны Аральского моря и оз. Балхаш [Решетников и др., 2018б]. Предполагается, что этот вид к настоящему времени широко расселился в Средней Азии, но целостная картина его распространения отсутствует. В Уральский бассейн чебачок, вероятнее всего, мог попасть из каких-то прудовых хозяйств с молодью растительоядных рыб, как это часто имело место в других водоёмах приобретённого ареала. Обнаружение его на сравнительно небольшом по протяжённости участке реки (рис. 1), по-видимому, маркирует очаг вселения и обусловлено относительно недавним появлением.

Ротан в верховьях р. Урал стал встречаться в 1980-е гг. По крайней мере с 1993 г. его отме-

чали в реках Кирса и Гумбейка, в 2000-е – в р. Большая Караганка, а также в Верхнеуральском и Ириклинском водохранилищах [Чибилёв, Дебело, 2009; Reshetnikov, Chibilev, 2009]. Ниже по течению до настоящего времени он не был известен [Решетников и др., 2018а; *Perccottus...*, 2024]. В наших уловах ротан отмечен на всём участке работ (рис. 1), как в самой р. Урал, так и в бассейне его некоторых притоков первого (реки Янгелька, Большая Караганка, Таналык, Большой Кумак, Сакмара, Илек) и второго (р. Ташлинка (бассейн р. Иртек)) порядков. Причём, если выше г. Оренбурга он встречался в разнотипных водоёмах, как лентического, так и лотического типа, то ниже – исключительно в пойменных озёрах и прудах. Отсутствие этого вида в рипали Урала на нижнем участке работ, видимо, является следствием выедания его хищниками. На верхнем же сравнительно мелководном и сильнее заросшем водными макрофитами, где численность его потребителей ниже, он способен закрепляться и в русловых биотопах. Схожее воздействие на ротана оказывают хищные виды рыб в различных водоёмах других водных систем [Залозных, 1982; Litvinov, O’Gorman, 1996; Бакланов, 2001; Rakauskas et al., 2021]. В то же время ротан, довольно слабо приспособленный к противостоянию хищникам, демонстрирует весьма эффективное использование укрытий. Их наличие позволяет виду закрепляться даже в основном русле больших рек [Smirnov et al., 2019].

В водоёмах Ташлинского района Оренбургской обл., граничащего по р. Урал с Казахстаном, по опросам местного населения, ротан стал отмечаться ещё во второй половине 2000-х гг. Его быстрое расселение в верхнем и среднем течении реки схоже с динамикой распространения этого вида в других крупных водотоках, в верховья которых он был непреднамеренно интродуцирован [Reshetnikov, 2013], и наверняка обусловлено специфичностью гидрорежима р. Урал среди крупнейших европейских рек. Это выражается в очень сильной неравномерности стока, когда на апрель-май приходится обычно 60–80%, а иногда до 96% годового объёма [Чибилёв, Дебело, 2009]. Весеннее половодье в

многоводные годы сопровождается очень высокими скачками уровня и созданием единого водного тела с высокими скоростями течения по всей ширине поймы, что наверняка способствует в эти периоды расселению ротана на большие расстояния. Распространению этого вида способствуют также бесконтрольные переносы его из водоёма в водоём рыбаками-любителями [Решетников и др., 2018а]. Вероятность присутствия в настоящее время в нижнем течении Урала в границах Казахстана высока, хотя сведения о фактах его наводок пока отсутствуют.

В наших сборах отмечены особи ротана $SL\ 17\text{--}121$ ($TL\ 20\text{--}135$) мм и массой 0.13–41.8 г (рис. 2). По опросным данным, встречаются экземпляры и значительно крупнее. Длина сеголеток к середине июля в уловах малькового невода составляла 17–26 мм, а к концу сентября – 17–35 мм. В мае самые мелкие годовики имели $SL\ 29$ мм. В большинстве локаций, где был отмечен ротан, его концентрация в уловах малькового невода была незначительна и составляла 0.01–0.06 экз/м². Реже, обычно в сильно заросших мягкой водной растительностью биотопах, 0.5–3.2 экз/м².

Морфология. Величины меристических признаков амурского чебачка и ротана р. Урал укладываются в их пределы варьирования у этих видов в аборигенном и приобретённом ареале [Karabanov et al., 2009; Kutsokon, 2010; Kasyanov, Goroshkova, 2012; Kutsokon et al., 2014; Honcharov, Drohvalenko, 2024] (табл. 1). Невысокая изменчивость выборки последнего, возможно, обусловлена, как это бывает

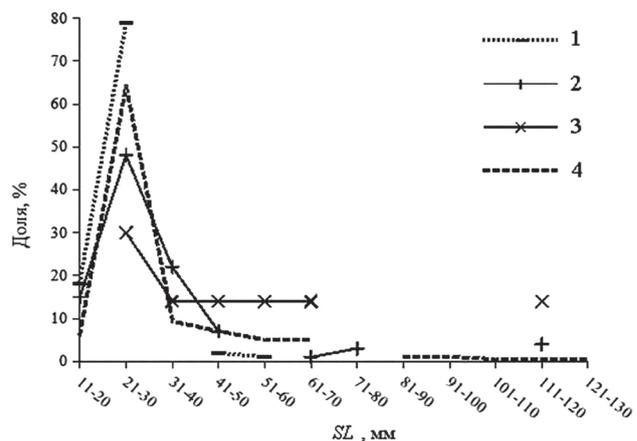


Рис. 2. Размерный состав ротана в уловах летом (1) (123 экз.) и осенью (2) (27 экз.) 2022 г., весной (3) (7 экз.) и осенью (4) (174 экз.) 2023 г.

Таблица 1. Меристические признаки амурского чебачка и ротана р. Урал

Признак	Амурский чебачок (n = 20)			Ротан (n = 24)		
	min-max	M	m	min-max	M	m
D1				6-7	6.9	0.06
D2 неветвистые				1	1	
D2 ветвистые				10.5-13.5	11.8	0.12
D неветвистые	3	3				
D ветвистые	7.5	7.5				
A неветвистые	2	2		1-2	1.0	0.04
A ветвистые	6.5	6.5		9.5-11.5	10.6	0.1
P				15-17	16.0	0.15
l.l.	37-39	37.6	0.14	38-43	39.1	0.3
sp.br.				10-12	10.8	0.12

Примечание: n – число особей; min-max – пределы варьирования показателя, M – среднее значение, m – ошибка среднего.

на территориях за пределами исторического ареала [Stepien, Tumeo, 2006; Barkhalov et al., 2023], ограниченным количеством особей, изначально попавших в уральский бассейн («эффект основателя») и/или низкой изменчивостью интродуцентов, подвергшихся сильному давлению отбора (эффект «бутылочного горлышка»).

Питание. В питании обоих видов присутствовали только автохтонные организмы водоемов. У амурского чебачка отмечены объекты 7 таксономических групп (табл. 2). Наибольшее значение имеют личинки Chironomidae (%IRI – 40), в меньшей степени представители Bryozoa, Branchiopoda, Oligochaeta и Ephemeroptera (7–19%). Остальные кормовые объекты в его питании играют незначительную роль. Из 17 видов Chironomidae самая большая составляющая (28%) у *Cricotopus sylvestris*, *C. algarum*, *Cladotanytarsus mancus* и *Tanytarsus gregarius*, среди Ephemeroptera – у *Caenis* sp. (12%). Из Chironomidae отмечены также *Chironomus plumosus*, *Dicrotendipes nervosus*, *D. tritonus*, *Endochironomus albipennis*, *Microtendipes chloris*, *Paratanytarsus lauterborni*, *Pentapedilum exsectum*, *Polypedilum nubeculosum*, *P. scalaenum*, *Tanypus punctipennis*, *T. vilipennis*, *Thienemannimyia lentiginosa* и *Psectrocladius* sp. Для Oligochaeta, среди прочих, отмечены представители Naididae, для Branchiopoda – *Leptodora kindtii* и представители Chydoridae. Ожидается, что у чебачка, основными местообитаниями которого являются мелководья с богатой водной

растительностью, в пищевом комке преобладают организмы, характерные для зарослевых биотопов (представители Chironomidae р. *Cricotopus*, *E. albipennis*, *M. chloris*, *P. lauterborni*, все отмеченные Ephemeroptera и другие).

Спектр питания ротана оказался значительно шире. Из 14 таксономических групп наибольшее значение, как и у чебачка, имеют личинки Chironomidae (%IRI – 25), второстепенное Branchiopoda (20%) и Ephemeroptera (16%). Меньшую роль играют Ostracoda, Odonata, Oligocheta, рыбы (верховка *Leucaspius delineatus* и ротан), Trichoptera, Copepoda, Mollusca (2–10%) и прочие. Среди Mollusca самая большая составляющая у представителей родов *Anisus* и *Ampullaceana* (9%), у Chironomidae – *Glyptotendipes gripekoveni*, *Chironomus plumosus* и *Microtendipes chloris* (19%), у личинок Ephemeroptera – представителей родов *Cloeon* и *Caenis* (6%), среди Trichoptera и Heteroptera – у *Oxyethira* sp. (6%) и *Sigara* sp. (1%), соответственно. Кроме вышеприведенных таксонов в питании ротана были отмечены среди Oligocheta представители Naididae, у Hirudinae – *Erbobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis*, Mollusca – *Euglesa* sp. (Bivalvia), а также *Acroloxus lacustris*, *Valvata piscinalis*, *V* sp. (= *V. depressa* [Определитель..., 2004]), *Armiger* sp. и *Lytthoglyphus* sp. (Gastropoda), у Branchiopoda – *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus* sp., *Ceriodaphnia* sp., *Eurycercus lamellatus*, *E.* sp., *Leptodora kindtii*, у Odonata

Таблица 2. Индекс относительной значимости (*IRI*) основных кормовых объектов в питании амурского чебачка (*SL* 22–73 мм) и ротана (*SL* 17–121 мм) р. Урал

Таксономическая группа	Таксон	Амурский чебачок (n = 25)	Ротан (n = 60)
Oligocheta		17.23	2.7
Hirudinae			0.99
Вруозоа (статобласты)		6.90	
Mollusca	<i>Anisus</i> sp.		2.12
Mollusca	<i>Ampullaceana balthica</i> (= <i>Lymnaea ovata</i> [Определитель..., 2004]) + <i>A.</i> sp.		6.86
Mollusca	прочие		0.93
Branchiopoda		16.83	19.96
Сорепода		6.25	7.39
Ostracoda			1.65
Amphipoda			0.02
Odonata			2.08
Diptera	<i>Chironomus plumosus</i> + <i>C.</i> sp.		6.04
Diptera	<i>Cladotanytarsus mancus</i>	7.10	0.83
Diptera	<i>Cricotopus algarum</i>	3.97	0.25
Diptera	<i>C. sylvestris</i>	11.36	1.23
Diptera	<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> + <i>G.</i> sp.		9.26
Diptera	<i>Microtendipes chloris</i>	0.05	3.2
Diptera	<i>Tanytarsus gregarius</i>	5.23	
Diptera	прочие	5.72	3.66
Ephemeroptera	<i>Cloeon dipterum</i> + <i>C.</i> sp.		4.66
Ephemeroptera	<i>Caenis macrura</i> + <i>C.</i> sp.	11.53	1.24
Ephemeroptera	прочие	7.71	10.47
Trichoptera	<i>Oxyethira</i> sp.		6.37
Trichoptera	прочие	0.02	0.95
Heteroptera	<i>Sigara</i> sp.		0.87
Heteroptera	прочие		0.03
Рыба	Верховка <i>Leucaspis delineatus</i>		2.66
Рыба	Ротан		2.08
Фрагменты растений			0.18
Полупереваренная масса			1.13
Песок		0.1	0.19
ВСЕГО		100	100

Примечание: n – число особей с пищей в кишечниках.

– *Platycnemis* sp., а также представители Coruliidae и Coenagrionidae, среди Chironomidae – *Cladotanytarsus mancus*, *Cricotopus algarum*, *C. sylvestris*, *Cryptochironomus defectus*, *C.* sp. (= *C. viridulus* [Определитель..., 1999]), *Endochironomus tendens*, *Paratanitarsus lauterborni*, *Polypedilum nubeculosum*, *Procladius choreus*, *P. ferrugineus*, *Psectrocladius* sp., *Rhetotanytarsus exiguus*, *Tanypus punctipennis*, из других Diptera – представители Ephydriidae и Ceratropogonidae, из Trichoptera – *Agraylea*

multipunctata. Также, как и у чебачка, значительную долю в питании ротана составляют зарослевые организмы.

В рационе всех размерных групп обоих видов большое значение имеют личинки Chironomidae и наблюдается закономерный сдвиг с ростом рыб в сторону уменьшения потребления зоопланктона (рис. 3 а, б). Обратная зависимость по Ephemeroptera – у чебачка их значение в питании с увеличением размера рыб растёт, а у ротана – снижается.

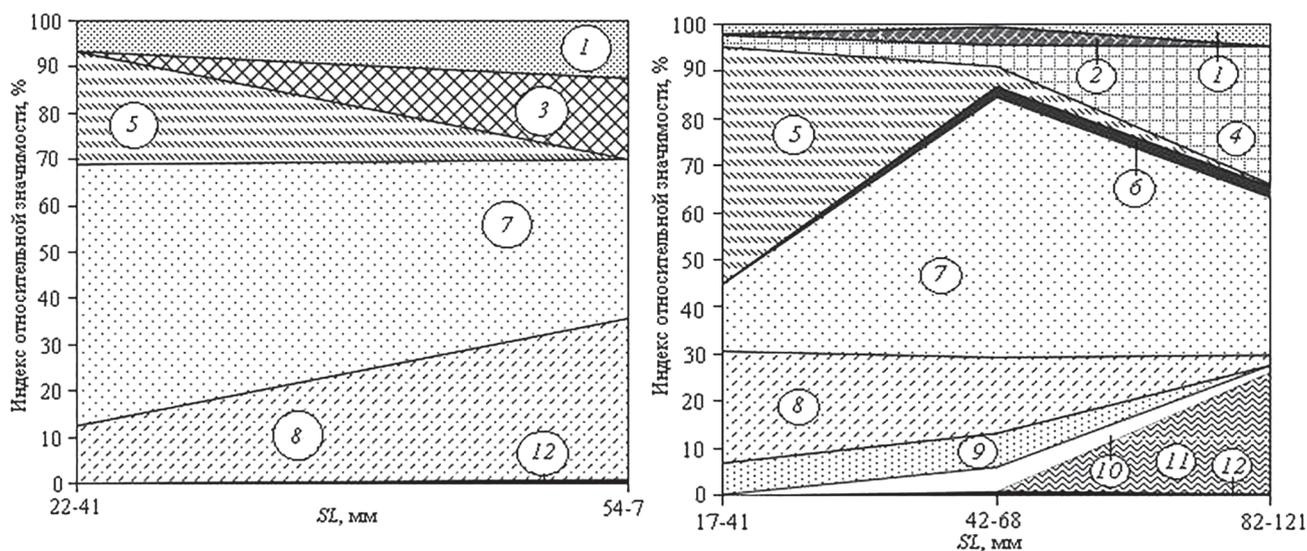


Рис. 3. Индекс относительной значимости (IRI) кормовых объектов у амурского чебачка (а) и ротана (б) в зависимости от их длины: 1 – олигохеты, 2 – пиявки, 3 – статобласты мшанок, 4 – моллюски, 5 – зоопланктон, 6 – стрекозы, 7 – личинки хирономид, 8 – подёнки, 9 – ручейники, 10 – прочие насекомые, 11 – рыбы, 12 – прочее.

При схожести нагульных биотопов часть различий в спектре питания у одноразмерных групп этих видов, по-видимому, обусловлены размерами рта. Ротана отличает потребление таких относительно крупных объектов как пиявки, моллюски, бокоплавцы и личинки стрекоз. У особей SL 114–121 мм в питании присутствует рыба, с ростом снижается значение Ephemeroptera и Trichoptera (рис. 3б). Чебачка же характеризует присутствие в рационе только сравнительно мелких организмов. Значительную роль в питании, по сравнению с ротаном, играют олигохеты и статобласты мшанок (рис. 3а).

Как показывает анализ видового состава массовых видов Chironomidae в питании чебачка и ротана (табл. 2), эти рыбы специализируются не только на потреблении разных по размерам таксонов, но и по локализации последних. Так ротан предпочитает крупноразмерных пелофилов *Chironomus plumosus* и донных на 4-й стадии развития *Glyptotendipes gripekoveni*, а чебачок – мелких фитофилов *Cricotopus algarum*, *C. sylvestris* и *Tanytarsus gregarius*, селящихся на макрофитах. В то же время среди Ephemeroptera у ротана в рационе преобладают личинки плавающих *Cloeon dipterum*, а у чебачка – донные ползающие *Caenis macrura* (табл. 2). Схожие закономерности в питании ротана, такие как высокая частота встречаемости среди Chironomidae

именно представителей *Chironomus* sp. и *Glyptotendipes* sp., отмечены в водоёмах Тверской обл. [Плюснина, 2008].

У особей ротана SL от 115 мм отмечен каннибализм, что характерно для этого вида при нехватке другого корма [Спановская и др., 1964; Kutsokon et al., 2021]. Такие случаи мы фиксировали в частично заморных пойменных озёрах, не каждый год заливаемых в период паводка, где ихтиофауна была обеднена и представлена стабильно только тремя наиболее устойчивыми к гипоксии видами рыб – серебряным карасём *Carassius auratus* complex, верховкой и ротаном. В целом пищевое сходство амурского чебачка и ротана в р. Урал можно охарактеризовать как сравнительно низкое (ИПС – 40,9), а перекрытие пищевых ниш – средней степени ($Cl = 0.57$).

Благодарности

Мы благодарны за помощь в сборе и анализе материала А.В. Дягтерёву (ООО «Аква-Экология»), Р.Ш. Каримову (Средневолжское территориальное управление ФАР) и В.П. Горелову (Волгоградский филиал ВНИРО).

Финансирование работы

Материал собран в рамках научно-исследовательской работы ИВП РАН по теме № 22-14-НИР/01.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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. Лабораторных экспериментов и содержания животных в неволе в данной работе не проводилось. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Абраменко М.И. Особенности пищевого поведения амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel 1846) (Cyprinidae: Gobioninae) в новых условиях обитания. Сообщение 1. Хищнические реакции // Вестник Южного научного центра РАН. 2012. Т. 8. № 4. С. 81–87.
- Бакланов М.А. Головешка-ротан *Perccottus glenii* Dyb. в водоёмах г. Перми // Вестник Удмуртского университета. Биология. 2001. № 5. С. 29–41.
- Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Том 1. Рыбы и моллюски. СПб.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 543 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Всеросс. конф. по экол. безопасности. М., 2002. С. 11–14.
- Дукравец Г.М., Мамилов Н.Ш., Митрофанов И.В. Рыбы Казахстана: Аннотированный список, исправленный и дополненный // Selevinia. 2016. Т. 24. С. 47–71.
- Ермолин В.П., Руденко-Травин В.Б., Гашников М.П. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) в водоёмах Саратовской области бассейна Волги // Современная наука: актуальные вопросы, достижения и инновации. XX Международная научно-практ. конф. Пенза, 2021. С. 23–25.
- Залозных Д.В. Некоторые аспекты биологии ротана в водоёмах Горьковской области // Наземные и водные экосистемы. Межвуз. сборник. Вып. 5. Горький: Изд-во Горьковского ун-та, 1982. С. 44–47.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 2. С. 115–124.
- Литвинов К.В., Подоляко С.А. Видовой состав и состояние ихтиофауны низовьев дельты Волги в 2006–2011 гг. в пределах Астраханского государственного природного заповедника. Приложение 2 // Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. С. 516–525.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Ред. С.Я. Цалолыхин. Т. 4. СПб.: Наука, 1999. 998 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Ред. С.Я. Цалолыхин. Т. 6. СПб.: Наука, 2004. 526 с.
- Петрушкиева Д.С. Молодь непромысловых видов рыб в Северном Каспии у побережья Республики Калмыкия // Каспий: прошлое, будущее, настоящее: Сборник научных статей. Астрахань: Астраханский университет, 2021. С. 57–61.
- Плюснина О.В. Питание ротана – *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в водоёмах естественного и инвазийного ареалов // Поволжский экологический журнал. 2008. № 2. С. 120–125.
- Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018а. С. 553–562.
- Решетников А.Н., Карабанов Д.П., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю. *Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel, 1846 // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018б. С. 563–572.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна: разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций. М.: Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛИУС, 2014. 328 с.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb. Fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4. С. 632–643.
- Чибилёв А.А. Бассейн Урала: история, география, экология. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 312.
- Чибилёв А.А., Дебело П.В. Рыбы Урало-Каспийского региона. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 227 с.
- Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 268 с.
- Artaev O. Prediction of current and future suitable habitats for three invasive freshwater fish species in Europe. Water, 2023. 15. 2091. <https://doi.org/10.3390/w15112091>
- Bailey S.A., Brown L., Campbell M.L., Canning-Clode J., Carlton J.T., Castro N., Chainho P., Chan F.T., Creed J.C., Curd A., Darling J., Fofonoff P., Galil B.S., Hewitt C.L., Inglis G.J., Keith I., Mandrak N.E., Marchini A., McKenzie C.H., Occhipinti-Ambrogi A., Ojaveer H., Pires-Teixeira L.M., Robinson T.B., Ruiz G.M., Seaward K., Schwindt E., Son M.O., Therriault T.W., Zhan A. Trends in the detection of aquatic non-indigenous species across global marine, estuarine and freshwater ecosystems:

- A 50-year perspective. *Diversity & Distribution*. 2020. 26. P. 1780–1797. <https://doi.org/10.1111/ddi.13167>
- Barkhalov R.M., Stolbunov I.A., Artaev O.N., Turbanov I.S., Rabazanov N.I., Khlopokova M.V., Karabanov D.P. Distribution of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) in waterbodies and watercourses of the Republic of Dagestan, Russia // *Inland Water Biology*. 2023. Vol. 16. No. 4. P. 781–787. <https://doi.org/10.1134/s199508292304003x>
- Błońska D., Kobak J., Grabowska J. Shelter competition between the invasive western tubenose goby and the native stone loach is mediated by sex // *Journal of Limnology*. 2017. 76 (2). P. 221–229.
- Catalogue of Life (Electronic resource) // (<https://www.catalogueoflife.org>). Accessed on 27.03.2024.
- Chai L., Huang P., Bao X. Tolerant ability and physiological and biochemical responses of Chinese sleeper *Percottus glenii* to icing up and hypoxia environment // *Journal of Dalian Ocean University*. 2020. 35. P. 2095–1388. <https://doi.org/10.16535/j.cnki.dlhyxb.2019-068>
- Copp G.H., Bianco P.G., Bogutskaya N., Erős T., Falka I., Ferreira M.T., Fox M.G., Freyhof J., Gozlan R.E., Grabowska J., Kováč V., Moreno-Amich R., Naseka A.M., Peñáz M., Povž M., Przybylski M., Robillard M., Russell I.C., Stakėnas S., Šumer S., Vila-Gispert A., Wiesner C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // *Journal of Applied Ichthyology*. 2005. 21. P. 242–262. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x>
- Cortés E. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. Vol. 54. P. 726–738.
- Didenko A.V., Kruzhylina S.V. Trophic interaction between topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) and the co-occurring species during summer in the Dniprodzerzhynsk reservoir. *Knowl Manag Aquat Ecosyst*. 2015. 416. 13.
- European Commission. Directorate-General for Environment. Invasive alien species of Union concern: version 2020. Publications Office. 41 p. <https://data.europa.eu/doi/10.2779/791940>
- Gallardo B., Bacher S., Bradley B., Comín F.A., Gallien L., Jeschke J.M., Sorte C.J.B., Vilà M. InvasiBES: Understanding and managing the impacts of Invasive alien species on Biodiversity and Ecosystem Services // *NeoBiota*. 2019. 50. P. 109–122. <https://doi.org/10.3897/neobiota.50.35466>
- García-Berthou E., Alcaraz C., Pou-Rovira Q., Zamora L., Coenders G., Feo C. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. 65. P. 453–463.
- Gozlan R.E., Andreou D., Asaeda T., Beyer K., Bouhadad R., Burnard D., Caiola N., Cakic P., Djikanovic V., Esmaeili H.R., Falka I., Golicher D., Harka A., Jeney G., Kováč V., Musil J., Nocita A., Povz M., Poulet N., Robert Britton J. Pancontinental invasion of *Pseudorasbora parva*: Towards a better understanding of freshwater fish invasions // *Fish and Fisheries*. 2010. 11. P. 315–340.
- Gozlan R.E. Beyer K. Hybridisation between *Pseudorasbora parva* and *Leucaspis delineates* // *Folia Zool*. 2006. 55. P. 53–60.
- Grabowska J., Błońska D., Kati S., Nagy S.A., Kakareko T., Kobak J., Antal L. Competitive interactions for food resources between the invasive Amur sleeper (*Percottus glenii*) and threatened European mudminnow (*Umbra krameri*) // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2019. 29. P. 2231–2239. <https://doi.org/10.1002/aqc.3219>
- Haubrock P.J., Turbelin A.J., Cuthbert R.N., Novoa A., Taylor N.G., Angulo E., Ballesteros-Mejia L., Bodey T.W., Capinha C., Diagne C., Essl F., Golivets M., Kirichenko N., Kourantidou M., Leroy B., Renault D., Verbrugge L., Courchamp F. Economic costs of invasive alien species across Europe // In: Zenni R.D., McDermott S., García-Berthou E., Essl F. (Eds). *The economic costs of biological invasions around the world* // *NeoBiota*. 2020. 67. P. 153–190. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58196>
- Honcharov H., Drohvalenko M. First record of Chinese sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Gobiiformes: Odontobutidae) in Siverskyi Donets river basin // *BioInvasions Records*. 2024. 13 (1). P. 225–232. <https://doi.org/10.3391/bir.2024.13.1.20>
- Horn H.S. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100. P. 419–424.
- Kasyanov A.N., Goroshkova T.V. Morphological Features of Amur Sleeper *Percottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae) Introduced into Waterbodies of the European Part of Russia // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. Vol. 5. No. 1. P. 58–70. <https://doi.org/10.1134/S1995425512010080>
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Pashkov A.N., Reshetnikov A.N., Makhrov A.A. “Journey to the West”: Three phylogenetic lineages contributed to the invasion of stone moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2021. No. 12. P. 67–78. <https://doi.org/10.1134/S207511721010070>
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Slynko Yu.V. New findings of stone moroko *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) in the south region of Russia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2009. No. 1. P. 11–13.
- Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European freshwater fishes*. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 2007. 646 p.
- Kutsokon Yu.K. Distribution and morphological and biological peculiarities of alien fosh species in the basin of the river Ros’ (tributary of the river Dnepr) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. No. 2. P. 106–113.
- Kutsokon Y., Tkachenko M., Bondarenko O., Pupins M., Snigirova A., Berezovska V., Čeirāns A., Kvach Y. The role of invasive Chinese sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 in the Ilgas Nature Reserve ecosystem: an example of a monospecific fish community // *BioInvasions Records*. 2021. 10 (2). P. 396–410. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.18>
- Kutsokon Y., Tsyba A., Kvach Y. The occurrence of the Chinese sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 in the Southern Bug River Basin, Ukraine // *BioInvasions Records*. 2014. Vol. 3. Is. 1. P. 45–48. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2014.3.1.08>

- Kvach Y., Kornychuk Y., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts // *Parasitological Research*. 2014. 113. P. 1605–1624. <http://dx.doi.org/10.1007/s00436-014-3791-2>.
- Kvach Y., Zamorov V., Pupins M. Review of invasive Ponto-Caspian gobiids: current range and history of expansion. Daugavpils University Academic Press “Saule”, 2021. 92 p.
- Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 2002. 583 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6>
- Liao H., Pierce C.L., Larscheid J.G. Empirical assessment of indices of prey importance in the diets of predacious fish // *T. Am. Fish. Soc.* 2001. 130. P. 583–591. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0583:EAOIOP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0583:EAOIOP>2.0.CO;2)
- Litvinov A.G., O’Gorman R. Biology of amur sleeper (*Perccottus glehni*) in the delta of the Selenga river, Buryatia, Russia // *Journal of Great Lakes research*. 1996. Vol. 22. No. 2. P. 370–378.
- Musil M., Novotná K., Potužák J. et al. Impact of topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) on production of common carp (*Cyprinus carpio*) – question of natural food structure // *Biologia*. 2014. 69. P. 1757–1769. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0483-4>
- Nocita A., La Sala G., Busatto T., Santini G., Balzani P. Population structure and dietary plasticity of four invasive populations of the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* // *International Review of Hydrobiology*. 2023. 107. P. 167–178. <https://doi.org/10.1002/iroh.202302142>
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2009. 5 (1). P. 110–126.
- Perccottus glenii* Dybowski, 1877 in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2024-05-06.
- Pinkas L., Oliphant M.S., Iverson I.L.K. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian Waters // *Calif. Fish. Game*. 1971. Vol. 152. P. 1–105.
- Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2024-05-06.
- Pupins M., Nekrasova O., Marushchak O., Tytar V., Theissinger K., Ceirans A., Skute A., Georges J.-Y. Potential Threat of an Invasive Fish Species for Two Native Newts Inhabiting Wetlands of Europe Vulnerable to Climate Change // *Diversity*. 2023. 15. 201. <https://doi.org/10.3390/d15020201>
- Rakauskas V., Virbickas T., Steponėnas A. Several decades of two invasive fish species (*Perccottus glenii*, *Pseudorasbora parva*) of European concern in Lithuanian inland waters; from first appearance to current state // *J. Vertebr. Biol.* 2021. 70 (4). 21048. P. 1-14. <https://doi.org/10.25225/jvb.21048>
- Rau M.A., Plavan G., Strungaru S.A., Nicoara M., Rodriguez-Lozano P., Miha-Pintilie A., Ureche D., Klimaszuk P. The impact of Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) on the riverine ecosystem: food selectivity of Amur sleeper in a recently colonized river // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2017. 46. P. 96–107. <https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0010>
- Rechulicz J. Changes in a fish community in a small river related to the appearance of the invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) // *Water*. 2019. 11. 1857. <https://doi.org/10.3390/w11091857>
- Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // *Aquat. Invasions*. 2013. Vol. 8. No. 2. P. 193–206. <https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.2.07>
- Reshetnikov A.N., Chibilev E.A. Distribution of the fish rotan (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the Irtysh River basin and analysis of possible consequences for environment and people // *Contemporary Problems of Ecology*. 2009. Vol. 2. No. 3. P. 224–228. <https://doi.org/10.1134/S1995425509030102>
- Smirnov A.K., Smirnova E.S., Koduhova Yu.V., Karabanov D.P. Tolerance of juvenile Perch *Perca fluviatilis* and Amur Sleeper *Perccottus glenii* to predation by Pike *Esox lucius* // *Journal of Ichthyology*. 2019. Vol. 59. No. 3. P. 382–388. <https://doi.org/10.1134/S0032945219030184>
- Stepien C.A., Tumeo M.A. Invasion genetics of Ponto-Caspian gobies in the Great Lakes: a ‘cryptic’ species, absence of founder effects, and comparative risk analysis // *Biological Invasions*. 2006. 8. P. 61–78. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0237-x>
- Wallace Jr.R.K. An assessment of diet-overlap indexes // *Trans. Am. Fish. Soc.* 1981. 110. P. 72–76.

TOPMOUTH GUDGEON *PSEUDORASBORA PARVA* (CYPRYNIDAE) AND AMUR SLEEPER *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) ARE ALIEN FISH SPECIES OF THE URAL RIVER

© 2024 Boldyrev V.S.^{a, *}, Yakovlev S.V.^{b, **}, Basko Yu.V.^{a, ***}, Viphlo E.V.^{a, ****},
Shchukina A.M.^{a, *****}

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

^b Water problems institute of the RAS, Moscow, 119333, Russia;

e-mail: *neogobius@yahoo.com, **jack_sv@mail.ru, ***basko_yulia@mail.ru, ****viphloeka@yandex.ru,
*****1_gela97@mail.ru

The article presents new information about the distribution of two alien Asian fish species in the Ural River. The topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*, observed for the first time in the river basin, was recorded only on several locations along a 300-kilometer section between the mouths of the rivers Kolpachka and Urtaburtya, which apparently is due to the species' relatively recent settlement. The species could have entered the river from fish farms, in which its appearance was the result of an accidental introduction together with plantivorous fishes. Further, it has been established that the Amur sleeper *Perccottus glenii*, previously known to occur only in the upper reaches, is now widely distributed in the rivers of the Ural Basin located in Russia. For both fish species, the variation in values of their meristic features falls within the species' spectrum of variability. A comparative description of nutrition is also presented. The spectrum of objects consumed by Amur sleeper is wider and their sizes are larger than for topmouth gudgeon. Among the common species of Chironomidae, benthic organisms (*Chironomus plumosus*, *Glyptotendipes gripekoveni*) predominate in the diet of Chinese sleeper, while for topmouth gudgeon the diet includes organisms localized on aquatic macrophytes (*Cricotopus algarum*, *C. sylvestris* and *Tanytarsus gregarius*) as well as swimming larvae (*Cloeon dipterum*) and crawling larvae (*Caenis macrura*) from the Order of Ephemeroptera. The nutritional similarity of Amur sleeper and topmouth gudgeon, as the species with similar biotopes, is characterized as relatively low in the Ural River.

Key words: biological invasion, non-native range, size composition, density, meristic characters, diet, Caspian basin.

ЭКСПАНСИЯ БОЛЬШОГО БАКЛАНА (*PHALACROCORAX CARBO*) В НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 Вартапетов Л.Г.*, Соловьёв С.А., Макаров А.В.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091, Россия
e-mail: *lvartapetov@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.04.2024. После доработки 25.07.2024. Принята к публикации 09.08.2024

Оценивается современное экологическое состояние популяций большого баклана в пределах Новосибирской области. Рассматриваются пространственно-временная динамика численности и распространения и причины интенсивной экспансии этого вида. Представлены результаты комплексного экологического исследования большого баклана в Новосибирской области. Установлены границы современного распространения и территориальные изменения его численности. В результате изучения модельной колонии приводятся новые сведения о питании, биологии размножения и биоценологических связях этого вида. Выполнен сравнительный анализ динамики ареала и численности большого баклана в Северной Евразии и Сибири.

Ключевые слова: большой баклан, Новосибирская область, динамика численности, распространение, ареал, экосистемные взаимосвязи, биоценологическое значение, биоразнообразие.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-051-066

Введение

Большой баклан *Phalacrocorax carbo* был включён в Красную книгу Новосибирской области (далее НСО) [2008], как относительно новый и редкий вид с небольшой численностью и узким ареалом, зарегистрированный в пределах НСО только в Карасукском районе и на оз. Чаны. За последние 20 лет ситуация кардинально изменилась: большой баклан многократно увеличил свою численность и ареал в пределах области. Хотя его численность изменяется волнообразно, общая тенденция к её увеличению может определяться резким снижением обводнённости озёр и водохранилищ, расположенных южнее НСО [Красная книга..., 2008, 2018].

Большой баклан, представленный подвидом материковый большой баклан *Phalacrocorax carbo sinensis* не является абсолютно новым, истинно инвазионным видом для Новосибирской обл. Достоверно известно о его обитании на оз. Чаны до 1930-х гг., как и о его отсутствии в области в 1970–1980-е гг. Нынешнюю экспансию большого баклана можно рассматривать как повторную, аналогично его новому появлению, увеличению численности и расширению ареала в бассейне

оз. Байкал и в других регионах Сибири. Вместе с тем, современный рост численности и расширение ареала большого баклана в НСО происходят настолько интенсивно, что возникает необходимость оценки динамики его популяций, современного распространения и экологических рисков, связанных с ростом его численности. В настоящее время интенсивное расселение большого баклана на юге Западной Сибири вышло далеко за пределы его исторического ареала и может рассматриваться, как начало его инвазии. Специальных исследований биологии большого баклана в НСО не проводилось. Имеются лишь разрозненные сведения, полученные попутно при исследовании фауны, населения, миграций и гнездовой биологии птиц области.

Поэтому была поставлена цель исследования: оценить текущее экологическое состояние популяций большого баклана, установить его численность и распространение и определяющие их факторы среды в пределах НСО.

Основные задачи исследования:

1. Обследовать модельную колонию большого баклана с целью оценки её экосистемного значения.

2. Охарактеризовать общие экологические особенности большого баклана в НСО.

3. Оценить динамику ареала и численности в Сибири и Северной Евразии.

4. Выявить пространственно-временную динамику численности и распространения этого вида в НСО в XXI в. и определяющие их природные условия.

Районы работ, использованные материалы и методика

Исследование охватывает всю территорию НСО, природные условия которой охарактеризованы во многих публикациях [Атлас..., 2002; Новосибирская область..., 2006; Природа..., 2011; и др.]. С той или иной степенью подробности обследованы (в том числе по результатам анкетирования) все административные районы НСО.

Учёты численности больших бакланов, как и других колониально гнездящихся птиц, обычно проводятся через подсчёт абсолютно числа гнёзд в гнездовых колониях, и реже – путём маршрутного учёта. При этом может проводиться последующая экстраполяция при условии картирования гнездовых колоний. Наш опыт показал, что на юге Западной Сибири и особенно – в НСО эти методы мало эффективны. Это определяется малой доступностью мест их гнездования в тростниковых зарослях, на сплаvine, в затопленных и сплавинно-островных участках. В таких условиях тотальные учёты числа гнёзд в колониях не реальны по времени и трудозатратам. Экстраполяция численности известных колоний на большие территории тоже не обоснована. Многие колонии весьма динамичны во времени и пространстве, т. е. ежегодно одни из них появляются, а другие исчезают. Поэтому для получения единовременных сведений по численности и распространению большого баклана в НСО мы использовали *анкетирование*, как единственно приемлемый экспресс-метод получения сопоставимой информации с обширной территории. Кроме того, в анкетах отражены сроки появления больших бакланов в области, динамика их численности, расположения колоний и иные сведения годового жизненного цикла (прилёт, гнездование, вылет молодых птиц, предот-

лётные скопления, отлёт на зимовку). Анкеты рассылались ИСиЭЖ СО РАН совместно с Министерством природных ресурсов и экологии НСО (далее МПР НСО) в природоохранные, охотпользовательские, рыбохозяйственные организации, а также частным лицам. Всего получено и проанализировано 53 анкеты, заполненные с той или иной степенью подробности. Результаты анкетирования корректировались с учётом площадей гнездопригодных местообитаний, соответствия результатов разных корреспондентов по одним и тем же колониям или обследованным районам и на основе выборочного обследования отдельных районов.

Обследование новой (модельной) колонии на о. Шулкиков в северной части оз. Чаны в пределах Барабинского района НСО проводилось 27.05.2023 г. во время окончания насиживания. Определено точное местоположение (географические координаты) колонии, её протяжённость, выполнен тотальный подсчёт гнёзд. Идентифицированы пищевые остатки (отрываемая самцами рыба при кормлении самок и птенцов). Установлен состав и численность видов птиц и млекопитающих, имеющих биоценологические связи с колонией. Повторно колония обследована 16.08.2023 г., после вылета из гнёзд молодых птиц.

Маршрутные учёты птиц выполнены на самом о. Шулкиков, где располагалась колония, ближайших к нему островах и прилежащих к ним акваториях (островной участок), а также на материковом берегу оз. Чаны и прилежащей акватории (материковый участок). Всего обследовано 10 биотопов, их перечень приводится в таблице 2. В гнездовый (23–31.05.2023 г.) и послегнездовый (16–21.08.2023 г.) периоды с учётом птиц на постоянных маршрутах пройдено 175 км. Учёты в наземных биотопах проводили на постоянных маршрутах без ограничения ширины трансекта. На водоёмах птиц учитывали на полосе шириной 200 м, т. е. по 100 м влево и вправо от линии движения моторной лодки. При пересчёте на площадь обилие птиц оценено в количестве особей на 1 км² [Равкин, Ливанов, 2008].

Для составления карты-схемы района проведения учётов птиц и места расположе-

ния колонии использована спутниковая и картографическая информация с сайта Nakarte.me [2024]. Для карт-схем по численности, распространению и местам расположения колоний большого баклана в НСО использована картографическая информация с сайта: Энциклопедия Руниверсалис [2024].

Результаты исследований

Итоги обследования новой (модельной) колонии на оз. Чаны

Эта колония обнаружена 27.05.2023 г. на оз. Чаны на северо-западном берегу узкой части о. Шулдииков (Барабинский район) в прибрежном ленточном березняке в 9 км к юго-западу от д. Квашино Барабинского района Новосибирской обл. (рис. 1). Обследования колонии проводились в гнездовой период 27.05.23 г. и в послегнездовой – 16.08.23 г. Западная граница колонии имеет координаты: 54°56'60" с. ш.; 77°43'10" в. д., восточная – 54°57'10" с. ш.; 77°44'07" в. д.

Протяжённость колонии составляет 1170 м. В конце мая 2023 г. птицы находились в периоде насиживания яиц самками. Часть самцов находились возле гнёзд, остальные – по-видимому, на кормёжке. Всего подсчитано 1580 гнёзд, которые располагались на высоте 5–15 м над землёй. Можно принять, что 20% гнёзд остались незаселёнными, либо кладки в них были разорены (личное сообщение Ц.З. Доржиева). В этом случае численность составила 1264 гнездящихся пары.

Известно, что у каждой пары обычно вылупляется в среднем 3 птенца, из 50 вылупившихся птенцов до периода вылета выживает не более 15–20, а около половины молодых птиц погибает в первый год жизни [Скокова, Бондарев, 1978]. То есть потенциальный прирост численности в обследованной колонии к следующему сезону размножения может составить около 700 особей, или около 30% от гнездовой численности птиц этого года. Численность колонии в предыду-



Рис. 1. Карта-схема района работ. — место расположения колонии.

щие годы не известна. Имеются сведения, что большие бакланы появились на о. Шулдигов в 2018 г. и загнездились в 2019 г., т. е. колония существует 5 лет. Под берёзами на земле в некоторых местах была обнаружена рыба (в основном, серебряные караси) которая выпадала при отпрыгивании её самцами. Примечательно, что на западном краю колонии гнездилась пара орланов-белохвостов. На восточном краю, возможно, гнездилась ещё одна пара этих птиц, но гнездо не найдено. На воде возле колонии держалось несколько сотен барабинских чаек, встречено 6 серых ворон. На земле найдено 4 яйца больших бакланов, расклёванных барабинскими чайками. Таким образом, эта колония больших бакланов формирует своеобразную экосистему. Отпрыгиваемая птицами и упавшая на землю рыба, в том числе полуразложившаяся, преимущественно серебряный карась, привлекает облигатных и факультативных хищников и падальщиков: наземных млекопитающих – обыкновенную лисицу и барсука, обитающих на острове; и пернатых – барабинскую чайку, чёрного коршуна, орлана-белохвоста, серую ворону, и, возможно, грача. В пользу последнего свидетельствует резкое увеличение его численности на о. Шулдигов по сравнению со всеми соседними островами (табл. 1). Кроме того, на о. Шулдигов отмечена от-

носительно высокая численность серой вороны и орлана-белохвоста.

Таким образом, биоценотические связи этой колонии распространяются далеко за её пределы. Млекопитающие (потребители рыбных останков) собираются с о. Шулдигов площадью свыше 17 км², а птицы – с ещё большей территории и акватории. Бакланы, наряду с антагонистическими, вступают в симбиотические отношения с барабинскими чайками, когда они совместно преследуют косяки рыб, что нам приходилось наблюдать на оз. Чаны недалеко от колонии. Сами бакланы разлетаются на добывание рыбы довольно далеко, мы отмечали их в 13 км от обследованной колонии. С учётом мест расположения других колоний и возможной дальности радиальных кормовых перемещений в 20 км от обследованной колонии примерная площадь воздействия колонии (кормёжки птиц) оценивается в 1200 км².

На основе учётов численности птиц, выполненных на материковом и островном участках в северной части Чановской озёрно-болотной системы, можно оценить распределение больших бакланов в районе их гнездования. Их численность резко уменьшается по мере удаления от о. Шулдигов, на котором расположена колония (табл. 2). Кроме того, общая численность большого бакла-

Таблица 1. Обилие некоторых видов птиц в гнездовый период на островном участке (особей/км²) в гнездовый и послегнездовый периоды

Название вида	Местообитания (биотопы):					
	о. в Шулдигов	о. Камышенка	о. Черёмухов	о. Кораблик	о. Сергин	В среднем по участку
Гнездовый период						
Грач – <i>Corvus frugilegus</i>	109	0	42	2	5	32
Серая ворона – <i>Corvus cornix</i>	16	0	29	13	10	13
Орлан-белохвост – <i>Haliaeetus albicilla</i>	4	0	0	0	0	0.8
Послегнездовый период						
Грач – <i>Corvus frugilegus</i>	15	0	0	0	0	3
Барабинская чайка – <i>Larus barabensis</i>	9	3	1	0	17	6
Болотный лунь – <i>Circus aeruginosus</i>	6	2	2	3	2	3
Сизая чайка – <i>Larus canus</i>	6	2	0	0	0.2	2
Орлан-белохвост – <i>Haliaeetus albicilla</i>	2	0.8	3	0.01	0.8	1

Таблица 2. Обилие большого баклана на материковом и островном участках в северной части Чановской озёрно-болотной системы (особей/км²) в гнездовый и послегнездовый периоды

Материковый участок						Островной участок					
Территория турбазы «Бухта Лазурная»	Поля многолетних трав и берега заливов	Островные берёзовые леса	Займища и берега заливов оз. Чаны	оз. Чаны и его заливы	В среднем	о. Шулкиков	о. Камышенка	о. Черёмухов	о. Кораблик	о. Сергин	В среднем
Гнездовый период											
0.3	0.5	0	2	2	1	95	7	0	7	8	15
Послегнездовый период											
0	1	0	0.05	23	4	58	0	0.02	3	0.9	12

на на основе учётных данных из таблицы 2 и площадей обоих участков составляет всего около 370 особей, что в 3.4 раза меньше количества самцов, разлетающихся в этот период из колонии на кормёжку, Самки, насиживающие яйца, из этого расчёта исключены.

Это свидетельствует о том, что большие бакланы не сосредоточены вокруг этой колонии, а разлетаются на более значительные расстояния (известны разлёты на кормёжку на 20–50 км). Следовательно, экосистемное значение рассматриваемой колонии распространяется на всю северную часть Чановской озёрно-болотной системы.

После начала августа по мере подъёма молодых птиц на крыло они, как и взрослые птицы, разлетаются на более удалённые и кормные акватории.

При повторном обследовании колонии 17.08.2023 г. в ней зарегистрировано всего около 100 птиц, в том числе молодых из поздних выводков, поскольку взрослые их докармливали рыбой. Можно предположить, что большая часть молодых и отгнездившихся взрослых птиц уже разлетелись из района колонии в другие, более кормные места. Это подтверждается и результатами учётов большого баклана на прилежащих территориях и акваториях. Так, после середины августа значительное количество птиц держится в пределах материкового участка, особенно в прибрежной акватории оз. Чаны и на его заливах (табл. 2).

Весьма характерно, что обилие в среднем по двум обследованным участкам, т. е. вокруг колонии на расстоянии до 12 км в послегнездовый период не изменилось по сравнению с временем гнездования (8 особей/км²), на фоне резкого снижения численности в самой колонии. Поэтому можно предположить, что птицы продолжают добывать корм на избранных ими участках, удалённых от колонии, а их обилие в каждом участке определяется наличием доступных кормов (рыбы). При этом, как отмечалось и ранее, сама колония может быть удалена от мест кормёжки, и её формирование и развитие определяется малым воздействием фактора беспокойства и влияния хищников – разорителей гнёзд.

В послегнездовый период в районе колонии, как и во время гнездования, отмечена более высокая численность по сравнению со средней по островному участку, птиц, которые могут кормиться отрываемой бакланами рыбой: грач, барабинская и сизая чайки, болотный лунь и орлан-белохвост (табл. 1).

Экологические особенности большого баклана в НСО

В НСО, как и повсеместно на юге Западной Сибири и в северном Казахстане, т. е. в природных условиях лесостепной зоны, большой баклан предпочитает гнездиться по берегам мелководных озёр с высокой рыбопродуктивностью: в тростниковых займи-

щах, в том числе на заломах тростника, на сплаvine, в камышовых зарослях, кочкарниках и ленточных березняках по берегам озёр. В березняках он гнездится от низа до верха крон деревьев, и колония становится многоярусной. Большой баклан в основном формирует моновидовые колонии, но может гнездиться совместно с другими видами птиц, например, с кудрявым пеликаном. Например, в НСО известно такое совместное гнездование в тростниковом займище в заказнике «Южный». В случаях гнездования в их колониях более мелких видов птиц они могут изгоняться из колонии. Например, в Чановской болотно-озёрной системе, бакланы при совместном гнездовании могут вытеснять «краснокнижные» виды ржанкообразных: чеграву, ходулочника, шилоклювку, азиатского бекасовидного веретенника, и гусеобразных: красноносого нырка, савку, что может приводить к снижению биоразнообразия.

Сезонная динамика численности большого баклана в НСО определяется продолжительностью разных фаз его жизненного цикла и лишь отчасти – погодными условиями. Прилёт может быть растянутым с середины до конца апреля, в зависимости от хода весны и таяния льда на озёрах. В мае происходит насиживание яиц, которое продолжается 28 дней и завершается к июню. В случае неблагоприятных погодных условий или разорения гнёзд, насиживание может продолжаться в начале июня. Птенцы подрастают в гнёздах, где на протяжении 7 недель их кормят родители.

Молодые поднимаются на крыло во 2-й половине июля и в это время общая численность наиболее велика. Общая смертность птиц в 1-й год жизни достигает 70% [Гаврилов, Гисцов, 1978] и в августе общая численность уменьшается. После подъёма молодых птиц на крыло взрослые продолжают их докармливать еще около 1 месяца, но постепенно все птицы удаляются из мест расположения колоний. Таким образом, репродуктивный период вместе с временем докармливания лётных молодых птиц занимает 3.5 месяца. В сентябре постепенно формируются предлётные скопления, и птицы постепенно перемещаются на юг НСО, преимущественно на многочисленные озёра Карасукского района.

С конца сентября общая численность снижается в связи с отлётом на зимовку, отлёт продолжается до середины или конца октября.

В НСО в питании большого баклана преобладает серебряный карась (по нашим наблюдениям) и, возможно, окунь. Эти виды, при значительной положительной динамике их численности, в последние годы преобладают и в рыбном промысле НСО [Абрамов др., 2023], что связывается авторами с некоторым увеличением обводнённости оз. Чаны в период 2016–2020 гг. Кроме того, определённую долю в рационе может составлять мелкая и малоценная, так называемая сорная рыба, обитающая в верхних слоях воды: верховка, ротан-головешка, голян, пескарь и ёрш. Весьма характерно, что и в других регионах Сибири (дельта р. Селенги) ротан-головешка составляет значительную весовую долю (67.8%) в питании большого баклана [Мокридина, 2021].

Западносибирские большие бакланы, возможно, зимуют совместно с казахстанскими, но точные места их зимовок и пути пролёта остаются неизвестными. Существуют 2 миграционных пути, известные для птиц, гнездящихся в Казахстане. Один из них, юго-западный, направлен на Южный Каспий, в Таджикистан и Иран, второй путь, южный, может быть направлен в Индию [Гаврилов, Гисцов 1978].

Учитывая высокую численность больших бакланов в некоторых районах НСО и их контакты с многими водоплавающими птицами, в том числе с домашними утками и гусями, а также совместное с промежуточными хозяевами использование водоёмов, можно предположить заметную роль баклана в системе паразит-хозяин, передаче паразитов от одного вида другому; в отдельных случаях это может вызвать массовую гибель молодняка птиц. Это подтверждается исследованиями на Северо-Западе России, где в связи с активным расселением и увеличением численности большого баклана на территории Карелии есть вероятность пополнения гельминтофауны новыми видами, в том числе теми, которые имеют эпизоотологическое значение [Яковлева, Артемьев, Лебедева, 2019]. Как хозяева клещей, гельминтов и прочих экто-

эндопаразитов, большие бакланы являются источниками угрозы возникновения и распространения орнитозов и гельминтозов, не исключая местное население. Кроме того, на юге Сибири, большой баклан, совместно с 17 другими видами водоплавающих птиц является переносчиком вируса гриппа А (птичьего гриппа) и болезни Ньюкасла – наиболее опасных заболеваний домашних птиц [Савченко и др., 2015]. Основными лимитирующими факторами признаны естественная цикличность увлажнения и хозяйственная деятельность и, как следствие, сокращение пригодных гнездовых и кормовых местообитаний [Красная книга..., 2008, 2018]. Весьма значима обводнённость водоёмов, определяющая обилие и доступность рыбных ресурсов, в основном не крупных особей, обитающих до глубины 4 м. Особенно губительны весенние пожары (сельхозпалы), которые могут полностью уничтожать отдельные колонии. Воздействует и фактор беспокойства при посещении гнездовых колоний людьми, движении моторных лодок, браконьерской охоте. Следует учитывать и относительно небольшую продуктивность размножения из-за большой гибели птиц в 1-й год жизни [Гаврилов, Гисцов, 1978; Скокова, Бондарев, 1978]. Поэтому прирост популяции за счёт отгнездившихся птиц в следующий после размножения год может составлять не более 30% от численности предыдущего года. Весьма значимо влияние пернатых хищников, в первую очередь барабинской чайки, а также врановых, болотного луны и чёрного коршуна, уничтожающих яйца и птенцов. В случаях наземного гнездования гнёзда могут разоряться енотовидной собакой, лисицей, барсуком, американской норкой и бродячими собаками. Несомненно, все перечисленные внутривидовые и внешние факторы определяют весьма неравномерную динамику распространения и численности популяций большого баклана не только в НСО, но и в значительной части Северной Евразии.

Динамика ареала и численность в Северной Евразии и Сибири

Известно, что в Северной Евразии ареал материкового подвида большого баклана не

сплошной, он состоит из отдельных областей гнездования, весьма динамичных во времени и пространстве. Численность вида со второй половины XX в. подвергалась большим колебаниям. За короткий период (3–5 лет) она может изменяться в 20 и более раз, не синхронно в пределах всего ареала. В некоторых районах большие бакланы исчезают совсем, в других появляются вновь и быстро наращивают численность. Так в европейской части России после депрессии численность резко возросла уже в конце XX в. В Восточной Сибири резкий подъём численности произошёл только к 2010 г., а в Западной Сибири – после 2015 г. Складывается впечатление, что постоянно происходит перераспределение этих птиц в пределах всего ареала, которое определяется изменением условий гнездования, кормёжки и зимовок. Общая численность материкового большого баклана до 2011 г. в России оценивалась в 90 тыс. пар [Луговой, 2011]. Скорее всего, сейчас их в несколько раз больше, поскольку численность только байкальской популяции составляет примерно 40 тыс. особей [Елаев и др., 2022]. Примерно столько же птиц, по-видимому, обитает на юге Западной Сибири и в Северном Казахстане. До 2010 г. ареал вида в Сибири состоял из пятен большей или меньшей величины на юге Западной Сибири, в бассейне оз. Байкал, Туве и Забайкалье. К настоящему времени отдельные участки ареала имеют тенденцию к расширению при общей экспансии вида в северо-восточном направлении.

Почти повсеместно севернее границы гнездового ареала в Сибири регистрируются группы из 2–5 и до 22 молодых птиц, не только на пролёте, но и в летний период, когда негнездящиеся большие бакланы более или менее продолжительно задерживаются на излюбленных ими участках. Ранее северная граница ареала в Западной Сибири проходила по 55–56-й параллели, а между Барабой и Прибайкальем существовал значительный разрыв ареала [Степанян, 2003]. Уже в начале XXI в. отмечено существенное расширение его ареала на юге Средней Сибири и новое гнездование в Минусинской котловине [Гельд и др., 2019]. В настоящее время размножающихся больших бакланов всё чаще,

хотя не ежегодно, регистрируют в новых для них, в том числе более северных, районах: на Оби до Кожевниковского района Томской обл., в Кемеровской обл., на Енисее до бывш. пос. Лебедь и Мирное Туруханского района Красноярского края, в долине Лены возле устья р. Витим и в долине р. Виллой (личные сообщения С.П. Гуреева, Б.И. Шефтеля, В.Е. Шемякина).

Весьма показательны регистрации большого баклана в Якутии (личное сообщение Е.В. Шемякина). Так, в окрестностях с. Хоро Сунтарского района Якутии на небольшом оз. Улгута в 2016 г. в начале лета были зарегистрированы 2 пары взрослых больших бакланов, которые загнездились и вывели потомство, а 20 августа на этом озере уже насчитывалось 13 птиц, из них 4 взрослых и 9 молодых. Кроме того, в том же районе вблизи г. Нюрба на крупном озере летовали три особи бакланов. Южнее, в районе устья р. Витим 31 мая и 2 июня 2023 г. отмечено, соответственно, 7 и 10 низколетающих вниз по течению р. Лены особей. Эти 2 места регистраций большого баклана находятся, соответственно, в 1000 и 450 км от ближайшего района его гнездования на Северном Байкале.

Кроме того, виду свойственны удивительная экологическая пластичность и высокий адаптивный потенциал. В периоды роста численности после её депрессии и (или) заселения новых территорий, либо повторного вселения на ранее занимаемые участки птицы могут начинать размножение в возрасте 1 года, а не 3 лет, как обычно, размеры кладок могут возрастать с обычных 3–5 до 8 яиц, а пионерами подобных заселений могут становиться молодые (1-годовалые) птицы [Луговой, 2011]. Возрастает и доля повторных (компенсаторных) кладок. Возможно, такая тенденция характерна и для НСО.

Тем не менее, анализ публикаций по Байкальскому региону [Ананин, Овдин, Разуваев, 2018; Елаев и др., 2021, 2023] показал, что период ускоренного роста популяционной численности сменяется периодом популяционного равновесия, когда количество птиц почти не изменяется. По мнению тех же авторов, большие бакланы «встраиваются» в экосистему и приходят в равновесие со сре-

дой обитания, благодаря воздействию внутривидовых механизмов гомеостаза (конкурентные отношения, снижение продуктивности размножения, паразитарные и иные инфекционные заболевания), а также внешних факторов (трофического, защитного, погодно-климатического и др.). При этом в одних колониях или их группах после краткосрочного пика численность резко снижается вплоть до полного исчезновения больших бакланов, а в других сохраняется на относительно высоком уровне. При этом более многочисленные колонии более стабильны и существуют дольше, чем малочисленные. Те же процессы происходят в популяциях большого баклана НСО, но позднее по времени, в связи с его более поздним и медленным вселением в места бывшего обитания. В связи с этим, можно ожидать замедление роста численности и ограничение дальнейшего распространения большого баклана в НСО в связи с воздействием погодно-климатических, биотических и антропогенных лимитирующих факторов.

Пространственно-временная динамика численности и распространения в НСО

До недавнего времени численность и распространение большого баклана, как и причины их динамики в Новосибирской обл. оставались малоизученными. Поэтому объединение результатов анкетирования с ранее проанализированными опубликованными сведениями и фондовыми материалами ИСиЭЖ СО РАН позволило значительно расширить имевшиеся ранее представления, что сводится к следующему. До 1930-х гг. большой баклан был обычен на оз. Чаны, но к 1931 г. полностью исчез и совсем не встречался до 1936 г. в связи со значительным его усыханием [Михеев, 1939]. Далее он, возможно, появился вновь в 1940–1950-е гг. [Янушевич, Золотарева, 1947].

В 1960–1980-е гг. в НСО не зарегистрирован [Юрлов, 1981]. Появился вновь в нашей области в 1990-е гг. На юго-восточном берегу оз. Малые Чаны в устье рек Каргат и Чулым (окрестности с. Широкая Курья Здвинского района Новосибирской обл.) 10 мая 1992 г. была добыта взрослая самка большого баклана. Следующие встречи бакланов произошли

в 1997 г. приблизительно в 60 км севернее. Здесь с 25 по 28 августа небольшие группы птиц, до 6 особей, ежедневно наблюдались на оз. Тандово близ п-ова Сугун в окрестностях с. Новотандово Барабинского района [Джусупов, Харитонов, 1998]. До конца XX в. баклан встречался единично и сведений о его гнездовании не было.

Начал гнездиться в 1999 г. в Карасукском и в 2001 г. – в Здвинском районе НСО. В это время ближайшие места его гнездования в Западной Сибири находились на оз. Чёрное на границе Курганской и Тюменской областей [Молчанова, 1974] и оз. Джулукуль на Юго-Восточном Алтае [Стахеев, 1981]. Известны залёты бакланов до южной границы лесной зоны (окрестности Томска и Тюмени) [Гынгазов, Миловидов, 1977]. О гнездовании их севернее Омска сообщал В.В. Якименко [1997]. В начале XXI в. гнезился в Кулундинской степи на оз. Бакланье и на оз. Чаны в Барабинской лесостепи. За первые 15 лет XXI в. стали известны места гнездования на оз. Чаны на островах Кобылий и Тёмный в Купинском районе. Новая большая колония найдена нами в 2023 г. на о. Шулкиков в Барабинском районе. В Карасукском районе известны колонии на озёрах Надыр и Беляниха. Отдельные особи и небольшие группы птиц встречались на многих пресных озёрах Карасукского, Краснозёрского и Баганского районов, на которых впоследствии сформировались новые гнездовые колонии.

До 2006 г. численность заметно не возрастала, оцениваясь всего в 20–30 пар, а распространение ограничивалось оз. Чаны и озёрно-болотными ландшафтами Карасукского района, на основании чего вид был внесён в Красную книгу НСО [Красная книга..., 2008] с 3-й категорией (редкий таксон, представленный малочисленными и (или) крайне ограниченными по ареалу популяциями, угроза которым может быть реальной при изменении условий).

С 2010 г. отдельные пары и небольшие группы бродячих особей начали встречаться на ряде водоёмов Карасукского и Краснозёрского районов. Резко повысилась численность в 2012 г., когда в летние месяцы на некоторых озёрах учитывали по 20–70, а на оз. Солёное

вблизи д. Осиновка Карасукского района более 200 птиц. К 2014 г. на оз. Беляниха в Карасукском районе сформировалась колония из нескольких сот пар. В настоящее время на этом озере зарегистрированы 2 группы колоний: в Карасукском и Краснозёрском районах с общей численностью около 2500 особей. Тем не менее, природоохранный статус большого баклана в следующем издании Красной книги НСО [Красная книга..., 2018] был сохранён, поскольку к тому времени этот вид был распространён весьма спорадично и ещё не достигал высокой численности. В эти же годы баклан впервые загнезвился на оз. Маркаколь в Южном Алтае [Березовиков, Баймуханов, 2012].

За период с 2004 до 2014 г. популяция большого баклана увеличилась до 3000–4000 особей, т. е. за 11 лет возросла в 50 раз. Основными районами распространения стали Карасукский, Краснозёрский, Здвинский, Баганский, Купинский и Барабинский [Юрлов и др., 2015]. При этом численность многих из ранее известных и вновь появившихся колоний оставалась не изученной. В 2014–2015 гг. роста численности не наблюдалось. Период с 2015 до 2020 г. характеризовался наибольшим подъёмом численности в известных ранее и особенно – во вновь появившихся колониях. Кроме вышеперечисленных районов по состоянию на 2015 г. большой баклан увеличил численность, а также начал гнездиться в Куйбышевском, Чановском и Чистоозёрном районах, т. е. началось расширение его ареала к северу. Об этом свидетельствует и появление значительного числа негнездящихся птиц на протяжении всего лета ещё севернее – в Венгеровском районе.

С 2020 г. до настоящего времени продолжается общий подъём численности в прежних местах обитания и появление новых колоний в Каргатском и Чулымском районах, большой баклан появился и в Убинском районе, но пока здесь не гнездится. Вместе с тем, на отдельных участках в 2023 г. отмечено значительное снижение численности гнездовых колоний: на оз. Фадиха Здвинского района; на оз. Аткуль Каргатского района и в заказнике «Мангазёрский» Куйбышевского района. Некоторые колонии прекратили своё существо-

вание, например, погибла колония после весеннего пожара на оз. Солёное в Карасукском районе.

Наиболее крупные известные к настоящему времени колонии (рис. 2) находятся: в Карасукском районе: на оз. Надыр (1000 особей), на оз. Беяниха и прилежащих озёрах группа колоний (1500 особей); на том же оз. Беяниха и в прилежащих болотно-озёрных ландшафтах в пределах Краснозёрского района (1000 особей); в Купинском районе: на о. Тёмный на оз. Чаны (2000 особей); и в заказнике «Майское утро» на оз. Малышева Курья и побережье оз. Малый Чан (1000 особей); в Чистоозёрном районе на оз. Чаны (3000 особей); в Барабинском районе на о. Шулдигов на оз. Чаны (4000 особей); в Здвинском районе на оз. Барлакуль (1500 особей); в Чулымском районе на оз. Иткуль (2500 особей). Таким образом суммарная численность только

в крупных колониях составляет примерно 17 500 особей. Общая послегнездовая численность большого баклана в НСО экспертно оценивается нами в 25 000–27 000 особей. Различия численности в административных районах НСО весьма значительны (табл. 3).

Группа районов с наиболее высокой численностью (по 1500 и более особей в каждом районе) находится на юго-западе НСО и в пределах Чановской болотно-озёрной системы. Это Карасукский, Барабинский, Купинский, Чистоозёрный, Баганский, Здвинский, Краснозёрский районы, а также Чулымский район, где недавно сформировалась крупная гнездовая колония на оз. Иткуль. Во всех этих районах существуют многочисленные гнездовые колонии (рис. 2 и 3).

Вторая группа районов находится севернее и восточнее области высокой численности (от 600 и менее особей в каждом из рай-

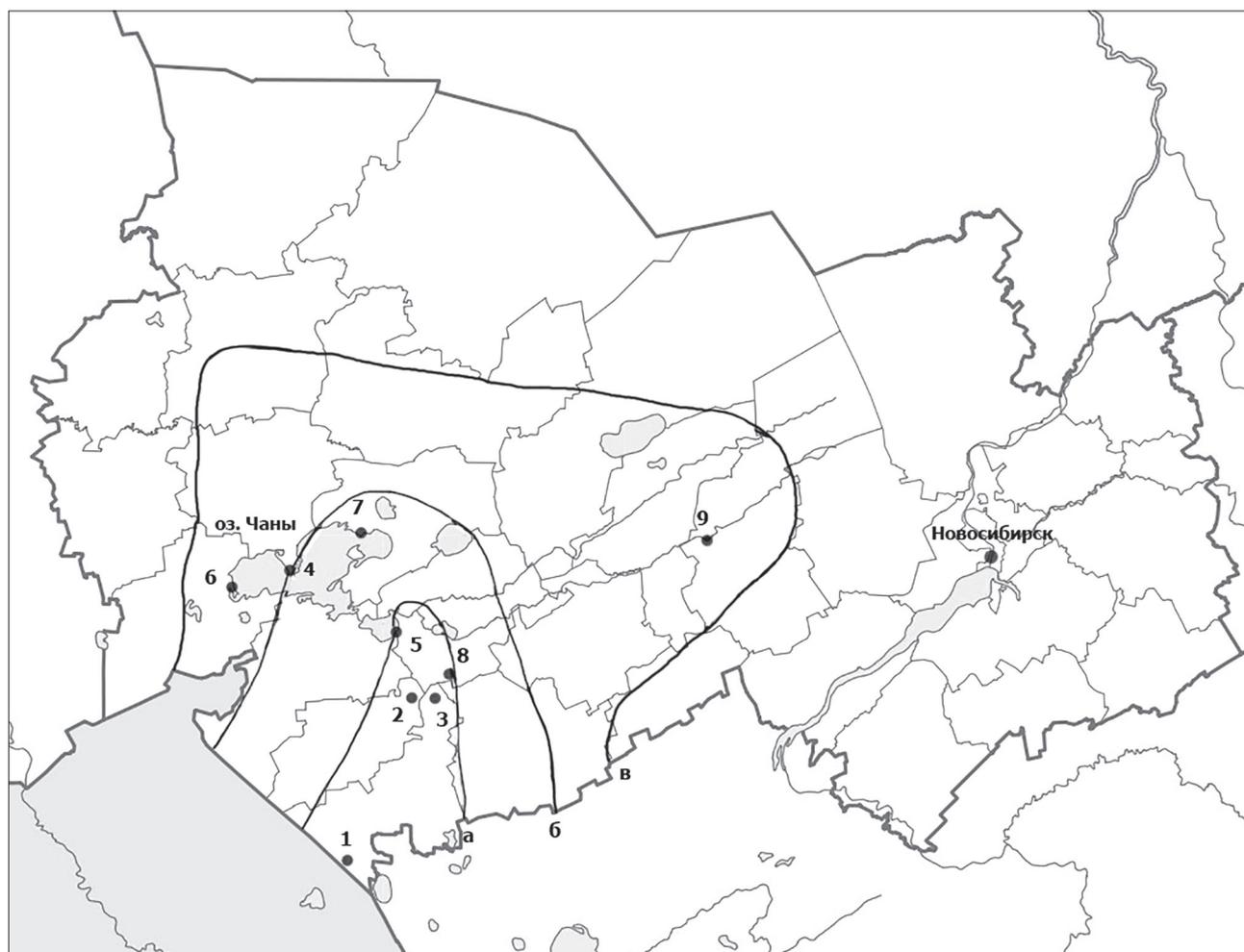


Рис. 2. Изменения ареала и крупные колонии большого баклана в НСО в XXI в. Граница ареала: а – в 2008 г.; б – в 2015 г.; в – в 2023 г. Точками показано расположение крупных колоний с послегнездовой численностью 1000–4000 особей: 1 – оз. Надыр; 2 – западная часть оз. Беяниха; 3 – восточная часть оз. Беяниха; 4 – о. Тёмный на оз. Чаны; 5 – оз. Малышева Курья и Малый Чан; 6 – оз. Чаны; 7 – о. Шулдигов на оз. Чаны; 8 – оз. Барлакуль; 9 – оз. Иткуль.

Таблица 3. Экспертная оценка численности большого баклана в административных районах НСО

№ п/п	Административный район	Численность (особей)
1	Карасукский	7000
2	Барабинский	4000
3	Купинский	3300
4	Чистоозёрный	3000
5	Чулымский	2500
6	Баганский	2000
7	Здвинский	1600
8	Краснозёрский	1500
9	Венгеровский	600
10	Куйбышевский	300
11	Каргатский	200
12	Чановский	120
13	Доволенский	100
14	Убинский	100
Всего по Новосибирской области		26 320

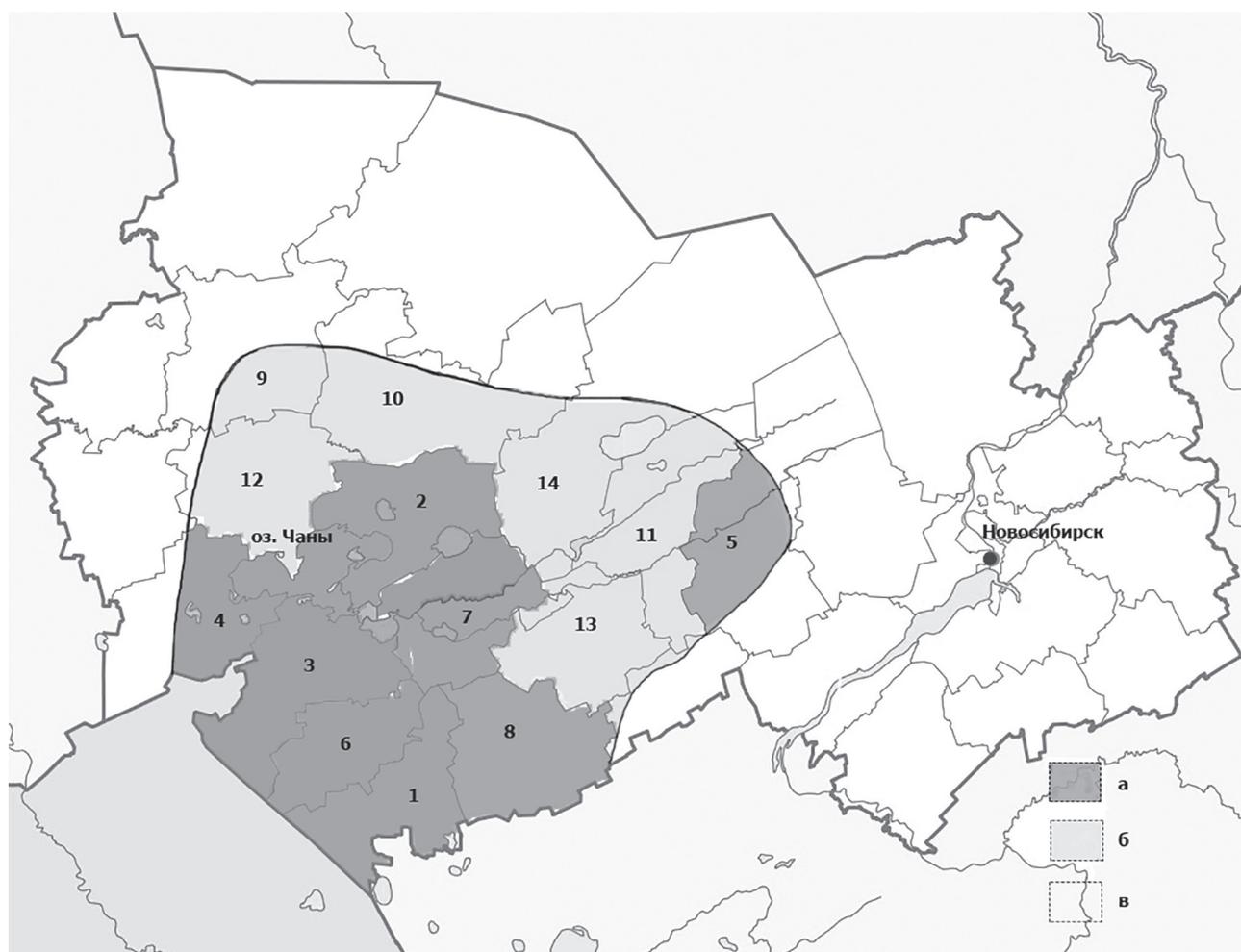


Рис. 3. Численность большого баклана в административных районах НСО. — граница НСО; — границы административных районов; 1–14 – номера районов соответствуют их номерам и названиям в таблице 3; а – численность в районе или его части составляет 1500–7000 особей, б – 100–600 особей; в – большой баклан не зарегистрирован.

онов). Это Венгеровский, Куйбышевский, Каргатский, Чановский, Доволенский, Убинский районы. Здесь недавно сформировавшиеся колонии малочисленны, либо встречаются только не размножающиеся особи.

В итоге следует отметить, что большой баклан не является новым видом для НСО. Традиционно места его обитания связывали с Чановской болотно-озёрной системой, которая привлекала наибольшее внимание орнитологов. Как отмечалось выше, этот вид был обычен на оз. Чаны до 1930 г., но в 1930-е гг. перестал встречаться совсем, что связывают с сильным обмелением озера. В 1940–1950-е гг. он, возможно, появился вновь. В 1970–1990 гг., несмотря на расширение многолетних исследований, в Новосибирской обл. орнитологами ИСиЭЖ и других организаций большой баклан не зарегистрирован. Он снова появился в середине 1990-х гг., когда регистрировались небольшие группы негнездящихся птиц. Первые гнездовые колонии известны с 1999–2001 гг., но увеличение численности отмечено лишь в 2008 г. Это увеличение сменилось периодом стабилизации в 2014–2015 гг. В 2015–2021 гг. сформировались новые колонии, в том числе севернее мест его прежнего обитания. Ещё севернее и восточнее появились не размножающиеся птицы. В результате, за 7–8 лет ареал значительно расширился на север и северо-восток примерно на 150–180 км (рис. 2).

Увеличение численности происходило как за счёт формирования новых колоний, так и роста числа птиц в старых поселениях. Весьма характерно, что аналогичное расширение ареала материкового большого баклана (*Phalacrocorax carbo sinensis*) в северо-восточном направлении, кроме западносибирской лесостепи, происходит и в лесной зоне на северо-западе России и в Восточной Сибири [Яковлева, Артемьев, Лебедева, 2019; Елаев и др., 2023], что подтверждает экспансию этого подвида на большей части его ареала.

Весьма интересно, что новые колонии иногда формируются не сразу. Иногда птицы 1–3 года держатся на каком-либо озере, но не гнездятся. Это могут быть молодые не размножающиеся птицы в возрасте до 3 лет или отгнездившиеся в других местах.

Формирование колоний может задерживаться неблагоприятными факторами: беспокоейство, хищники, весенние пожары, плохие весенние погодные условия. В отдельных случаях те же факторы приводят к снижению численности колоний или их полной гибели.

К настоящему времени большой баклан зарегистрирован в 14 из 30 административных районов НСО и его ареал занимает около 1/3 территории области (рис. 3). Эта территория почти полностью занимает две природные области, выделенные в «Атласе Новосибирской области» [2002]: Барабинскую лесостепную и Северо-Кулундинскую степную. Это определяется наличием мелких озёр с большой рыбопродуктивностью и болотно-займищно-озёрных ландшафтов, хорошо пригодных для гнездования этого вида. В остальных природных областях нет подходящих кормовых и гнездовых условий для большого баклана и едва ли стоит ждать здесь его появления.

Таким образом, обыкновенный баклан в НСО на северной периферии своего ареала волнообразно изменяет численность с явной тенденцией к её увеличению. Как и большинство кочующих и изменяющих места гнездования видов он может быстро (скачкообразно) наращивать численность и появляться в новых районах, либо исчезать из мест бывшего гнездования. Основная тенденция – резкое увеличение численности со 100 особей в 2004 г. до 3000–4000 особей в 2015 г. и до 26 000 особей в 2023 г. В результате за последние 20 лет численность большого баклана в НСО увеличилась в 260 раз. Резкое увеличение его численности нельзя объяснить только высоким репродуктивным потенциалом, а возможно, определяется переселением с озёр и водохранилищ Казахстана и Алтайского края, где участились периоды засух. Следует ожидать период стабилизации численности под воздействием внутривидовых и внешних факторов. До недавнего времени появление больших бакланов в НСО и рост их численности нельзя было рассматривать как «инвазию» или «интродукцию». Это реинтродукция или повторное вселение в места бывшего обитания, характерная для кочующих видов птиц, кото-

рая ускоряется относительно благоприятными современными погодно-климатическими и кормовыми условиями. Однако в настоящее время большой баклан в НСО распространился значительно севернее и восточнее бывшего ареала и его численность пока возрастает. Такая экспансия далеко за пределы исторического ареала, по-видимому, может рассматриваться как начало его инвазии.

Заключение

Большой баклан (*Phalacrocorax carbo*) относится к частично номадным (кочующим) видам с непостоянным и динамичным ареалом. Вместе с тем ему свойствен определённый гнездовой консерватизм, который проявляется в виде формирования постоянных многолетних многочисленных гнездовых колоний. В наибольшей степени это относится к подвиду материковый большой баклан, особенно в условиях Сибири. Для него характерен «краевой эффект», который проявляется в значительных и быстрых изменениях численности и распространения на периферии обычной области гнездования. Его ареал начал неуклонно расширяться к северу во 2-й половине XX в. вначале на Европейской территории России, а затем – в Восточной Сибири. В XXI в. он начал обитать вновь и в Западной Сибири.

Причины его экспансии заключаются в многолетних изменениях погодно-климатических условий, в частности в многолетней смене природных условий с усилением их аридизации или, наоборот, гумидизации. Как вид с длительным репродуктивным периодом, большой баклан, возможно, реагирует на глобальное потепление и особенно, на увеличение продолжительности безморозного периода. Появление и быстрое расселение большого баклана в НСО частично является реинтродукцией, т. е. вселением в места обитания в прошлом.

В XX в. чередовались периоды появления и исчезновения этого вида в орнитофауне НСО. Экспансия большого баклана в НСО во времени и пространстве в XXI в. происходит непрерывно, но весьма неравномерно. В самом начале XXI в. он гнезвился только на юго-западе области и оз. Чаны, а послегнез-

довая численность не превышала 100 особей. К настоящему времени общая численность (по экспертной оценке) возросла до 25 000–27 000 особей. Таким образом, за последние 20 лет численность большого баклана в НСО увеличилась в 260 раз. Его ареал стал занимать не менее 1/3 территории НСО и почти полностью – Барабинскую лесостепную и Кулундинскую степную области. Расселение вида происходит преимущественно в северном и восточном направлениях.

Причиной столь быстрой экспансии большого баклана традиционно считается обмеление озёр и водохранилищ в Казахстане, Алтайском крае и Центральной Азии, снижение их рыбопродуктивности, и как следствие, исчезновение или снижение численности гнездящихся там популяций. Птицы «переселяются» в более благоприятные природные условия НСО. Быстрому вселению большого баклана на лесостепные и степные озёра нашей области может способствовать их относительно высокая рыбопродуктивность. В частности, в период 2016–2020 гг. прослежена положительная динамика численности серебряного карася (одного из основных кормовых объектов), которую связывают с временным увеличением обводнённости оз. Чаны.

В ближайшее время нет оснований ожидать дальнейшего распространения и значительного роста численности большого баклана в НСО, поскольку он уже занял почти все пригодные для него акватории. Плотность популяций приходит в соответствие с экологической ёмкостью среды обитания. Судя по динамике численности в других регионах Сибири, вскоре можно ожидать её стабилизации и в НСО. В 2020-е гг. уже нет явных угроз существованию большого баклана в НСО. Вместе с тем он наносит ощутимый ущерб рыбопроизводным предприятиям, а также может снижать биоразнообразие, изгоняя некоторые охраняемые «краснокнижные» виды ржанкообразных и гусеобразных за пределы своих колоний, где они чаще становятся добычей хищников. Этот вид может контактировать с домашними водоплавающими птицами и служит резервуаром опасных для них инфекций.

На фоне общего роста численности некоторые колонии становятся более малочис-

ленными и даже прекращают существование под воздействием негативных факторов (весенние пожары, снижение температур и нагонные ветры во время гнездования). Стабилизации и снижению численности могут способствовать и внутривидовые (плотностно-зависимые) факторы. При высокой популяционной плотности возрастает внутривидовая конкуренция, увеличивается заражённость эктопаразитами, гельминтозами и иными зоонозными инфекциями.

Обследование модельной колонии доказало возможность быстрого роста численности: за последние 5 лет сформировалась колония в 1264 гнездящихся пары. С учётом гибели кладок, птенцов и молодых птиц, возможный потенциальный прирост численности в каждый последующий год составляет 30% от количества птиц в предыдущем году. Эта колония больших бакланов формирует своеобразную экосистему. Отрываются птицами и частично упавшая на землю рыба, преимущественно серебряный карась, привлекает облигатных и факультативных хищников и падальщиков: наземных млекопитающих – обыкновенную лисицу и барсука, и пернатых – барабинскую чайку, чёрного коршуна, орлана-белохвоста, серую ворону. Те же виды птиц уничтожают кладки и птенцов большого баклана. Общая зона воздействия колонии определяется возможностями кормовых перемещений птиц и оценивается примерно в 1200 км².

В настоящее время большой баклан в НСО при столь значительном росте численности и расширении распространения демонстрирует высокий адаптивный потенциал. Последний может реализовываться за счёт уменьшения репродуктивного возраста и увеличения продуктивности размножения. Несомненно, что успех размножения не может полностью обеспечивать столь интенсивную экспансию вида в северном направлении. По-видимому, в связи неблагоприятным состоянием водных ресурсов, которое препятствует гнездованию птиц в Центральной Азии, часть птиц «рекрутируется» в местах зимовок и пролётных остановок и вовлекается в миграционный поток, который следует к новым местам размножения, в том числе в НСО.

Благодарности

Авторы выражают благодарность к. б. н. В.А. Шило и к. б. н. Д.В. Кропачеву за помощь в организации анкетирования и предоставленные сведения по численности и распространению большого баклана, главному специалисту МПР НСО О.А. Белозерцевой за организационную поддержку анкетирования, д. б. н. С.В. Пыжьянову за консультации при подготовке рукописи.

Финансирование работы

Финансовое обеспечение сбора данных осуществлялось из средств государственного контракта № 92 на оказание услуг для обеспечения нужд Новосибирской области от 06.07.2023 по заказу МПР НСО и по Договору НИР № 4-2023 от 25.05.23 по заказу ООО «Бухта Лазурная». 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 исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Абрамов А.Л., Ростовцев А.А., Зайцев В.Ф., Сукнев Д.Л., Дорогин М.А., Интересова Е.А. Рыбные ресурсы Новосибирской области: современное состояние промысла // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2023. № 2. С. 76–87.
- Ананин А.А., Овдин М.Е., Разуваев А.Е. Популяционная динамика большого баклана в Забайкальском национальном парке (Чивыркуйский залив, Средний Байкал) // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 февраля – 4 марта 2018 г.). Тезисы докладов, Тверь, 2018. С. 6–7.
- Атлас Новосибирской области. 2-е изд. / Сост. и подгот. к печати ФГУП «Новосиб. картограф. ф-ка» Роскартографии в 1999–2001 гг.; Отв. ред. Н.К. Любимова; Разраб. коллективом препод. естеств.-геогр. ф-та Новосибир. пед. ун-та и др.; Ред. кол.: В.М. Кравцов и др. М: Роскартография, 2002. 56 с.
- Березовиков Н.Н., Баймуканов М.Т. Первый случай гнездования большого баклана на оз. Маркаколь в горах Южного Алтая // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21. № 744. С. 745–749.

- Гаврилов Э.И., Гисцов А.П. Миграции больших бакланов в Казахстане // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Гагарообразные – Аистообразные. М.: Наука, 1978. С. 88–101.
- Гельд Т.А., Злотникова Т.В., Пинясова Е.В. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* – новый гнездящийся вид Минусинской котловины // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28, Экспресс-выпуск 1813. С. 3966–3973.
- Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск, 1977. 350 с.
- Джусупов Т.К., Харитонов А.Ю. Залёты большого баклана и стервятника на Причановский участок Барабинской лесостепи // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1998. С. 63–64.
- Елаев Э.Н., Ананин А.А., Аюрзанаева И.А., Бадмаева Е.Н., Доржиев Ц.З., Мокридина М.С., Пыжьянов С.В., Янкус Г.А. Инвазия большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L., 1758) в первой четверти XXI века в Байкальской Сибири: динамика численности и особенности экологии // Современные проблемы биологической эволюции: Материалы IV Междунар. конф. к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. 17–20 октября 2022, г. Москва. М.: ГДМ, 2022. С. 111–113.
- Елаев Э.Н., Ананин А.А., Доржиев Ц.З. и др. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo*): экология, эволюция и мониторинг байкальской популяции: Коллективная монография / Отв. ред. И.В. Фёфелов. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2023. 98 с.
- Елаев Э.Н., Доржиев Э.Н., Ананин А.А., Пыжьянов С.В., Янкус Г.А., Бадмаева Е.Н. История гнездования и динамика численности большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L., 1758) в Байкальской Сибири // Вестник Бурятского госуниверситета. Биология, география. 2021. № 3. С. 21–32.
- Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы. 2-е изд., перераб. и доп. / Отв. ред. В.А. Юдкин, Д.Н. Шауло. Новосибирск: Арга, 2008. 528 с.
- Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы. 3-е изд., перераб. и доп. / Отв. ред. В.В. Глухов, Д.Н. Шауло. Новосибирск, 2018. 588 с.
- Луговой А.Е. Большой баклан – *Phalacrocorax carbo* Linnaeus, 1758 // В кн.: Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные, аистообразные, фламингообразные. М., 2011. С. 54–82.
- Михеев А.В. Влияние усыхания степных озёр Западной Сибири на фауну водоплавающих птиц // Природа 1939. № 6. С. 52–57.
- Мокридина М.С. Питание большого баклана на Байкале в период выкармливания птенцов // Природа Внутренней Азии. 2021. № 4 (19). С. 65–71.
- Молчанова Т.В. Пеликаны и бакланы Западной Сибири // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. Вып. 11. С. 393–395.
- Новосибирская область: природа, население, хозяйство // Под ред. В.М. Кравцова. Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2006. 116 с.
- Природа Новосибирской области: Учебное пособие для вузов, по специальности «География» / Т.А. Горелова, Н.В. Гуляева, В.М. Кравцов, Ю.В. Кравцов; Новосиб. гос. пед. ун-т. Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 160 с.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Савченко А.П., Савченко П.А., Савченко И.А., Емельянов В.И., Карпова Н.В., Ляпунов А.В., Хаснатинов М.А., Данчинова Г.А. Виды птиц – основные носители и переносчики вирусов гриппа А в Восточной Сибири // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН, 2015. № 4 (104). С. 102–111.
- Скокова Н.Н., Бондарев Д.В. Миграции большого баклана в дельте Волги // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. М.: Наука, 1978. С. 80–86.
- Стахеев В.А. Гнездовая колония большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L.) в Юго-Восточном Алтае // Экология и биоэкологические связи перелётных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 176–179.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий М.: Академкнига, 2003. 808 с.
- Энциклопедия Руниверсалис (Электронный ресурс) // (https://cdn.pyuni.pf/images/2/20/Outline_Map_of_Novosibirsk_Oblast.svg). Проверено 27.03.24.
- Юрлов А.К., Телепнев В.Г., Чернышов В.М., Яновский А.П., Вейн Я., Буре Г.К. Позвоночные животные озера Чаны и Причановского участка лесостепи // Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь). Новосибирск, 2015. С. 162–203.
- Юрлов К.Т. Видовой состав и приуроченность к биотопам птиц в озёрной лесостепи Барабинской низменности (Западная Сибирь) // Экология и биоэкологические связи перелётных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 5–29.
- Якименко В.В. К орнитофауне Омской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1997. С. 181–183.
- Яковлева Г.А., Артемьев А.В., Лебедева Д.И. Экспансия большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L. 1758) на северо-западе России как возможность распространения паразитов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 118–123.
- Янушевич А.И., Золотарева О.С. Водоплавающая дичь Барабы. Изд-во Акад. наук СССР. Зап.-Сиб. филиал. 1947. 79 с.
- Nakarte.me (Электронный ресурс) // (<https://nakarte.me/#m=8/49.73868/33.45886&l=O>). Проверено 27.03.24.

EXPANSION OF THE GREAT CORMORANT (*PHALACROCORAX CARBO*) IN THE NOVOSIBIRSK REGION

© 2024 Vartapetov L.G.*, Solovyov S.A., Makarov A.V.

Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB of the RAS; Novosibirsk, 630091, Russia
e-mail: *lvartapetov@yandex.ru

The current ecological state of the great cormorant populations within the Novosibirsk region is assessed. The spatial and temporal dynamics of abundance and distribution and the reasons for the intensive expansion of this species are considered. The results of a comprehensive ecological study of the great cormorant in the Novosibirsk region are presented. The boundaries of modern distribution and territorial changes in its abundance have been established. As a result of the study of the model colony, new information is provided on nutrition, reproduction biology and biocenotic relationships of this species. A comparative analysis of the dynamics of the range and abundance of the great cormorant in Northern Eurasia and Siberia has been performed.

Keywords: big cormorant, Novosibirsk region, population number dynamics, distribution, range, ecosystem relationships, biocenotic significance, biodiversity.

ИНВАЗИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ СИНАНТРОПНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВЯХИРЯ *COLUMBA PALUMBUS* В ГОРОДЕ ГРОЗНЫЙ ЧЕЧЕНСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

© 2024 Гизатулин И.И.

Комплексный научно-исследовательский институт им. Х.И. Ибрагимова РАН, г. Грозный, 364051, Россия
e-mail: igorgizatulin@mail.ru

Поступила в редакцию 18.06.2023. После доработки 25.08.2024. Принята к публикации 11.08.2024

В середине XIX в. в городах Европы сформировалась синантропная популяция вяхиря *Columba palumbus* (Linnaeus, 1758) и со второй половины XX в. началась территориальная экспансия этой популяции в восточном направлении. С конца XX и начала XXI вв. вяхири начали гнездиться в городах России, в том числе в населённых пунктах Западного Предкавказья и Северного Кавказа. В природных биотопах Чеченской Республики вяхирь известен как обычный гнездящийся, пролётный и редкий зимующий вид. В городе Грозный вяхирь впервые был зарегистрирован в апреле 2016 г. Отмечались здесь вяхири и в последующие годы. В конце мая – начале июня 2023 г. в центре города наблюдалась родительская пара вяхирей с молодыми птенцами, вылетевшими из гнезда. Это свидетельствует об успешной урбанизации вида в городе Грозный и продолжении расселения его европейской синантропной популяции в городах по югу России.

Ключевые слова: вяхирь, синантропная популяция, Северный Кавказ, Чеченская Республика.
DOI:10.35885/1996-1499-17-3-067-074

Введение

Вяхирь *Columba palumbus* (Linnaeus, 1758) обитает во всех регионах Предкавказья и Северного Кавказа, населяя лесостепи, искусственные лесополосы равнин и широколиственные леса низкогорий. В таксономическом отношении, как и в России в целом, здесь обитает номинативная форма этого вида [Степанян, 2003]. В зоогеографическом плане вяхирь является представителем Европейского типа фауны Палеарктики [Штегман, 1938]. Относится к охотничьим видам птиц, в соответствии с пунктом 2 статьи 11 Федерального закона № 209-ФЗ [Федеральный закон..., 2009].

В Европе с 1830–1840-х гг. вяхирь успешно адаптировался к человеческой деятельности, колонизировал города и сформировал синантропную популяцию [Saagi, 1997]. Во второй половине XX в. произошло заметное увеличение как размера этой популяции, так и её территориальной экспансии в восточном направлении.

В конце XX в. стали известны случаи гнездования синантропной популяции вяхиря в России. В начале 1990-х гг. вяхири обо-

сновались в центральной части Калининграда. Сформировав городскую популяцию, они начали гнездиться и на постройках человека [Лыков, 2009; Лыков и др., 2012]. После 1985 г. эти голуби заселили городские поселения в Крыму [Костин, 2020]. В 2007 г. гнездование вяхирей зарегистрировано в городе Бобров и посёлке Липов Лог Воронежской обл. [Соколов, 2012]. В 2022 г. *C. palumbus* урбанизировался в городе Рязани, что активно обсуждалось орнитологами-любителями в социальной сети [Вяхири в городе..., 2022]. С начала XXI в. вяхири начали заселять населённые пункты Западного Предкавказья и Северного Кавказа [Лохман и др., 2006; Бобенко, 2009; Емтыль и др., 2011; Маловичко и др., 2021].

Следует принять во внимание, что наряду с описываемой в статье модели урбанизации вяхиря путём расселения его синантропной европейской популяции, существует альтернативная гипотеза, согласно которой появление городских популяций вяхиря объясняется урбанизацией птиц из окружающих естественных местообитаний [Evans at al., 2010; Лыков, 2021].

В настоящем сообщении приводится информация о естественной инвазии и урбанизации европейской синантропной популяции вяхиры в городе Грозный с изменением статуса пребывания этого вида на территории Чеченской Республики.

Материалы и методы

Город Грозный расположен на Северном Кавказе, в пределах Чеченской предгорной равнины, в долине р. Сунжа и на прилегающих склонах Сунженского хребта. Занимает площадь 324.16 км². Днём основания города принято считать 22 июня 1818 г., когда по распоряжению генерала А.П. Ермолова была основана крепость Грозная. Из военно-административного центра крепость постепенно превратилась в оживлённое место экономических и торговых связей. В 1870 г. крепость Грозная получила статус города с одноимённым названием. В 1870–1880-х гг. в городе появились первые заводы и фабрики: мукомольные, кирпичные, мыловаренные и сыродельные. В 1893 г. в 15 км от города была пробурена первая нефтяная скважина. К началу XX в. Грозный превратился в крупный промышленный центр Северного Кавказа. После гражданской войны в 1920-е гг. началось плановое развитие города. 30 ноября 1922 г. Грозный стал центром Чеченской автономной области, с 1934 г. – центром Чечено-Ингушской обл., преобразованной в 1936 г. в Чечено-Ингушскую АССР, с центром в городе Грозном. С 7 марта 1944 г. в связи с ликвидацией Чечено-Ингушской АССР Грозный стал центром Грозненского округа в составе Ставропольского края, с 22 марта 1944 г. – центр Грозненской обл. В 1957–1991 гг. Грозный – столица восстановленной Чечено-Ингушской АССР. С 1991 г. Грозный – столица Чеченской Республики. В настоящее время он делится на четыре внутригородских района: Ахматовский, Байсангуровский, Висаитовский и Шейх-Мансуровский, которые до 2020 г. назывались соответственно: Ленинский, Октябрьский, Старопромысловский и Заводской. Численность населения на 2023 г. – 331 402 человека. Климат города умеренно-континентальный, который обусловлен расположением в зоне неустойчивого и недо-

статочного атмосферного увлажнения. Лето жаркое, недостаточно увлажнённое. Среднее значение температуры воздуха в январе равно 3.6 °С, в июле 23.8 °С. Тёплый период сопровождается наибольшим количеством осадков – до 335 мм. В холодное время года осадки (107 мм) невысокой интенсивности и большей продолжительности. Город сильно пострадал во время проведения Операции по восстановлению конституционного порядка в Чечне и Контртеррористических операций на Северном Кавказе в 1995–2000 гг. После восстановления конституционного порядка на территории республики город был восстановлен. Было построено большое количество жилых домов и социальных объектов: здравоохранения, образования, культуры, спортивных сооружений, скверов и парков. Общая площадь урбанофлоры по городу Грозный составляет 3.4 млн м². На каждого жителя города приходится 9 м² зелёной зоны. Состав сосудистых растений города насчитывает 737 видов, из которых 75 видов относятся к дендрофлоре [Тайсумов, 2019], представители которой являются потенциалом селитебных ландшафтов синантропных птиц.

Материалы исследований собраны в период с 1981 по 2023 г. В 1995–2005 гг. полевые работы вынужденно прерывались в связи с проведением в Чеченской Республике Операции по восстановлению конституционного порядка. В целях определения птиц в полевых условиях и фоторегистрации наблюдений использовались оптический бинокль Veber (15x50) и камера Nikon Coolpix P950. Достоверность гнездования определялась в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учёту птиц [Hagemeyer, Blair, 1997].

При относительном учёте обилия птиц по биотопам и регистрации фенологических явлений использованы стандартные методы маршрутных трансект с последующим пересчётом усреднённых данных на площадь 1 км² [Наумов, 1965]. Длина стационарных и одноразовых маршрутов составляла от 1 до 5 км. Ширина учётной ленты в разных биотопах колебалась от 10 до 50 м. В лесостепных ландшафтах с разреженной растительностью байрачного типа ширина учёта стационарных

маршрутов составляла 50 м. В густых и труднопроходимых лесных ландшафтах, в целях полноты учёта птиц, глазомерно фиксированная ширина обнаружения принималась в 20 м. На стационарных маршрутах в городе Грозный ширина обзора учётной ленты ограничивалась зданиями по обе стороны улиц, без учёта в прилегающих к ним внутренних дворах. Во внутренних дворах по разным районам города наблюдения проводились на одноразовых экскурсионных выходах. Около 80% учётов проведено в репродуктивный весенне-летний период – со второй половины мая по третью декаду июня. Общая протяжённость учётных маршрутов с 1981 по 1995 г. составила 720 км, на одноразовых экскурсионных выходах около 870 км [Гизатулин и др., 2001]. С 2006 по 2023 г. протяжённость составила 245 км и около 80 км, соответственно.

Три стационарных маршрута были заложены в ключевых лесных и лесостепных ландшафтах окрестностей города Грозный:

1. Пойменные леса р. Сунжа на северо-западной окраине города Грозный, в районе станции Петропавловская (43°21'50" с. ш., 45°46'10" в. д., 101 м над ур. м.). Длина маршрута 1 км. Ширина учётной ленты 20 м. Лесные ландшафты пойменного типа в основном образуют тополя серебристый (*Populus alba*) и гибридный (*Populus hybrida*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), ива козья (*Salix caprea*), карагач (*Ulmus carpiniifolia*), ольха серая (*Alnus incana*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), яблоня восточная (*Malus orientalis*) и груша кавказская (*Pirus caucasica*). В целом эти леса труднопроходимые с густым подлеском из бересклета европейского (*Euonymus europaeus*), бузины травянистой (*Sambucus ebulus*), калины (*Viburnum opulus*), боярышника пятипестичного (*Crataegus pentagyna*) и сизой ежевики (*Rubus caesius*). Деревья часто обвиты лианами лесного винограда (*Vitis svestris*) и хмеля обыкновенного (*Humulus lupulus*);

2. Лесостепные ландшафты Терско-Сунженской возвышенности на западной окраине города Грозный (43°18'35" с. ш., 45°38'32" в. д., 199 м над ур. м.). Длина маршрута 5 км. Ширина учётной ленты 50 м. Лесостепные участки по северным склонам Терско-Сунжен-

ской возвышенности формируют в основном дуб черешчатый, ясень обыкновенный, ольха серая, граб восточный (*Carpinus orientalis*) и алыча (*Prunus divaricata*). Подлесок образуют кустарники тёрна (*Prunus stepposa*), бузины чёрной (*Sambucus nigra*) и шиповника (*Rosa balsamina*). На южных склонах возвышенности характерна растительность байрачного типа. Здесь на растительный покров оказывается влияние сухого микроклимата, в результате чего увеличивается доля ксерофитов: держи-дерева (*Paliurus spina-christi*), жимолости кавказской (*Lonicera caucasica*) и барбариса кавказского (*Berberis vulgaris*);

3. Среднегорный широколиственный лес по хребту Чёрные горы в районе аула Дуба-Юрт (43°02'00" с. ш., 45°41'50" в. д., 650 м над ур. м.). Длина маршрута 1 км. Ширина учётной ленты 20 м. Основным лесообразующим видом Среднегорных широколиственных лесов является бук восточный (*Fagus orientalis*), которому сопутствует граб кавказский (*Carpinus caucasica*), клёны полевой (*Acer campestre*) и остролистный (*A. platanoides*), липы сердцевидная (*Tilia cordata*) и кавказская (*T. caucasica*), груша кавказская, ильм шершавый (*Ulmus glabra*). Подлесок образуют лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), свидина южная (*Swida australis*), бересклет европейский, бузина чёрная, жимолость кавказская, калина обыкновенная.

На территории города Грозный были заложены два стационарных маршрута:

1. Улица Моздокская (43°20'11" с. ш., 45°40'30" в. д., 128 м над ур. м.). Длина маршрута 1.5 км. Ширина учётной ленты 30 м. Улицу Моздокская, расположенную в Ахматовском районе города Грозный, образуют двух-трёхэтажные жилые дома и прочие строения. Края улицы и придомовые территории густо обсажены древесной растительностью, сохранившейся с довоенного времени. Фоновыми видами являются: клён остролистный, акция белая (*Robinia pseudoacacia*), вишня обыкновенная (*Prunus cerasus*), абрикос (*Prunus armeniaca*), каштан конский (*Aesculus hippocastanum*), орех грецкий (*Juglans regia*), ива козья, тополь серебристый пирамидальный (*Populus nigra* var. *Piramidalis*), тополь гибридный, ясень обыкновенный;

2. Проспект имени В.В. Путина (43°19'18" с. ш., 45°41'05" в. д., 130 м над ур. м.). Длина маршрута 1.6 км. Ширина учётной ленты 50 м. Проспект имени В.В. Путина, расположен в центре города Грозный. Большая часть проспекта административно относится к Шейх-Мансуровскому району, часть проспекта от комплекса правительственных зданий до ул. Маяковского относится к Висаитовскому району, участок чётной стороны проспекта от ул. Маяковского до ул. Николаева относится к Ахматовскому району. Проспект образуют восстановленные и новые трёх-четырёхэтажные жилые дома, административные, культурные и торговые учреждения. Внутри проспекта расположен бульвар, в 2008 г. обсаженный лиственной дендрофлорой: каштан конский, ясень обыкновенный, дуб черешчатый, клён остролистный и граб кавказский.

Результаты и обсуждение

В работах основоположников орнитологических исследований на Северном Кавказе в период с середины XIX по начало XX в. вяхирь приводится как обычный гнездящийся, пролётный и зимующий вид лиственных лесов, равнин и горных склонов всего Кавказского края [Богданов, 1879; Радде, 1884; Динник, 1905; Сатунин, 1912]. К.Н. Россиков [1884] в окрестностях города Грозный на полях маиса (кукурузы) 21 августа наблюдал тысячные стаи вяхирей и других голубей, которые «оживляли посевы, поминутно быстро и шумно переносясь с одного высокого дерева на другое».

В орнитофаунистическом обзоре по итогам комплексной экспедиции Харьковского университета И.Б. Волчанецкий приводит вяхиря как обычный гнездящийся вид древесно-кустарниковых ландшафтов Предкавказья [Волчанецкий, 1954].

В соседних с Чечнёй регионах Ингушетии и Северной Осетии *C. palumbus* – в небольшом количестве гнездящийся, пролётный вид, населяющий широколиственные буковые леса низкогорий и сосново-дубовое мелколесье северного склона Бокового хребта [Бёме, 1926; Бёме и др., 1930; Гизатулин, Баркинхоев, 2008; Джамирзоев и др., 2014]. В

списке птиц Северной Осетии Ю.Е. Комаров [1991] определяет вяхиря как гнездящийся, пролётный и редкий зимующий вид. В последние годы в байрачных и пойменных лесах равнин Осетии данный вид входит в ядро населения этих биотопов, составляя 20.6 и 28.4 пар/км², соответственно [Комаров, Хохлов, 2003].

В сопредельном с Чечнёй Ставропольском крае *C. palumbus* – обычная гнездящаяся, пролётная и зимующая птица. В конце XX в. здесь гнездились около 0.9 тыс. пар [Хохлов, 1990]. Период откладки яиц продолжается с конца апреля по первую декаду июля. В 2004–2007 гг. в гнездовой период численность вяхиря составляла около 3.2 тыс. пар [Бобенко, 2009]. По другому источнику, в 2011–2012 гг. в указанном регионе гнездились уже 17.7–25.9 тыс. пар [Мищенко и др., 2013]. По последней экспертной оценке, гнездовая численность вяхиря на Ставрополье составляет около 26.3–26.5 тыс. пар [Маловичко и др., 2021].

В пределах Чечни в 1922 г. Л.Б. Бёме несколько раз наблюдал вяхирей в гнездовой период и на пролёте в 20-х числах марта, в окрестностях станицы Старогладковской [Бёме, 1925]. В работе Н.А. Рашкевича по птицам бывшей Чечено-Ингушетии в списках по ландшафтным зонам и в описаниях биологии птиц, вяхирь не приводится [Рашкевич, 1980]. По данным П.С. Анисимова, численность вида в биотопах Чечни как в летнее, так и в зимнее время составляла в среднем 1 особь/км² [Анисимов, 1989]. По нашим наблюдениям, гнездовая численность в лесополосах, пойменных лесах равнин и буковых лесах низкогорий Чечни и Ингушетии составляла 0.3–2.9 особи на 5 км маршрута, или 1.2–11.6 особи/км² [Точиев, Гизатулин, 1987; Гизатулин и др., 2001]. Репродуктивный период вяхиря, по датам регистрации кладок яиц, продолжается с третьей декады апреля по вторую декаду июля [Гизатулин, 2022а]. Наиболее ранняя встреча стаи мигрирующих птиц отмечена 19 марта 1985 г. в окрестностях города Грозный, наиболее поздняя – 2 октября 1984 г. в окрестностях станицы Старогладковская [Гизатулин, 2022б]. В зимнее время 3 вяхиря встречены 6 февраля 1994 г.

на окраине букового леса в окрестностях селения Дуба-Юрт.

Гнездование *C. palumbus* европейской синантропной популяции в пределах Предкавказья и Северного Кавказа впервые отмечено в городе Темрюк, на Таманском полуострове Краснодарского края, где в дальнейшем проявилась тенденция к их повсеместному расселению [Лохман и др., 2006]. С 2008 г. вяхири начали регистрироваться в городах Карачаево-Черкесской Республики [Караванов и др., 2013]. В Северной Осетии – Алании с 2019 г. они стали обычны в центральном парке им. Коста Хетагурова города Владикавказ (Ю.Е. Комаров, личное сообщение). Подтверждены факты гнездования этих голубей в черте городов Ставропольского края: Ессентуки в 2002 г., Пятигорск и Железноводск в 2003 г., Михайловск в 2005 г. [Хохлов и др., 2005]. В Таманском лесопарке, расположенном в центре города Ставрополя, в мае 2022 г. найдено гнездо вяхири с

взрослыми птенцами (М.П. Ильяхов, личное сообщение).

Места регистрации наших наблюдений вяхирей в городе Грозный обозначены на схематической карте (рис. 1). При этом за весь период наблюдений на стационарных маршрутах в черте города эти птицы не отмечались. Все встречи вяхирей приходятся на одноразовые экскурсионные выходы за пределами трансект.

Впервые вяхирь был зарегистрирован нами 6 апреля 2016 г. Одинокaя птица сидела на вышке сотовой связи на территории Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Чеченской Республики по ул. Кутузова, 5 (43°20'12.6" с. ш., 45°40'38.2" в. д.) Ахматовского района города Грозный. Место наблюдения находилось в 100 м от стационарного маршрута учётов птиц по ул. Моздокская, вокруг которого располагались двух-трёхэтажные жилые дома. Придомовые территории были густо обсажены древесной



Рис. 1. Места регистрации наблюдений вяхирей в городе Грозный. Обозначения: 1 – ул. Кутузова (43°20'12.6" с. ш., 45°40'38.2" в. д.); 2 – ул. М. Висаитова (43°18'40.1" с. ш., 45°41'2.6" в. д.).

растительностью: тополь гибридный, клён остролиственный, тополь серебристый пирамидальный, ясень обыкновенный, каштан конский, орех грецкий, ива козья. В дальнейшем, на газоне во дворе этого Министерства, в течение апреля-мая периодически отмечалась пара кормящихся вяхирей. Вероятно, эта же пара отмечалась здесь и в последующие 2017–2018 гг., что позволяет предположить её гнездование.

В центре города Грозный по ул. М. Ви-сайтова, 64 (43°18'40.1" с. ш., 45°41'2.6" в. д.) Шейх-Мансуровского района с 30 мая по 1 июня 2023 г. нами наблюдалась родительская пара вяхирей (рис. 2). Место наблюдения находилось около пятиэтажного жилого дома, расположенного в начале улицы. Деревянные посадки придомовых территорий в основном представляли ясень обыкновенный, тополь серебристый пирамидальный и ива козья. Рядом со взрослыми птицами находилась пара слётков, которых они подкармливали (рис. 3).

Дата регистрации слётков косвенно подтверждает возможное время откладки яиц этой пары в первой декаде апреля. Птицы спокойно реагировали на проезжающий рядом по дороге автотранспорт и проходящих по тротуару людей, что не свойственно для вяхирей, обитающих вне городской среды, в естественных природных биотопах.

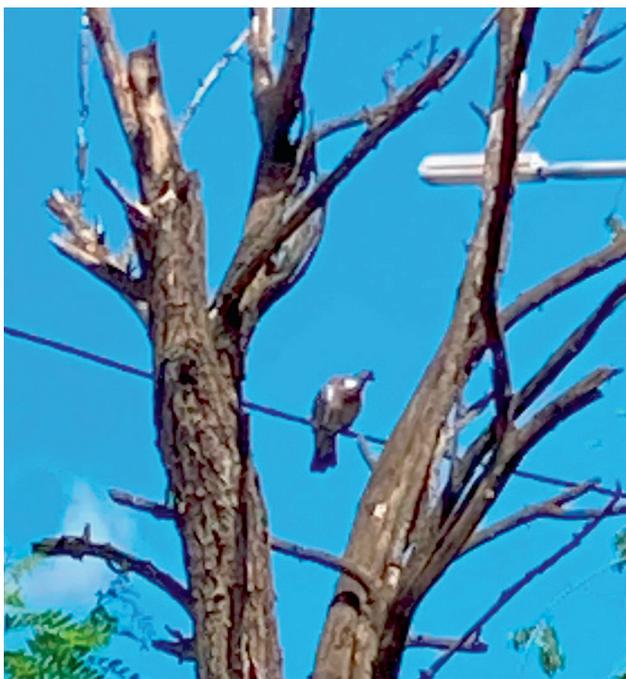


Рис. 2. Вяхирь в центре города Грозный 1 июня 2023 г.



Рис. 3. Слётки вяхирей из гнезда в центре города Грозный 31 мая 2023 г.

Заключение

Регистрация родительской пары вяхирей с парой слётков из гнезда в городе Грозный Чеченской Республики свидетельствует о продолжении расселения европейской синантропной популяции этого вида в городах по югу России. По результатам проведённых исследований, можно определить статус вяхиря в Чеченской Республике как гнездящийся, пролётный и зимующий вид. Следует продолжить изучение биологии и динамики численности вида в плане его возможной дальнейшей синантропизации в городе Грозный.

Финансирование работы

Исследование проведено в рамках плановой работы 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

- Анисимов П.С. Биотопическое распределение птиц степного и лесного поясов Чечено-Ингушской АССР // *Природа и хозяйство Чечено-Ингушской АССР*. 1989. Вып. 5. С. 84–97.
- Бёме Л.Б. Результаты орнитологических экскурсий в Кизлярский округ ДагССР в 1921–1922 гг. Владикавказ: Свет, 1925. 25 с.

- Бёме Л.Б. Птицы Северной Осетии и Ингушии (с прилегающими районами) // Учёные записки Северо-Кавказского института краеведения. 1926. Т. 1. С. 175–274.
- Бёме Л.Б., Красовский Д.Б., Чернов С.А. Материалы к познанию фауны позвоночных животных Ингушской автономной области // Известия Ингушского Научно-Исследовательского Института Краеведения. 1930. Вып. 2–3. С. 47–110.
- Бобенко О.А. Экология вяхиря (*Columba palumbus*) в Ставропольском крае // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 2. С. 111–116.
- Богданов М.Н. Птицы Кавказа // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1879. Т. 8, вып. 4. С. 1–188.
- Волчанецкий И.Б. Об орнитофауне Предкавказья // В сб.: 3-я экологическая конференция: Тезисы докладов / Под ред. А.П. Маркевича и др. Киев: КГУ, 1954. С. 81–87.
- Вяхири в городе (электронный ресурс) // Рязанский клуб «Птицы». 2022 // (https://vk.com/topic-155968518_48846324). Проверено 10.06.2023.
- Гизатулин И.И. Параметры и динамика репродуктивного периода охотничьих видов птиц, гнездящихся в Чеченской Республике // Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2022а. Т. 7. № 1 (27). С. 65–72. <https://doi.org/10.25744/genb.2022.58.46.007>.
- Гизатулин И.И. Динамика весенних и осенних миграций гнездящихся перелётных птиц Чеченской Республики // Вестник КНИИ РАН. 2022б. № 1 (9). С. 66–77. <https://doi.org/10.34824/VKNIRAN.2022.9.1.008>.
- Гизатулин И.И., Баркинхоев Б.У.-Г. Птицы заповедника «Эрзи» и прилегающих территорий // Труды государственного природного заповедника «Дагестанский». 2008. Вып. 2. С. 59–71.
- Гизатулин И.И., Хохлов А.Н., Ильяхов М.П. Птицы Чечни и Ингушетии. Ставрополь: Ставропольское отделение СОПР, 2001. 141 с.
- Джамирзоев Г.С., Перезов А.Г., Комаров Ю.Е., Тильба Р.А., Мнацеканов Р.А., Караваев А.А., Букреев С.А., Пшегусов Р.Х., Гизатулин И.И., Поливанов В.М., Витович О.А., Хубиев А.Б. Птицы заповедников и национальных парков Северного Кавказа // Труды заповедника «Дагестанский». Т. 1, вып. 8. Махачкала: GeoPhoto, 2014. 428 с.
- Динник Н.Я. По Чечне и Дагестану // Записки Кавказского отдела Русского географического общества. 1905. Кн. 25, вып. 4. С. 1–78.
- Емтыль М.Х., Иваненко А.М., Лохман Ю.В. Синантропизация некоторых видов птиц в городской черте г. Краснодара // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XXIV Межреспубликанской научно-практической конференции. Краснодар: Кубанский ГУ, 2011. С. 50–51.
- Караваев А.А., Казиев У.З., Хубиев А.Б., Хохлов А.Н. Птицы населённых пунктов Карачаево-Черкессии // Труды Тебердинского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 54. 248 с.
- Комаров Ю.Е. Список птиц Северной Осетии // Кавказский орнитологический вестник. 1991. Вып. 2. С. 25–32.
- Комаров Ю.Е., Хохлов А.Н. Животное население лесов Республики Северная Осетия – Алания. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2003. 67 с.
- Костин С.Ю. Каталог птиц Крыма. Симферополь: Ариал, 2020. 244 с.
- Лохман Ю.В., Фадеев И.В., Нестеров Е.В., Дровецкий С.В. Дополнения к орнитофауне Таманского полуострова // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия. Ростов-на-Дону: РГУ, 2006. С. 301–303.
- Лыков Е.Л. Биология гнездования вяхиря в условиях города (на примере Калининграда) // Беркут. 2009. Т. 18, вып. 1–2. С. 54–68.
- Лыков Е.Л. Происхождение городских популяций птиц: географическая экспансия или независимое формирование (на примере четырёх видов)? // Орнитология. 2021. Вып. 45. С. 36–53.
- Лыков Е.Л., Астафьева Т.В., Гришанов Г.В. Нетипичное расположение гнёзд вяхиря *Columba palumbus* в населённых пунктах Калининградской области // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21. № 761. С. 1234–1236.
- Маловичко Л.В., Юферева В.В., Тельпов В.А., Юферев Д.П. Распространение и динамика синантропизации вяхиря *Columba palumbus* в Ставропольском крае // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16. № 3. С. 33–46. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-3-33-46>.
- Мищенко А.Л., Федосов В.Н., Тильба П.А., Суханова О.В., Межнев А.П. Численность и экология вяхиря в различных регионах Европейской России // Вестник охотоведения. 2013. Т. 10. № 2. С. 167–176.
- Наумов Р.Л. Методика абсолютного учёта птиц в гнездовой период на маршрутах // Зоологический журнал. 1965. Т. 44, вып. 1. С. 81–94.
- Радде Г.И. Орнитологическая фауна Кавказа (Ornis Caucasia): Систематическое и биолого-географическое описание кавказских птиц. Тифлис: Канцелярия ГГЧ на Кавказе, 1884. 451 с.
- Рашкевич Н.А. Мир пернатых (Птицы Чечено-Ингушетии). Грозный: Грозненский рабочий, 1980. 204 с.
- Россигов К.Н. Поездка в Чечню и нагорный Дагестан (с орнитологической целью) // Записки Кавказского отдела Императорского Русского географического общества. 1884. Кн. 13, вып. 1. С. 213–277.
- Сатунин К.А. Систематический каталог птиц Кавказского края // Записки Кавказского отдела Императорского Русского географического общества. 1912. Кн. 28, вып. 2. С. 87–195.
- Соколов А.Ю. О синантропизации вяхиря в Прибитуюжье // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21. № 763. С. 1281–1283.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига, 2003. 808 с.

- Тайсумов М.А. Деревья и кустарники Чеченской Республики. Махачкала: АЛЕФ, 2019. 306 с.
- Точиев Т.Ю., Гизатулин И.И. Летняя орнитофауна Терско-Кумской низменности ЧИАССР // Материалы по изучению Чечено-Ингушской АССР. Грозный: Типография им И.Н. Заболотного, 1987. С. 71–78.
- Федеральный закон от 24 июля 2009 г. № 209-ФЗ «Об охоте и о сохранении охотничьих ресурсов и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации (Электронный документ) // (https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_89923/). Проверено 10.08.2024.
- Хохлов А.Н. Об увеличении гнездовой численности вяхири на Ставрополье // Материалы Всесоюзного научно-методического совещания зоологов педвузов. Ч. 2. Махачкала: ДГУ, 1990. С. 242–244.
- Хохлов А.Н., Ильях М.П., Есипенко Л.П., Заболотный Н.Л., Бобенко О.А., Парфенов Е.А., Хохлов Н.А. О гнездовании вяхири в малых городах Предкавказья // Сб. материалов международной научно-практич. конф. «Актуальные вопросы экологии и природопользования». Т. 1. Ставрополь: АГРУС, 2005. 451 с.
- Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Ч. 2. М.; Л.: АН СССР, 1938. С. 1–157.
- Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M., Gaston K.J. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study // *Biology Review*. 2010. No. 85. P. 643–667.
- Hagemeijer W.J.M., Blair M.J. (Eds.) *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance* / Eds Ward J.M. Hagemeijer, Michael J. Blair. London: T & A D Poyser, 1997. 903 p.
- Saari L. Woodpigeon // *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance* / Eds Ward J.M. Hagemeijer, Michael J. Blair. London: T & A D Poyser, 1997. P. 384–385.

INVASION OF THE EUROPEAN SYNANTHROPIC WOODPIGEON *COLUMBA PALUMBUS* POPULATION IN THE CITY OF GROZNY OF THE CHECHEN REPUBLIC

© 2024 Gizatulin I.I.

Kh. Ibragimov Complex Institute of the Russian Academy of Sciences, Grozny, 364051, Russia
e-mail: igorgizatulin@mail.ru

In the middle of the XIXth century, a synanthropic Woodpigeon *Columba palumbus* (Linnaeus, 1758) population was formed in European cities, and since the second half of the XXth century, the territorial expansion of this population in the eastern direction has begun. Since the end of the XX and the beginning of the XXI centuries, Woodpigeons have begun to nest in Russian cities, including the settlements of the Western Ciscaucasia and the North Caucasus. In the natural biotopes of the Chechen Republic, the Woodpigeon is known as a common nesting, flying and rare wintering species. In the city of Grozny, the Woodpigeon was first registered in April 2016. Woodpigeons were also noted here in subsequent years. In late May – early June 2023, a parent pair of Woodpigeons with young chicks that flew out of the nest was observed in the city center. This indicates the successful urbanization of Woodpigeons in the city of Grozny and the continued settlement of the European synanthropic population of this species in cities in the south of Russia.

Key words: Woodpigeon, synanthropic population, North Caucasus, Chechen Republic.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В СОСТАВЕ КОМПЛЕКСОВ ДОЛГОНОСИКООБРАЗНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕРМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

© 2024 Дедюхин С.В.^{a,*}, Плакхина Е.В.^{b,**}

^a Федеральное государственное образовательное учреждение высшего образования
«Удмуртский государственный университет», Ижевск, 426034, Россия

^b Федеральное государственное образовательное учреждение высшего образования
«Пермский государственный национальный исследовательский университет», Пермь, 614068, Россия
e-mail: *ded@udsu.ru; **plakkhinaevg@gmail.com

Поступила в редакцию 26.04.2024. После доработки 26.07.2024. Принята к публикации 23.08.2024

Проанализированы сборы жуков-долгоносиков, осуществлённые методом линий почвенных ловушек Барбера на территории Ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета (г. Пермь) в течение двух полных вегетационных сезонов (с апреля по ноябрь 2021 и 2022 гг.). Всего собрано более 2000 экземпляров, относящихся к 43 видам из двух семейств (Curculionidae и Brentidae). Восемь видов впервые обнаружены в фауне Пермского края, из них шесть – чужеродные или криптогенные долгоносики. Два чужеродных вида (*Exomias pellucidus* и *Otiorhynchus smreczynskii*) многочисленны в сборах (в общей сложности количественно составляют около 50% выборки). Показано, что они имеют резкие различия в биотопических и трофических предпочтениях, а также в сроках сезонной активности имаго. Среди долгоносиков ботанического сада эврибионты и представители пионерного (рудерально-сегетального) комплекса составляют в общей сложности 88%, тогда как лесные виды единичны.

Ключевые слова: долгоносикообразные жуки, Curculionoidea, ботанический сад, Пермский край, комплексы, чужеродные виды, новые находки.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-075-085

Введение

Изучение насекомых-фитофагов на территориях, где собраны большие коллекции интродуцированных растений, представляет большой интерес для мониторинга инвазионного процесса в региональной биоте. Идеальными объектами для подобного рода исследований являются ботанические сады [Дедюхин, 2010, 2019в].

Долгоносикообразные жуки (Curculionoidea) – одна из самых разнообразных групп отряда Coleoptera, в отличие от большинства других насекомых, характеризующаяся высоким уровнем видового богатства и в антропогенно трансформированных местообитаниях, так как многие виды долгоносиков тесно связаны с растениями-ценофобами [Konstantinov et al., 2009; Дедюхин, 2010, 2019а; Коротяев, 2012]. В целом состав этого

надсемейства лесной зоны востока Русской равнины и Предуралья установлен с высокой степенью полноты. К настоящему времени на этой территории зарегистрировано 558 видов (не считая подсемейства Scolytinae) [Дедюхин, Ступников, 2024]. При этом для равнинной части Пермской области (Прикамье и Кунгурская островная лесостепь) известен лишь 291 вид надсемейства [Дедюхин, 2011, 2012, 2014; Козьминых, 2019; Дедюхин, Ступников, 2022, 2024], что явно не исчерпывает его видовое богатство в этом регионе. Предыдущие исследования жуков-долгоносиков в Пермском крае были сосредоточены в основном на эталонных природных объектах, тогда как целенаправленного изучения надсемейства Curculionoidea на антропогенно трансформированных территориях в регионе не проводилось. Совершенно не изучен со-

став чужеродных видов этой группы в фауне Прикамья. Все это делает актуальным проведение работ подобного рода.

В Ботаническом саду Пермского государственного национального исследовательского университета (далее БС ПГНИУ) жуки-долгоносики также ранее не изучались. Из членистоногих к настоящему времени опубликованы результаты исследований пауков [Plakkhina, Eyunin, 2022; Есюнин, Плакхина, 2022; Плакхина, 2022, 2023] и муравьев [Поспелова, Плакхина, 2023] БС ПГНИУ. В том числе, в оранжерейном комплексе ботанического сада указаны 4 чужеродных вида пауков [Plakkhina, Eyunin, 2022].

Цель данной работы – провести обзор видов долгоносиков, зарегистрированных методом почвенных ловушек Барбера в БС ПГНИУ, с оценкой участия в населении долгоносиков ботанического сада чужеродных видов.

Материал и методика

Материал для данной работы получен в рамках комплексного изучения герпетобионтных членистоногих на территории БС ПГНИУ в течение бесснежных периодов 2021 (с 24 апреля по 12 ноября) и 2022 (с 26 апреля по 28 октября) годов методом линий почвенных ловушек Барбера.

Исследования проводили на основной территории БС ПГНИУ, которая расположена внутри кампуса Пермского университета на площади 0.02 км². Его географические координаты 55°45' с. ш., 37°37' в. д. Богатое флористическое разнообразие коллекции, собранной в ходе интродукции растений из природы и закупки посадочного материала из разных регионов, зонирование территории ботанического сада на научную, производственную и экспозиционную зоны, а также расположение внутри городской черты, в непосредственной близости от железнодорожной магистрали [Экологическая концепция..., 2024], делают его интересной модельной площадкой для исследования трансформации энтомокомплексов в городской среде, включая инвазионный процесс.

Было выбрано семь стационарных площадок, различающихся типом растительно-

сти, почвенным покровом, освещенностью и увлажнением: 1 – окашиваемый газон, 2 – рудеральная растительность, 3 – дендрарий, 4 – еловая аллея; 5 – коллекционная посадка сиреней, 6 – грядки с флоксами, 7 – оранжерея (рис. 1). В 2021 г. сборы проведены на 1-й, 2-й и 7-й площадках, в 2022 г. – с 3-й по 6-ю площадки. Краткое описание их дано ниже.

Площадка 1. Пустырь с рудеральной растительностью, расположенный за оранжереей. Регулярная хозяйственная деятельность в период исследований отсутствовала, кошение проводилось в конце мая, середине июля и в последнюю декаду августа. Почва на участке плотная, каменистая с погребенным строительным мусором.

Площадка 2. Полоса газона, шириной около 1.5 м. Расположена между фондовой оранжереей и производственными грядками, где выращивается рассада кустарников и деревьев. На газоне произрастает несколько взрослых деревьев липы. Травостой на площадке регулярно скашивается и частично увлажняется автоматическими разбрызгивателями с производственных грядок. Слой дерновины составляет 2–3 см. Кроме газонной травы на участке мозаично произрастают сорные растения.

Площадка 3. Культивируемый участок различных сортов сирени. На участке также произрастают несколько невысоких деревьев абрикоса. Травостой практически отсутствует. Почва песчаная.

Площадка 4. Культивируемый участок с посадками флоксов, расположенный вдоль труб тепломагистрали. В небольшом количестве произрастают молодые саженцы сирени. Почва песчаная, регулярно взрыхляется. В травостое значительное обилие сорных растений.

Площадка 5. Дендрарий с разнообразными лиственными породами. Сомкнутость крон полная. Травостой плотный с преобладанием сныти. Дважды за лето производится его кошение. Почва – торф.

Площадка 6. Посадки елей вдоль ограды ботанического сада. К ним примыкают посадки лиственниц. Травостой разреженный, сформирован большей частью рудеральными видами, заходящими с газонов кампуса. По-

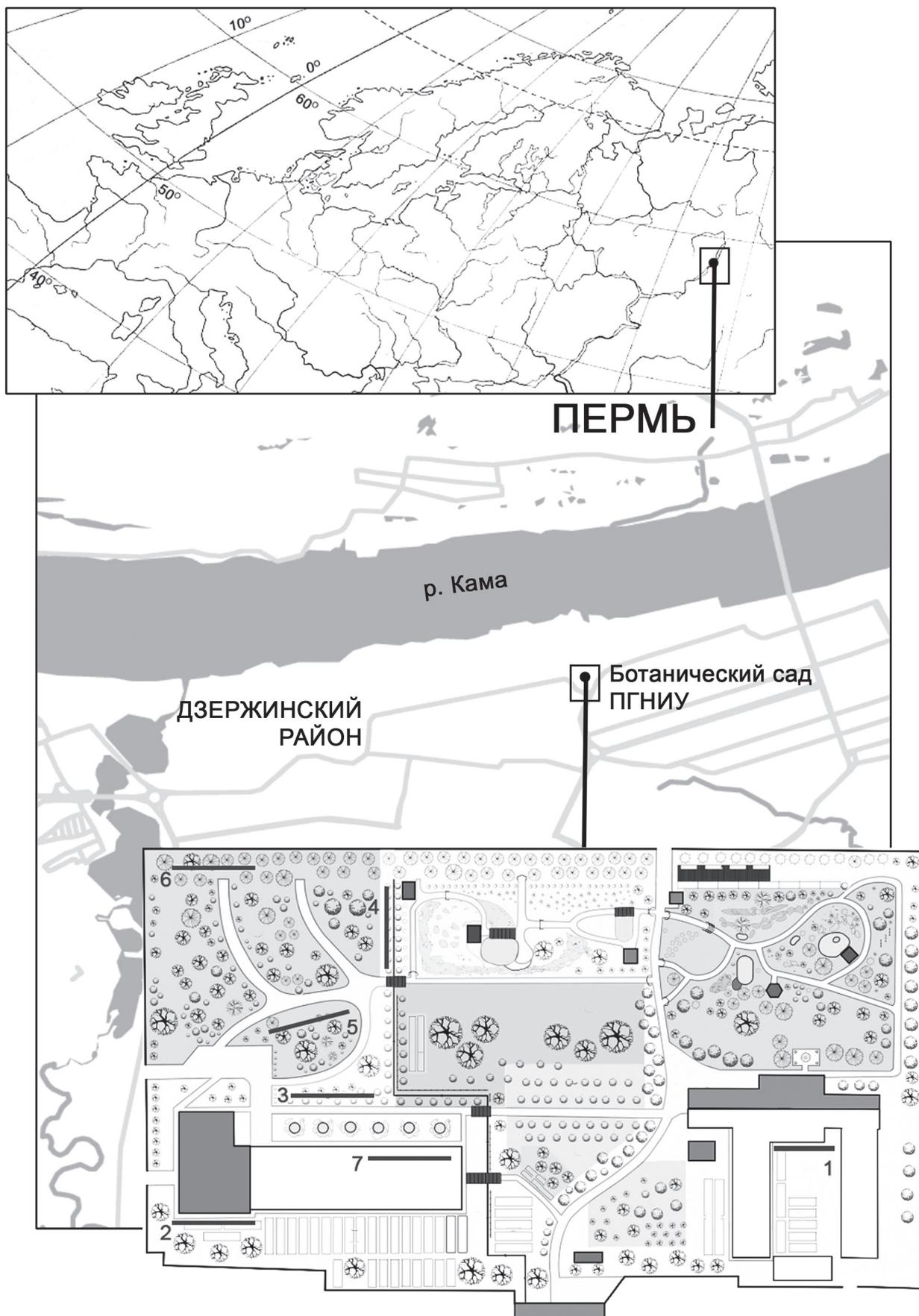


Рис. 1. Географическое положение БС ПГНИУ и схема расположения линий ловушек на его территории. Условные обозначения стационарных площадок: 1 – пустырь, 2 – газон, 3 – посадки сирени, 4 – грядки с флоксами, 5 – дендрарий, 6 – еловая аллея, 7 – оранжерея.

чва состоит из смеси песка и торфа, слой дерновины составляет 2–3 см.

Площадка 7. Отапливаемая зимой оранжерея с экспозициями экзотических растений. Летом один из выходов регулярно открывается для проветривания (включая ночное время). Почва – смесь песка и торфа, покрыта толстым слоем мульчи из сосновой коры (4–5 см).

На всех площадках, кроме закрытой оранжереи, в той или иной степени была представлена и сорная растительность.

Сборы жуков осуществлены Е.В. Плахиной с использованием стандартных почвенных ловушек Барбера: пластиковые стаканы, на 1/3 наполненные 4%-м раствором формалина, которые располагались в линию на расстоянии 2 м друг от друга и экспонировались на протяжении 14 суток. В каждой линии устанавливалось по 10 ловушек.

Всего был собран 2041 экземпляр долгоносикообразных жуков.

Весь материал определен С.В. Дедюхиным с использованием ряда литературных источников [Dieckmann, 1980; Исаев, 2007; Коротяев и др., 2018; Забалуев и др., 2019; Забалуев, 2024], а также при сравнении с экземплярами из его научной коллекции и коллекции Зоологического института РАН. Определение *Sitona humeralis* (Stephens, 1831) подтверждено Б.А. Коротяевым (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург). Все сборы хранятся в коллекции первого автора.

Номенклатура видов и общие данные об их распространении приняты по последней версии «Каталога долгоносикообразных жуков Палеарктики» [Alonso-Zarazaga et al., 2024]. Уточнение ареалов в пределах европейской части России проводилось по ряду других источников [Исаев, 2007; Дедюхин, 2012; Забалуев, 2024]

В Прикамье многолетние исследования в рамках этого направления ведутся первым автором в Учебном ботаническом саду Удмуртского государственного университета (далее БС УдГУ) и в целом в городской черте г. Ижевска [Дедюхин, 2010, 2019а, 2019б, 2019в], что позволило сопоставить данные, полученные в ботанических садах, расположенных в сопредельных регионах.

Результаты и их обсуждение

В ходе исследований зарегистрировано 43 вида из двух семейств долгоносикообразных жуков: 31 вид из 5 подсемейств относится к семейству Curculionidae, 12 видов к семейству Brentidae (подсемейство Arioninae). Среди Curculionidae относительно богато представлены лишь подсемейства Conoderinae (14 видов) и Entiminae (10 видов), большого разнообразия достигающие в нарушенных биоценозах с рудеральной растительностью. Состав и распределение видов по модельным площадкам показаны в таблице.

В окультуренных и рудеральных биотопах БС УдГУ (Ижевск) в ходе многолетних исследований с применением других методов сбора (поиск на кормовых растениях, энтомологическое кошение) отмечено 154 вида надсемейства Curculionoidea, из них на культивируемых растениях зарегистрирован 81 вид, включая 5 видов Attelabidae, 17 видов Brentidae (подсемейство Arioninae), 59 видов Curculionidae [Дедюхин, 2019в]. Таким образом, известный состав долгоносиков БС ПГНИУ в 3.5 раза беднее фауны антропогенных участков БС УдГУ. Вероятно, это обусловлено комплексом объективных и субъективных причин. Если БС ПГНИУ находится в центральной части Перми, окружён городской застройкой (расположен внутри кампуса ПГНИУ), то БС УдГУ расположен на окраине Ижевска, в контакте с лесными массивами его зелёной зоны, где представлены природные комплексы долгоносиков, служащие источником заселения и агроландшафтов БС (особенно занятых древесно-кустарниковыми насаждениями). Так, общий состав фауны БС УдГУ и его окрестностей, включая сопредельные лесные массивы, составляет 191 вид долгоносикообразных жуков из 4 семейств [Дедюхин, 2010]. При этом площадь БС ПГНИУ в 10 раз меньше площади БС УдГУ, где на возделываемые участки приходится 0.2 км².

Несомненно, видовой состав надсемейства в БС ПГНИУ пока выявлен далеко не полностью, так как применяемая здесь методика сбора материала рассчитана в первую очередь на герпетобионтных беспозвоночных и в отношении жуков-фитофагов имеет выраженный избирательный характер. Поэ-

Таблица. Видовой состав и численность долгоносикообразных жуков (Curculionoidea) на исследованных площадках Ботанического сада ПГНИУ

Таксоны	Площадки							Всего
	1	2	3	4	5	6	7	
Brentidae Billberg, 1820								
Apioninae								
<i>Omphalapion hookerorum</i> (Kirby, 1808)	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>Ceratapion gibbirostre</i> (Gyllenhal, 1813)	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Protapion fulvipes</i> (Geoffroy, 1785)	4	11	4	8	1	–	–	28
<i>Protapion nigrirarse</i> (Kirby, 1808)*, **	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Protapion varipes</i> (Germar, 1817)	–	–	1	–	–	–	–	1
<i>Apion frumentarium</i> (Linnaeus, 1758)	19	–	–	22	10	3	–	54
<i>Apion cruentatum</i> (Walton, 1844)	–	3	1	4	–	10	–	18
<i>Apion rubiginosum</i> (Grill, 1893)	1	–	–	4	1	39	–	45
<i>Catapion seniculus</i> (Kirby, 1808)	–	1	2	1	–	2	–	6
<i>Betulapion simile</i> (Kirby, 1811)	–	–	5	1	1	–	–	7
<i>Ischnopterapion virens</i> (Herbst, 1797)	–	7	–	1	–	–	–	8
<i>Eutrichapion punctiger</i> (Paykull, 1792)	–	1	–	–	–	–	–	1
Curculionidae Latreille, 1802								
Molytinae								
<i>Hylobius pinastri</i> (Gyllenhal, 1813)	–	–	–	–	–	–	1	1
Lixinae								
<i>Larinus iaceae</i> (Fabricius, 1775)	1	–	–	–	–	–	–	1
Conoderinae								
<i>Aulacobaris lepidii</i> (Germar, 1823)*	–	–	1	2	–	–	–	3
<i>Rhinoncus pericarpus</i> (Linnaeus, 1758)	4	2	2	15	4	93	1	121
<i>Rhinoncus leucostigma</i> (Marsham, 1802)	123	1	4	23	106	6	–	263
<i>Rhinoncus perpendicularis</i> (Reich, 1797)	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Rhinoncus bruchoides</i> (Herbst, 1784)	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Ceutorhynchus griseus</i> (C.N.F. Brisout de Barneville, 1869)*, **	–	–	1	–	–	–	–	1
<i>Ceutorhynchus typhae</i> (Herbst, 1795)	–	–	1	1	–	1	–	3
<i>Ceutorhynchus chalybaeus</i> Germar, 1823*, **	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>Ceutorhynchus erysimi</i> (Fabricius, 1787)	4	–	7	4	4	2	–	21
<i>Glocianus distinctus</i> (C.N.F. Brisout de Barneville, 1870)	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Glocianus punctiger</i> (Sahlberg, 1835)	3	1	–	–	1	1	–	6
<i>Thamiocolus viduatus</i> (Gyllenhal, 1813)	–	–	1	–	–	–	–	1
<i>Mogulones asperifoliarum</i> (Gyllenhal, 1813)	3	–	–	–	–	–	–	3
<i>Nedyus quadrimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	10	–	–	–	2	–	–	12
Curculioninae								
<i>Isochnus foliorum</i> (Müller, 1764)*	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Tychius picirostris</i> (Fabricius, 1787)	–	–	2	–	–	–	–	2
<i>Tychius stephensi</i> Schoenherr, 1835	1	–	–	–	–	–	–	1
Hyperinae								
<i>Hypera rumicis</i> (Linnaeus, 1758)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Hypera fornicata</i> (Penecke, 1928)	–	–	–	1	–	–	–	1
Entiminae								
<i>Otiorhynchus ovatus</i> (Linnaeus, 1758)	27	53	1	6	12	89	–	188
<i>Otiorhynchus tristis</i> (Scopoli, 1763)	–	–	1	–	–	45	–	46
<i>Otiorhynchus smreczynskii</i> (Cmoluch, 1961)*, **	–	–	61	9	–	1	–	71

<i>Phyllobius glaucus</i> (Scopoli, 1763)	–	2	–	–	–	–	–	2
<i>Exomias pellucidus</i> (Boheman, 1834)*, **	4	93	17	22	107	709	–	952
<i>Brachysomus echinatus</i> (Bonsdorff, 1785)	–	1	–	3	4	20	–	28
<i>Sitona hispidulus</i> (Fabricius, 1777)	4	14	3	4	–	2	–	27
<i>Sitona humeralis</i> (Stephens, 1831)*, **	5	1	–	–	–	–	–	6
<i>Sitona sulcifrons</i> (Thunberg, 1798)	4	20	1	13	4	1	–	43
<i>Sitona obsoletus</i> (Gmelin, 1790)	10	46	–	1	1	3	–	61
Всего видов	18	18	19	22	16	18	3	43
Всего экземпляров	228	259	116	147	260	1028	3	2041

Примечания: Номера площадок соответствуют их обозначениям на рис. 1 и описанию в тексте статьи; * – вид впервые отмечен на территории Пермского края, ** – чужеродный или криптогенный вид.

тому преимущественно учтены виды, развивающиеся в почве (подсемейство Entiminae). Но, как показали результаты исследований, довольно обильны в ловушках также типичные хортофильные виды из подсемейств Arioninae и Conoderinae (особенно из трибы Ceutorhynchini). Это, вероятно, связано с тем, что имаго их активно передвигаются по поверхности почвы или используют её как укрытие (в том числе и для зимовки). При этом в сборах явно недоучтена довольно обширная группа дендробионтов. Снижает полноту учёта также ограниченность территории сборов только площадью модельных площадок, что не позволяет обнаружить виды, локально встречающиеся на других участках ботанического сада. Поэтому полноценный анализ фауны делать пока рано. Тем не менее, применение этой методики позволило получить ряд интересных данных.

Во-первых, неожиданно большое число видов (8) было впервые зарегистрировано на территории Пермского края. Это отражает неполноту изученности региональной фауны надсемейства Curculionoidea (особенно её рудерального компонента) и подчеркивает важность при эколого-фаунистических исследованиях долгоносиков проведения полноценных сборов в антропогенно изменённых, в том числе и в урбанизированных ландшафтах и биотопах.

Во-вторых, в экологическом плане основу выборки составляют эврибионты и виды, тесно связанные с комплексом сорной (рудерально-сегетальной) растительности (по 19 видов, в общей сложности 38, или 88%). При этом отмечено всего пять видов, характерных для лесных экосистем региона: *Betulapion*

simile (Kirby, 1811), *Hylobius pinastri* (Gyllenhal, 1813), *Isochnus foliorum* (Müller, 1764), *Phyllobius glaucus* (Scopoli, 1763), *Brachysomus echinatus* (Bonsdorff, 1785). Из них к интересным находкам относится *I. foliorum*, редкий европейский вид, связанный с ивами (впервые приводится для региональной фауны). Он был собран и в БС УдГУ в посадке интродуцента *Salix purpurea* [Дедюхин, 2010, 2012], что свидетельствует о неслучайном характере регистрации вида в БС ПГНИУ. При этом в Среднем Поволжье вид изредка встречается и в природных биотопах [Исаев, 1994, 2007], а недавно впервые обнаружен на Урале (Свердловская обл., природный парк «Бажовские места») [Дедюхин, 2023].

Комплексный анализ ареалов, ландшафтно-биотопического распределения в регионе и трофических связей видов показал, что 6 видов являются чужеродными либо криптогенными для фауны южной тайги Пермского края (14% от общего состава). Причём векторы инвазии их разные.

Европейские виды – *Exomias pellucidus* (Boheman, 1834) и *Otiorhynchus smreczynskii* (Smoluch, 1961), распространяющиеся за пределы первичных ареалов с посадочным материалом, несомненно, были завезены в Пермь в почву с саженцами интродуцированных растений (личинки обоих видов почвенные). Они включены в Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России [Забалуев и др., 2019]. Жуки обоих видов имеют ночную активность, днём укрываются в почве и листовой подстилке. Имаго партеногенетического вида *O. smreczynskii* повреждают листья на нижних ветках сирени, в меньшей степени на других кустар-

никах и молодых деревьях, используемых в озеленении. На большей части территории России вид встречается только в населённых пунктах, особенно в крупных городах (Москва, Санкт-Петербург, Оренбург, Саратов, Ульяновск, Ярославль, Ижевск, Новосибирск и других) [Дедюхин, 2014, 2019б; Коротяев и др., 2018; Забалуев и др., 2019]. В странах Средней Европы и Прибалтики он также обитает исключительно в урбанизированной среде [Dieckmann, 1980; Balalaikins, Vukejs, 2011; Коротяев и др., 2018]. В природных местообитаниях обнаружен только в Северном Причерноморье и на сопредельных территориях степной и юга лесостепной зон (Запорожская, Ростовская и Белгородская области, Донбасс) [Коротяев и др., 2018; Arzanov et al., 2021]. Таким образом, он проник с посадочным материалом как в Центральную Европу, так и на большую часть России. Причём во многие российские города, скорее всего, этот вид попал уже из европейских питомников. Жуки обоюполого вида *E. pellucidus*, в отличие от *O. smreczynskii*, в основном питаются на травах. Могут вредить плантациям земляники [Dieckmann, 1980; Забалуев и др., 2019]. В европейской части России, как правило, вид встречается в городских лесах и лесопарках, садах, скверах [Забалуев и др., 2019]. По данным первого автора, в черте города Ижевска в лесных участках и на их опушках жуки выкашиваются после захода солнца с травянистого яруса.

Помимо видов, считающихся чужеродными в Европейской России в целом или на большей её части, адвентивный статус в Перми можно предполагать и для некоторых других видов, вселенцев из степной и лесостепной зон. Ближайшее известное местонахождение *Sitona humeralis* (Stephens, 1831), преимущественно степного вида, связанного с люцернами (*Medicago* spp.) и в меньшей степени с клеверами (*Trifolium* spp.) [Арнольди и др., 1974], известно на территории Татарстана в 400 км юго-западнее Перми (остепнённые склоны долины р. Вятки на границе между лесостепной и лесной зонами) [Дедюхин, 2012]. Вектор инвазии вида в Пермь установить точно пока нельзя, но с большой вероятностью его локальная популяция является

здесь результатом случайного завоза с дёрном при интродукции дикорастущих растений из более южных регионов. Интересно, что в БС ПГНИУ не отмечен повсеместно встречающийся на люцерне в Вятско-Камском регионе как в природных, так и в сеgetальных местообитаниях близкий вид – *Sitona inops* (Schoenherr, 1832) [Дедюхин, 2012]. Тогда как *S. humeralis* в европейской части России обычен только на юге и юго-западе, а также на Кавказе, в Казахстане и Средней Азии [Арнольди и др., 1974].

К неожиданным находкам относится и обнаружение в БС ПГНИУ западнопалеарктического вида *Protapion nigritarse* (Kirby, 1808), который впервые достоверно приводится для фауны Вятско-Камского региона в целом (более ранние сведения либо ошибочны, либо недостоверны [Дедюхин, 2012]). Он распространён в Северной Африке, Центральной и Южной Европе, Передней Азии и на Кавказе. Неоднократно был указан для европейской части России [Арнольди и др., 1965; Alonso-Zarazaga et al., 2024], но его восточная граница здесь точно не установлена. В частности, он не известен в Среднем Поволжье [Исаев, 2007]. В БС ПГНИУ один экземпляр вида обнаружен в оранжерее, куда, скорее всего, случайно попал с рудеральной растительности, так как развивается на клеверах. Таким образом, его статус в Прикамье можно оценить, как криптогенный и, с большой долей вероятности, считать, что это чужеродный для местной фауны вид.

Помимо них, предположительно выходцами из более южных природных зон являются *Ceutorhynchus chalybaeus* (Germar, 1824) и *C. griseus* (C.N.F. Brisout de Barneville, 1869), олигофаги крестоцветных, в Вятско-Камском регионе встречающиеся преимущественно в антропогенных местообитаниях, хотя иногда регистрируемые и в хорошо прогреваемых естественных биотопах с разреженной растительностью (псаммофитные луга) [Юферев, 2001; Дедюхин, 2012; Дедюхин, Ступников, 2024]. Южнее, помимо рудеральных и сеgetальных биотопов, они обитают в нарушенных степях, являясь компонентами сообществ начальных стадий сукцессий степных биоценозов. Вероятно, это давние вселенцы в

фауну Пермского края, распространившиеся с сегетальной растительностью при первичном сельскохозяйственном освоении Среднего Прикамья. Но не исключено, что эти виды, вслед за кормовыми растениями, проникли в регион до антропогенного преобразования ландшафтов по склонам долины р. Камы (меридионального направления). То есть изначально попали в антропоценозы из естественно-нарушенных местных биоценозов.

Показательны данные о регистрируемой численности долгоносиков и их распределении по модельным площадкам. Обращает на себя внимание большое обилие долгоносиков в сборах. Наиболее многочисленны в порядке убывания: *E. pellucidus* (952 экземпляра), *Rhinoncus leucostigma* (Marshall, 1802) (263), *Otiorhynchus ovatus* (Linnaeus, 1758) (188), *Rhinoncus pericarpus* (Linnaeus, 1758) (120), *Otiorhynchus smreczynskii* (71), *Sitona obsoletus* (Gmelin, 1790) (61), *Apion frumentarium* (Linnaeus, 1758) (54). Таким образом, два чужеродных вида входят в число доминантов, причём *E. pellucidus* – единственный супердоминант (47% от числа экземпляров в общей выборке). Этот вид отмечен во всех модельных площадках (кроме оранжерей), но явно отдаёт предпочтение наиболее залесённой и затенённой территории (посадки елей вдоль ограды ботанического сада), где встречается в массе (собрано 709 экз.). Подчеркнём, что если на этой территории не образуют полностью сомкнутого покрова, и местами развиты пятна травянистой растительности рудерального типа из родов *Taraxacum* Wigg., *Alchemilla* L., *Rumex* L. и др. *O. smreczynskii* – единственный многочисленный вид долгоносиков в посадках сиреней. Причём на других площадках этот вид либо малочислен, либо отсутствует, что лишнее раз подчеркивает преимущественные связи его с этим растением. Интересно, что кроме него, в сборах не отмечено ни одного долгоносика, трофически тесно связанного с интродуцированными видами растений. Подавляющее большинство видов живут на обычных сорных растениях или являются полифагами. Так, 11 из них развиваются на клеверах (*Trifolium* Tourn.), восемь видов связаны с гречишными, в первую очередь, со щавелями (*Rumex*), пять видов – с

рудеральными крестоцветными (*Sisymbrium loeselii* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Rorippa palustris* (L.) Besser).

Из других доминантов, *Rh. leucostigma* резко преобладает на участках с рудеральной растительностью и в дендрарии. В природе вид живёт в основном на крупностебельных щавелях (из которых в БС ПГНИУ обильно *Rumex confertus* Willd.), но на возделываемых участках может повреждать и культивируемый ревеня (*Rheum* spp.) [Дедюхин, 2012, 2019в]. Напротив, *Rh. pericarpus* многочислен только в хвойной аллее, где в местах с разреженной растительностью в большом количестве произрастает *Rumex acetosella* L., с которым преимущественно связан этот вид в природе.

Здесь отмечен ряд монофагов и узких олигофагов других сорных растений: *Omphalopion hookerorum* (Kirby, 1808) (на *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip.), *Ceratopion gibbirostre* (Gyllenhal, 1813) (на *Carduus crispus* L.) *Nedyus quadrimaculatus* (Linnaeus, 1758) (на *Urtica dioica* L.), *Eutrichapion punctiger* (Paykull, 1792) (на *Vicia sepium* L.), *Glocianus punctiger* (Sahlberg, 1835) (на *Taraxacum officinale* Wigg.), *Thamiocolus viduatus* (Gyllenhal, 1813) (на *Stachis palustris* L.). Преобладание в комплексах видов, связанных с сорняками, при малом числе видов, обитающих на интродуцентах, было отмечено и в БС УдГУ [Дедюхин, 2010, 2019в].

В целом, применённый метод почвенных ловушек неожиданно показал довольно высокую эффективность в отношении учёта видового состава долгоносиков. Кроме того, именно этим методом можно стандартизовано оценить и сезонную активность видов, особенно тесно связанных с почвой. Наглядно в этом плане, соотношение в сборах двух многочисленных в БС ПГНИУ чужеродных видов долгоносиков (рис. 2).

Если *E. pellucidus* массовым является с начала июня по начало июля, а затем его численность резко падает, а осенью и весной жуки практически отсутствуют (единичные экземпляры отмечены в конце мая и в октябре), то пик регистрируемой численности *O. smreczynskii* приходится на август, когда появляется новое поколение имаго. Причём жуки данного вида в ловушки регулярно по-

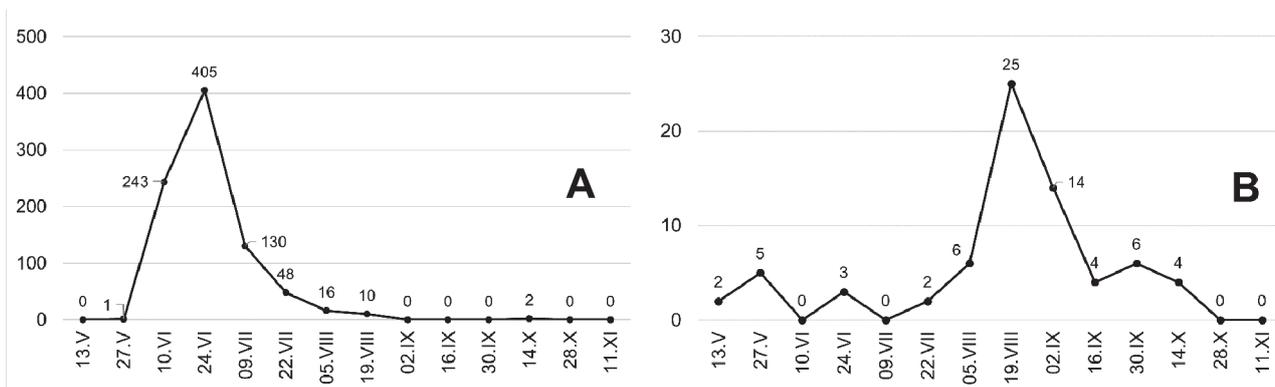


Рис. 2. Сезонные изменения числа экземпляров *E. pellucidus* (А) и *O. smreczynskii* (В) в сборах ловушками Барбера в 2022 г.

падают до середины октября. В небольшом количестве вид регистрируется и в мае. В середине лета имаго очень редки. Это однозначно свидетельствует, что у *E. pellucidus* зимуют развивающиеся стадии (скорее всего, куколки либо личинки последних возрастов). Напротив, *O. smreczynskii* проходит развитие весной и в начале лета, а часть жуков может зимовать. Эти данные полностью соответствуют описаниям жизненных циклов этих видов в литературе [Забалуев и др., 2019].

Для полноценного установления состава населения долгоносиков БС ПГНИУ в целом и его чужеродного компонента, в частности, в дальнейшем необходимо проведение сборов классическими методами учёта жуков-фитофагов непосредственно с растений, произрастающих в ботаническом саду.

Заключение

Таким образом, на территории БС ПГНИУ методом линий почвенных ловушек Барбера зарегистрировано 43 вида из двух семейств долгоносикообразных жуков (Brentidae и Curculionidae). Восемь видов впервые обнаружены в фауне Пермского края, из них шесть – чужеродные или криптогенные для фауны Среднего Прикамья долгоносики. Два чужеродных вида (*Exomias pellucidus* и *Otiorhynchus smreczynskii*) наиболее многочисленны в сборах (в общей сложности составляют около 50% выборки). Эти виды имеют различия в биотопических и трофических связях, а также в сезонной активности имаго (пик численности имаго *E. pellucidus* наблюдается во второй и третьей декадах июня, *O. smreczynskii* – в середине августа).

В целом, среди долгоносиков ботанического сада резко преобладают эврибионты и представители пионерного (рудерально-сегетального) комплекса. Для полного установления состава населения долгоносиков БС ПГНИУ необходимо проведение сборов с кормовых растений, произрастающих в ботаническом саду, что, возможно, позволит выявить и другие чужеродные виды, а также сопоставить эффективность применяемых методик.

Благодарности

Авторы глубоко признательны С.Л. Есюнину (ПГНИУ, Пермь) за помощь в планировании и проведении исследований, директору Ботанического сада ПГНИУ С.А. Шумихину за всестороннюю поддержку работы, М.А. Чертовой (БС ПГНИУ, Пермь) за помощь в описании исследованных площадок.

Финансирование работы

Подготовка статьи С.В. Дедюхиным выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ «Биоразнообразии природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны» (FEWS-2024-0011).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Арнольди Л.В., Заславский В.А., Тер-Минасян М.Е. Сем. Curculionidae – Долгоносики // Определитель насекомых европейской части СССР: В 5 т. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые / Ред. Г.Я. Бей-Биенко. М.; Л.: Наука, 1965. С. 485–621.
- Арнольди Л.В., Тер-Минасян М.Е., Солодовникова В.С. Сем. Curculionidae – Долгоносики // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 2. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1974. С. 218–293.
- Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 4. С. 42–55.
- Дедюхин С.В. Особенности фауны жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) северной части островной Кунгурской лесостепи // Бюллетень МОИП. 2011. Вып. 2. С. 20–28
- Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. 340 с.
- Дедюхин С.В. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 1. С. 73–84.
- Дедюхин С.В. Формирование группировок жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) на адвентивных и культивируемых растениях в условиях Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2019а. Т. 29. № 1. С. 49–62.
- Дедюхин С.В. О южных видах жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionoidea) в фауне г. Ижевска // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2019б. Т. 29. № 4. С. 463–470.
- Дедюхин С.В. Консортивные связи жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) с интродуцированными и культурными растениями в Учебном ботаническом саду Удмуртского университета (г. Ижевск) // Промышленная ботаника. 2019в. Вып. 19. № 3. С. 22–26.
- Дедюхин С.В. Интересные находки долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) на Среднем Урале и в Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. 2023. Т. 22. № 6. С. 304–308. DOI: 10.15298/euroasentj.22.06.05
- Дедюхин С.В., Ступников К.С. Дополнения к фауне долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) Вятско-Камского региона // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2022. Т. 32. № 4. С. 417–426.
- Дедюхин С.В., Ступников К.С. Дополнения к фауне долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) Вятско-Камского региона. Сообщение 2 // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2024. Т. 34. № 1. С. 33–40. DOI: 10.35634/2412-9518-2024-34-1-33-40
- Есюнин С.Л., Плакхина Е.В. Структура населения пауков (Arachnida, Araneae) некультивируемой растительности Ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета // Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2022. Вып. 4. С. 267–279. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2022-4-267-279>.
- Забалуев И.А. Определитель жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionidae) России. 2024 (Электронный ресурс) // (http://coleop123.narod.ru/key/opredslon/opred_slon.html). Проверено 20.03.2024.
- Забалуев И.А., Беньковский А.О., Карпун Н.Н. Curculionidae Долгоносики // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. Ливны: ИП Мухаметов Г.В., 2019. С. 219–274, 519–520.
- Исаев А.Ю. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera, Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Ульяновской области. Ульяновск: Филиал МГУ. 1994. 77 с.
- Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 3. Polyphaga – Phytophaga. Ульяновск: Вектор-С, 2007. 256 с.
- Козьминых В.О. Жуки-долгоносики рода *Coniocleonus* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae) фауны Урала // Фауна Урала и Сибири. 2019. Вып. 1. С. 15–22.
- Коротяев Б.А. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение: Дис. в виде научного доклада ... доктора биол. наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 2012. 47 с.
- Коротяев Б.А., Катаев Б.М., Ковалёв А.В. О находке в Санкт-Петербурге на сирени (*Syringa* L.) ещё трёх видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97, вып. 1. С. 93–101.
- Плакхина Е.В. Общая характеристика сообщества герпетобийных пауков некультивируемых участков ООПТ Ботанический сад ПГНИУ // Экологическая безопасность в условиях антропогенной трансформации природной среды: Мат. всерос. школы-семинара, посвящённой памяти Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка. Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2022. С. 126–130.
- Плакхина Е.В. Виды рода *Pardosa* (C. L. Koch, 1847) в ботаническом саду ПГНИУ // Симбиоз – Россия 2022. Мат. межд. конф. учёных-биологов. Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2023. С. 737–743.
- Поспелова А.Д., Плакхина Е.В. К фауне муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) ООПТ «Ботанический сад ПГНИУ» // Экологическая безопасность в условиях антропогенной трансформации природной среды. Мат. всерос. науч. конф. молодых учёных, посвящённой памяти Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка / Ред.

- С.А. Бузмакова. Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2023. С. 177–180.
- Экологическая концепция Учебного ботанического сада в рамках научно-инновационного комплекса ПГНИУ // Пермский государственный национальный исследовательский университет: подразделения. 2024 (Электронный ресурс) // (<http://www.psu.ru/podrazdeleniya/podrazdeleniya-obespecheniya/botanichestkij-sad/ekologicheskaya-kontseptsiya-uchebnogo-botanicheskogo-sada-v-ramkakh-nauchno-innovatsionnogo-kompleksa-pgniu>). Проверено 20.03.2024.
- Юферев Г.И. Отряд Coleoptera – Жесткокрылые // Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). Дополнение. Т. 5. Киров: Изд-во ВГПУ, 2001. С. 120–180.
- Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C.H.C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A.J., Yunakov N.N. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Part 1: Introduction and Catalogue. Work Version 3.2. 2024. (Электронный ресурс) // (<http://weevil.info/content/palaeartic-catalogue>). Accessed 20.03.2024.
- Arzanov Yu.G., Martynov V.V., Nikulina T.V. A contribution to the fauna of weevil beetles (Coleoptera: Curculionoidea) of the Central Donbass // Caucasian Entomological Bulletin. 2021. Vol. 17. No. 1. P. 5–44. <http://dx.doi.org/10.23885/181433262021171-544>.
- Balalaikins M., Bukejs A. *Otiorhynchus smreczynskii* (Coleoptera: Curculionidae) – A new to Estonia and Lithuania weevil species with notes on its occurrence and bionomy in the Eastern Baltic region // Acta Zoologica Lituanica, 2011. Vol. 21. No 4. P. 263–267. (<http://dx.doi.org/10.2478/v10043-011-0032-0>). Accessed: 20.03.2024.
- Dieckmann L. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Brachycerinae, Otiorhynchinae, Brachyderinae) // Beiträge zur Entomologie. 1980. Vol. 30. No 1. P. 145–310
- Konstantinov A.S., Korotyaev B.A., Volkovitsh M.G. Insect biodiversity in the Palearctic Region // Insect Biodiversity: Science and Society. 1st edition / Footitt R., Adler P. (eds). Oxford: Blackwell Publ., 2009. P. 107–162
- Plakkhina, E.V., Esyunin S.L. New data on introduced spider species (Arachnida: Aranei) from the Urals // Arthropoda Selecta. 2022. Vol. 31. No. 3. P. 363–371. <https://doi.org/10.15298/arthsel.31.3.13>.

ALIEN SPECIES IN THE COMPLEX OF WEEVIL BEETLES (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) IN BOTANICAL GARDEN OF PERM STATE UNIVERSITY (RUSSIA)

© 2024 Dedyukhin S.V.^{a,*}, Plakkhina E.V.^{b,**}

^a Federal State Educational Institution of Higher Education «Udmurt State University», Izhevsk, 426034, Russia

^b Federal State Educational Institution of Higher Education «Perm State National Research University», Perm, 614068, Russia

e-mail: *ded@udsu.ru; **plakkhinaevg@gmail.com

The collections of weevils carried out using the method of Barber soil trap lines in the Botanical Garden of the Perm State National Research University (Perm) during two full growing seasons (from April to November 2021 and 2022) were analyzed. In total, more than 2000 specimens, belonging to 43 species from two families (Curculionidae and Brentidae) were collected. Eight species were first discovered in the fauna of the Perm Region, six of them are alien or cryptogenic weevils. Two alien species (*Exomias pellucidus* and *Otiorhynchus smreczynskii*) are numerous in the collections (they make up about 50% of the sample in total). It has been shown that they have sharp differences in biotopic and trophic preferences, as well as in the timing of seasonal imago activity. Among the weevils of the botanical garden, eurybionts and representatives of the pioneer (ruderal-segetal) complex make up a total of 88%, while forest species are rare.

Keywords: weevil beetles, Curculionoidea, botanical garden, Perm Region, complexes, alien species, new records.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАИБОЛЕЕ АГРЕССИВНЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЮГЕ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ, НА ПРИМЕРЕ *PAULOWNIA TOMENTOSA* (THUNB.) STEUD И *CATALPA OVATA* G. DON

© 2024 Егошин А.В.

Сочинский национальный парк, Краснодарский край, г. Сочи, 354002, Российская Федерация
e-mail: avegoshin@gmail.com

Поступила в редакцию 03.05.2024. После доработки 30.07.2024. Принята к публикации 23.08.2024

Проведено моделирование пространственного распределения чужеродных древесных видов *Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud, *Catalpa ovata* D. Don, активно распространяющихся в естественно-нарушенных лесных экосистемах юга Черноморского побережья Краснодарского края. Установлено, что оба вида приурочены к местам произрастания, обладающим схожими биоклиматическими и физико-географическими условиями. Территории наиболее комфортные для произрастания изучаемых видов располагаются преимущественно на высотных отметках до 550 м над уровнем моря, со среднегодовой температурой, превышающей 12 °С, и годовой суммой осадков в диапазоне 1400–1800 мм. Компонентный анализ 29 биоклиматических и эколого-географических переменных в местах произрастания экземпляров анализируемых видов свидетельствует о высоком влиянии климатических переменных на пространственное распределение экземпляров *Paulownia tomentosa* и переменных, характеризующих ландшафтные особенности местности – на пространственное распределение *Catalpa ovata*. При этом *Paulownia tomentosa* в условиях юга Черноморского побережья Краснодарского края способна занимать местообитания более разнообразные по температурному режиму чем *Catalpa ovata*. Установлено, что аборигенные древесные растения *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn, *Carpinus betulus* L., *Fagus orientalis* Lipsky, *Fraxinus excelsior* L., конкурирующие с *Paulownia tomentosa* и *Catalpa ovata*, обладают большей экологической пластичностью. Высказано предположение, что нарушения растительного покрова являются необходимым условием для проникновения *Paulownia tomentosa* и *Catalpa ovata* в лесные экосистемы юга Черноморского побережья Краснодарского края.

Ключевые слова: фитоинвазии, Сочинский национальный парк, моделирование пространственного распределения видов, species distribution modeling, *Paulownia tomentosa* (Thunb.), *Catalpa ovata* D. Don
DOI:10.35885/1996-1499-17-3-086-101

Введение

Юг Черноморского побережья Краснодарского края характеризуется высоким уровнем геоморфологического и климатического разнообразия, что способствовало формированию здесь богатого уникального видового и экосистемного разнообразия [Туниев, 2023; Тимухин, 2023]. Ранее высказывалось предположение, что относительно полночленные экосистемы юга Российского Причерноморья с высоким уровнем биоразнообразия отличаются устойчивостью к внедрению чужеродных видов [Акатов и др., 2012; Егошин, 2021a], но последующее стремительное развитие региона, начавшееся с подготовки к

Зимним Олимпийским играм в Сочи в 2014 г., и не прекращающееся по сей день, способствовало появлению не только новых чужеродных видов, но и формированию неспецифичных для региона трансформированных экосистем с доминированием чужеродных видов. Особую роль в этих процессах играют чужеродные виды древесных растений *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Albizia julibrissin* Durazz., *Amorpha fruticosa* L., *Buddleja davidii* Franch, *Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud, *Catalpa ovata* D. Don., *Robinia pseudoacacia* L. и др. При этом, под их пологом, как правило, появляются другие чужеродные виды растений (*Abutilon theophrasti* Medik., *Ambrosia*

artemisiifolia L., *Arthraxon hispidus* (Thunb.) Makino, *Bidens frondosa* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronqist, *Duchesnea indica* (Andrews) Focke, *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus., *Microstegium japonicum* (Miq.) Koidz., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *Paspalum dilatatum* Poir., *Phytolacca americana* L. и др.).

Несмотря на высокое разнообразие чужеродного компонента флоры региона [Tuniyev, Timukhin, 2017], подавляющее число чужеродных древесных видов растений способно внедряться в экосистемы лишь в случае антропогенного воздействия. Так, такие широко распространённые в регионе исследований виды, как *Ailanthus altissima* и *Robinia pseudoacacia* преимущественно отмечены в экосистемах, испытывающих в той или иной степени антропогенное воздействие. Способностью проникать в естественно-нарушенные лесные экосистемы региона (водотоки, вывалы деревьев) обладает незначительное число древесно-кустарниковых видов, из них наиболее агрессивными являются *Paulownia tomentosa*, *Catalpa ovata*, *Buddleja davidii*. При этом первые два вида зачастую успешно конкурируют в регионе исследований не только с аборигенными видами, но и между собой. Поэтому вышеупомянутые виды являются удобными объектами для изучения инвазионных процессов на юге Черноморского побережья Краснодарского края.

В настоящее время активно развивающиеся методы моделирования пространственного распределения (SDM – Species Distribution Modelling) являются эффективным инструментом, который позволяет выявлять экосистемы, наиболее уязвимые к внедрению чужеродных видов, главным образом, с использованием абиотических [Peterson, Soberón, 2011; Pabst et al., 2022] переменных, в том числе и характеризующих антропогенную нагрузку на экосистемы (удалённость экземпляров изучаемых видов от объектов инфраструктуры) [Егошин, 2023]. Кроме того, в настоящее время при моделировании пространственного распределения видов предпринимаются попытки использования и некоторых биотических переменных [Peterson, Soberón, 2012; Пшегусов, Чадаева, 2022, 2023], но пока эти переменные не от-

ражают всего спектра сложных биотических взаимодействий в экосистемах.

В настоящей статье предпринята попытка оценить уязвимость территории юга Российского Причерноморья к внедрению активно распространяющихся в естественно-нарушенных лесных экосистемах чужеродных древесных видов *Paulownia tomentosa*, и *Catalpa ovata*, выявить переменные, лимитирующие распространение этих видов, а также установить причины успешности изучаемых чужеродных видов в сравнении с аборигенными древесными видами региона исследований.

Родиной *P. tomentosa* являются восточные и центральные районы Китая. Ареал простирается к югу от изотермы 0 °С, с количеством выпадающих осадков 500–2500 мм. Павлония способна выдерживать максимальные температуры, достигающие 40 °С, но предпочитает территории с умеренным и субтропическим климатом, с оптимальной среднегодовой температурой 24–29 °С и среднегодовым количеством осадков 1000 мм [Booth, Jovanovic, 2000]. При этом указывается, что взрослые экземпляры способны выдерживать понижения температуры до –18 °С [Zhu, 1980].

Вид отличается исключительно высокой скоростью роста и высокой семенной продуктивностью. Растения начинают образовывать семена уже на 4–5-й год. На взрослом дереве может формироваться до 20 млн семян. При этом семена могут с лёгкостью переноситься в горных условиях на расстояние более 3 км. В почве они сохраняют всхожесть около 3 лет [Owfi, 2017]. В Китае *P. tomentosa* является сопутствующим компонентом листопадных мезофитных лесов, чаще предпочитает занимать долины рек, лощины, открытые и нарушенные местообитания, при этом совместно произрастая с такими древесными породами, как *Acer spp.*, *Fraxinus spp.*, *Castanea spp.*, *Tilia spp.*, а также соснами [Hu, 1959]. На юге Российского Причерноморья, натурализовавшаяся павлония, также предпочитает хорошо освещённые и нарушенные местообитания, совместно произрастая, преимущественно, с *Carpinus betulus* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Fagus orientalis* Lipsky, *Fraxinus*

excelsior L. *Castanea sativa* Mill. В антропогенно-нарушенных экосистемах, в отличие от естественно-нарушенных систем, в качестве содоминантов зачастую выступают и другие чужеродные виды древесно-кустарниковых растений азиатского происхождения, такие как *Ailanthus altissima*, *Buddleja davidii*, а также некоторые североамериканские виды (*Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa*) [Егошин, 2021б, 2023].

В бассейне р. Шахе, второй по величине реки региона исследований, в качестве доминирующего вида в естественно-нарушенных экосистемах также присутствует и *Catalpa ovata*, успешно конкурируя с *Paulownia tomentosa*.

Родиной *C. ovata* также является центральный Китай, наибольшего обилия вид достигает в бассейне р. Янцзы [Park et al, 2010]. Первичный ареал во многом совпадает с ареалом павловнии, при этом взрослые экземпляры *C. ovata* способны выдерживать понижения температуры до -23.3 °С. Вид предпочитает хорошо освещённые местообитания с увлажнёнными и хорошо-дренированными почвами [Han et al., 2020].

Материал и методика

Регионом исследований является юг Черноморского побережья, включая территорию Сочинского национального парка и частично

Кавказского государственного природного биосферного заповедника (географические координаты региона исследований: 44.023572 с. ш., 39.149018 в. д.; 44.127237 с. ш., 39.431539 в. д.; 43.581294 с. ш., 40.659984 в. д.; 43.384885 с. ш., 39.994329 в. д.). В ходе проведения полевых исследований фиксировали географические координаты мест произрастания экземпляров чужеродных видов. Собранные данные были пространственно «прорежены» с использованием инструмента SDMtoolbox в ArcGIS. Дистанция прореживания между точками наблюдений чужеродных видов составила 1 км. В результате прореживания количество точек наблюдений составило: *Paulownia tomentosa* – 54, *Catalpa ovata* – 59, *Carpinus betulus* – 239, *Alnus glutinosa* – 193, *Fagus orientalis* – 174, *Fraxinus excelsior* – 190.

В качестве предикторных переменных использовали следующие наборы биоклиматических и эколого-географических переменных:

– Климатические переменные Worldclim (минимальная, максимальная и средняя температура каждого месяца (°С), сумма осадков для каждого месяца (мм), солнечная радиация (srad, КДж/м²/день), усреднённая скорость ветра на высоте 2 м над ур. моря (wind, м/с), среднемесячная влажность воздуха (давление водяного пара, кПа);

– Биоклиматические переменные Worldclim (табл. 1);

Таблица 1. Биоклиматические переменные BIOCLIM

Код	Биоклиматический параметр
BIO1	Средняя годовая температура, °С
BIO2	Средняя суточная амплитуда температуры, °С
BIO3	Изотермичность (BIO1/BIO7)
BIO4	Температурная сезонность, %
BIO5	Максимальная температура самого тёплого месяца года, °С
BIO6	Минимальная температура самого холодного месяца года, °С
BIO7	Годовая амплитуда температур (BIO5–BIO6), °С
BIO8	Средняя температура самой влажной четверти года, °С
BIO9	Средняя температура самой сухой четверти года, °С
BIO10	Средняя температура самой тёплой четверти года, °С
BIO11	Средняя температура самой холодной четверти года, °С
BIO12	Годовая сумма осадков, мм
BIO13	Сумма осадков в самом влажном месяце года, мм
BIO14	Сумма осадков в самом сухом месяце года, мм
BIO15	Коэффициент вариации осадков
BIO16	Сумма осадков во влажной четверти года, мм
BIO17	Сумма осадков в сухой четверти года, мм
BIO18	Сумма осадков в самой тёплой четверти года, мм
BIO19	Сумма осадков в самой холодной четверти года, мм

Таблица 2. Экологические переменные ENVIREM

Переменная	Описание	Единицы измерения
annualPET	Годовая потенциальная эвапотранспирация	мм / год
aridityIndexThornthwaite	Индекс засушливости Торнтвейта	–
climaticMoistureIndex	Метрика относительной влажности и засушливости	–
continentality	Средняя температура самого тёплого месяца – средняя температура самого холодного месяца	°C
embergerQ	Плювиотермический коэффициент Эмбергера	–
growingDegDays0	Сумма среднемесячной температуры за месяцы со средней температурой выше 0 °C, умноженная на количество дней	–
growingDegDays5	Сумма среднемесячной температуры за месяцы со средней температурой более 5 °C, умноженная на количество дней	–
maxTempColdestMonth	Максимальная температура самого холодного месяца года	°C × 10
minTempWarmestMonth	Минимальная температура самого тёплого месяца года	°C × 10
monthCountByTemp10	Количество месяцев со средней температурой выше 10 °C	месяцы
PETColdestQuarter	Среднемесячная эвапотранспирация самой холодной четверти года	мм / месяц
PETDriestQuarter	Среднемесячная эвапотранспирация самой засушливой четверти года	мм / месяц
PETseasonality	Ежемесячная изменчивость потенциальной эвапотранспирации	мм / месяц
PETWarmestQuarter	Среднемесячная эвапотранспирация самой тёплой четверти года	мм / месяц
PETWettestQuarter	Среднемесячная эвапотранспирация самой влажной четверти года	мм / месяц
thermInd	Компенсированный индекс термичности	°C
tri	Индекс расчленённости рельефа	–
topoWet	SAGA-GIS топографический индекс влажности	–

Таблица 3. Физико-географические переменные EarthEnv

Переменная	Описание
elevation	Высота над уровнем моря
roughness	Расчленённость рельефа
tri	Индекс выровненности рельефа
tpi	Различия в высоте над уровнем моря ячейки с высотой над уровнем 8 соседних ячеек растрового изображения
vrm	Пересечённость рельефа с учётом трёхмерной ориентации ячеек растра в отношении друг к другу
aspectcos	Экспозиция (косинус угла)
aspectsin	Экспозиция (синус угла)
slope	Уклон
eastness	«Восточность» склона
northness	«Северность» склона
pcurv	Кривизна профиля
tcurv	Тангенциальная кривизна профиля
dx	Производная первого порядка изменения значений абсолютной высоты с востока на запад
dy	Производная первого порядка изменения значений абсолютной высоты с севера на юг
dxx	Производная второго порядка изменения значений абсолютной высоты с востока на запад
dyy	Производная второго порядка изменения значений абсолютной высоты с севера на юг
landform	Геоморфологическая форма рельефа (равнина, вершина, хребет, плечо, отрог, склон, ущелье, подножие склона, долина, котловина)

– Экологические переменные ENVIREM [Title, Bemmels, 2018] (табл. 2);

– Переменные EarthEnv, полученные с использованием данных дистанционного зондирования [Amatulli et al., 2018] (табл. 3), в том числе содержащие результаты классификации типов почвенно-растительного покрова [Tuanmu, Jetz, 2014] (табл. 4).

В качестве основных источников нарушений экосистем изучаемого региона выступают реки, дороги, ЛЭП и населённые пункты. Поэтому с помощью инструмента Евклидово расстояние (Euclidean distance) в среде ArcGIS были получены растровые изображения, характеризующие удалённость точек пространства от этих объектов.

Все растровые изображения приведены к единому разрешению. Интервал между узлами сетки – 30" (1 км по дуге меридиана в линейной мере).

Первоначальное количество переменных при анализе составило 99. Расчёт коэффициента линейной корреляции (корреляции Пирсона) между переменными проводили в R с использованием пакетов «raster» и «rgdal». Переменные с коэффициентами корреляции между значениями, превышающими 0.75 считали скоррелированными [Udovičić et al., 2007] и исключали при дальнейшем анализе.

Кроме того, для снижения степени коррелированности переменных провели тест Variance Inflation Factor (VIF) с использованием библиотеки usdm в R (порог $VIF \leq 10$). После исключения количество нескоррелированных переменных составило 29 (табл. 5).

Моделирование пространственного распределения экземпляров изучаемых чужеродных видов проводили в среде MaxEnt (Version 3.4.4) методом максимальной энтропии. Расчёты по каждому из видов производили в 10 повторностях, выполняя 500 итераций по каждому пикселю растровых изображений. Для каждого изучаемого вида 30% точек находок использовали в качестве тестовой выборки, 70% – в качестве обучающей.

Выбор оптимальных настроек MaxEnt был произведён на основе проверки многочисленных моделей в пакете R «ENMeval» [Muscarella et al., 2018] в R-Studio 2022.07.2 Build 576.

Наилучшее сочетание числовых признаков, количества фоновых точек и параметра множественной регуляризации определяли с помощью информационного критерия Акаике, его скорректированной формы (AICc) и разницы между ним и его минимальным значением ($\Delta AICc$). В общей сложности для каждого вида было построено девять моделей кандидатов (табл. 6, 7).

При моделировании и в среде MaxEnt были выбраны настройки, соответствующие минимальному значению AICc и $\Delta AICc = 0$ (fc.L_rm.3).

Для бинарного отображения результатов моделирования (присутствие или отсутствие) использовали 10 percentile training omission threshold.

Сравнение климатических и эколого-географических переменных мест произрастания изучаемых видов проводили с помощью

Таблица 4. Классификация типов почвенно-растительного покрова EarthEnv

Класс / Class	Описание
1	Хвойные леса
2	Вечнозелёные широколиственные леса
3	Листопадные широколиственные леса
4	Смешанные леса
5	Кустарники
6	Луговая растительность
7	Сельскохозяйственные культуры
8	Регулярно затапливаемая растительность
9	Застроенные территории
10	Ледники
11	Пустоши
12	Открытая вода

Таблица 5. Парные коэффициенты корреляции Пирсона и результаты теста VIF для переменных, использованных при анализе

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	VIF	
1	1.000	-0.318	0.343	0.581	-0.349	-0.057	0.136	-0.053	0.034	0.009	-0.135	-0.033	-0.133	-0.379	1.000	
2		1.000	0.075	-0.325	0.178	0.094	-0.552	0.007	-0.001	-0.024	0.035	0.031	0.078	0.335	5.452	
3			1.000	-0.232	-0.434	-0.040	0.275	-0.424	0.049	0.005	-0.114	-0.264	-0.281	-0.065	4.814	
4				1.000	-0.162	0.083	-0.020	0.444	-0.006	-0.021	-0.015	0.022	0.004	-0.204	2.691	
5					1.000	-0.155	-0.441	-0.216	-0.089	-0.011	0.083	0.436	0.429	-0.043	5.277	
6						1.000	-0.338	0.344	0.088	0.034	-0.006	-0.060	-0.061	0.177	2.428	
7							1.000	-0.277	-0.022	-0.014	-0.101	-0.261	-0.311	-0.114	4.379	
8								1.000	0.000	-0.046	0.142	-0.039	0.055	0.197	4.176	
9									1.000	0.060	-0.037	-0.031	-0.044	0.028	2.385	
10										1.000	0.031	0.042	0.079	-0.114	2.432	
11											1.000	-0.016	0.200	-0.015	1.440	
12												1.000	0.350	-0.178	4.046	
13													1.000	-0.063	2.713	
14														1.000	3.667	
	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	VIF
1	-0.060	0.013	0.057	0.623	0.666	-0.128	-0.031	-0.001	-0.007	0.023	0.007	-0.041	-0.035	-0.252	-0.168	1.000
2	0.475	-0.071	0.019	-0.140	0.208	0.357	-0.010	-0.001	-0.009	0.022	0.015	0.021	-0.023	0.289	-0.003	5.452
3	0.238	0.043	0.031	-0.193	0.535	0.680	-0.019	0.011	-0.001	0.034	0.008	-0.052	-0.010	-0.023	-0.091	4.814
4	-0.237	-0.044	0.006	0.651	0.281	-0.521	-0.006	-0.005	-0.001	-0.009	-0.022	0.001	-0.014	-0.202	-0.061	2.691
5	0.040	-0.028	0.006	0.095	-0.583	-0.271	0.000	-0.022	-0.006	-0.037	-0.008	0.048	-0.012	0.096	0.054	5.277
6	-0.129	-0.083	-0.011	0.232	0.060	0.024	-0.004	0.021	0.022	0.043	0.013	0.015	-0.012	-0.008	0.084	2.428
7	-0.155	0.111	-0.015	-0.483	0.031	0.152	0.029	-0.003	-0.017	-0.027	-0.011	-0.044	0.061	-0.083	-0.020	4.379
8	-0.279	0.004	-0.017	0.369	-0.041	-0.388	0.013	-0.001	0.002	-0.013	-0.037	0.037	0.000	-0.043	0.023	4.176
9	0.014	-0.004	0.003	0.031	0.056	0.026	0.002	0.626	0.004	0.431	0.061	-0.002	0.004	-0.014	0.000	2.385
10	0.026	-0.008	0.007	0.012	0.014	-0.001	0.002	0.005	0.599	0.067	0.489	-0.002	0.003	-0.101	-0.014	2.432
11	-0.111	0.085	-0.008	-0.016	-0.133	-0.049	0.015	-0.047	0.077	-0.010	-0.006	0.034	0.005	0.026	0.011	1.440
12	-0.154	-0.009	-0.044	0.175	-0.211	-0.240	0.018	-0.018	0.040	-0.007	-0.007	0.054	0.001	0.068	0.022	4.046
13	-0.200	0.045	-0.029	0.162	-0.231	-0.170	0.006	-0.032	0.161	-0.019	-0.014	0.061	-0.019	0.005	0.059	2.713
14	-0.094	-0.011	-0.053	-0.221	-0.031	0.150	-0.009	0.019	-0.115	0.001	-0.028	0.004	-0.010	0.144	0.154	3.667

	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	VIF
15	1.000	-0.043	-0.011	-0.149	0.104	0.228	-0.006	0.029	-0.020	0.024	0.044	-0.020	0.001	0.209	-0.160	5.667
16		1.000	0.004	-0.044	-0.071	-0.006	-0.001	-0.005	-0.007	-0.003	-0.003	-0.006	0.001	0.020	0.044	1.110
17			1.000	0.052	0.024	-0.003	-0.001	0.002	-0.001	0.007	0.012	-0.005	0.000	-0.010	-0.105	1.318
18				1.000	0.219	-0.479	-0.036	0.005	0.019	0.022	-0.005	0.009	-0.059	-0.182	-0.066	9.000
19					1.000	0.345	-0.037	0.009	-0.005	0.041	0.026	-0.051	-0.042	-0.132	-0.097	6.056
20						1.000	-0.008	0.007	-0.011	0.021	0.011	-0.031	0.000	0.068	-0.011	4.293
21							1.000	0.005	0.002	-0.002	-0.001	0.609	0.682	0.068	0.003	2.055
22								1.000	-0.011	0.031	0.006	0.002	0.004	0.007	0.002	1.940
23									1.000	0.005	0.038	0.003	0.000	-0.065	0.000	1.946
24										1.000	0.113	-0.004	0.000	-0.007	-0.018	1.388
25											1.000	-0.003	0.000	-0.045	-0.019	1.502
26												1.000	0.698	-0.006	-0.005	2.233
27													1.000	0.090	0.005	2.644
28														1.000	0.108	1.145
29															1.000	1.109

Примечание: 1 – bio1, 2 – bio2, 3 – bio8, 4 – bio9, 5 – bio12, 6 – bio15, 7 – wind4, 8 – strad7, 9 – aspectsin, 10 – aspectsos, 11 – EarthEnv(1), 12 – EarthEnv(3), 13 – EarthEnv(4), 14 – EarthEnv(6), 15 – EarthEnv(7), 16 – EarthEnv(8), 17 – EarthEnv(9), 18 – PETColdestQuarter, 19 – PETWarmestQuarter, 20 – PETWettestQuarter, 21 – dxx, 22 – dx, 23 – dy, 24 – eastness, 25 – northness, 26 – teurv, 27 – tri, 28 – rivers, 29 – roads.

Таблица 6. Входные данные и настройки девяти рассматриваемых моделей пригодности местообитаний и распределения *Rauiouinia tomentosa* в условиях юга Черно-морского побережья Краснодарского края

Модель	AUC	AICc	ΔAICc
fc.L gm.1	0.854978	1597.247	32.70288
fc.LQ gm.1	0.853637	1911.858	347.3138
fc.H gm.1	0.837639	1857.239	292.6952
fc.L gm.2	0.859181	1578.361	13.81657
fc.LQ gm.2	0.858779	1861.673	297.1289
fc.H gm.2	0.854867	1641.116	76.572
fc.L gm.3	0.860909	1564.544	0
fc.LQ gm.3	0.862196	1812.99	248.4462
fc.H gm.3	0.894619	1573.125	8.580689

Примечание: fc = вид функции (L = линейная, Q = квадратичная, LQ = линейно квадратичная), gm = регуляризационный множитель, AUC = площадь, ограниченная ROC-кривой и осью доли ложных положительных классификаций, AICc = скорректированный информационный критерий Акаике, ΔAICc = разница между AICc и его минимальным значением.

Таблица 7. Входные данные и настройки девяти рассматриваемых моделей пригодности местообитаний и распределения *Catalpa ovata* в условиях юга Черноморского побережья Краснодарского края

Модель	AUC	AICc	$\Delta AICc$
fc.L_rm.1	0.888	1597.247	32.703
fc.LQ_rm.1	0.886	1911.858	347.314
fc.H_rm.1	0.905	1857.239	292.695
fc.L_rm.2	0.887	1578.361	13.817
fc.LQ_rm.2	0.885	1861.673	297.129
fc.H_rm.2	0.895	1641.116	76.572
fc.L_rm.3	0.885	1564.544	0
fc.LQ_rm.3	0.885	1812.990	248.446
fc.H_rm.3	0.890	1573.125	8.581

Примечание: fc = вид функции (L = линейная, Q = квадратичная, LQ = линейно квадратичная), gm = регуляризационный множитель, AUC – площадь, ограниченная ROC-кривой и осью доли ложных положительных классификаций, AICc – скорректированный информационный критерий Акаике, $\Delta AICc$ – разница между AICc и его минимальным значением.

метода главных компонент с использованием библиотеки FactoMineR [Lê et al., 2008]. Для визуализации использовали библиотеку ggplot2 [Wickham, 2016]. Долю перекрытия ниш получали, рассчитывая индекс Шенера [Schoener, 1968] с использованием пакета ENMtools [Warren et al., 2010].

Результаты и обсуждение

Число агрессивных чужеродных древесных видов растений, способных проникать в естественно-нарушенные экосистемы юга Черноморского побережья Краснодарского края, незначительно, тем не менее их роль в трансформации видового состава экосистем региона исследований может быть существенна. Наиболее активно внедряющимся в естественно-нарушенные лесные экосистемы являются *Paulownia tomentosa*, *Buddleja davidii*, и *Catalpa ovata*. Так появление *Paulownia tomentosa* в естественно-нарушенных лесных экосистемах пойм горных рек зачастую приводит к локальной трансформации видового состава экосистем, с расселением ряда чужеродных травянистых видов, а в условиях антропогенного воздействия и появлению и некоторым другим чужеродным древесным видам, таких как *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia* с формированием полностью трансформированных экосистем, где в качестве видов-эдификаторов выступают исключительно чужеродные виды (рис. 1).

В естественно-нарушенных лесных экосистемах малых водотоков из древесно-ку-

старниковых видов отмечено лишь присутствие преимущественно *Paulownia tomentosa*, *Catalpa ovata* и *Buddleja davidii*. При этом на отдельных участках водотоков первые два упомянутых вида конкурируют между собой.

Результаты компонентного анализа 29 биоклиматических и эколого-географических переменных в местах произрастания экземпляров изучаемых видов свидетельствуют о том, что климатические переменные оказывают большее влияние на пространственное распределение *Paulownia tomentosa*, чем переменные, характеризующие ландшафтные особенности местности. В то время, как для мест произрастания *Catalpa ovata* отмечена обратная закономерность.

Кумулятивная вариация трёх комплексных факторов компонентного анализа 29 биоклиматических и эколого-географических переменных в точках наблюдений экземпляров вида *Paulownia tomentosa* составляет 54.1%. Первая ось (Dim1), объясняющая 21.6% суммарной дисперсии, главным образом, представляет среднегодовую температуру (bio1), и среднюю суточную амплитуду температуры (bio2). Вторая ось (Dim2), объясняющая 18.1% суммарной дисперсии преимущественно представляет переменные, связанные с распределением осадков – годовую сумму осадков (bio12) и среднемесячную эвапотранспирацию самой холодной четверти года (petcoldestquarter). Третья ось (Dim3), объясняющая 14.4% суммарной дисперсии главным образом представляет физико-географи-



Рис. 1. Трансформированная лесная экосистема в пойме р. Мзымта с доминированием *Paulownia tomentosa* и содоминированием *Ailanthus altissima* в древесном ярусе, а также доминированием *Paspalum dilatatum* – в травяном.

ческие переменные – производную первого порядка изменения значений абсолютной высоты с востока на запад dx и экспозицию / синус угла (*aspectsin*) (табл. 8).

Кумулятивная вариация трёх комплексных факторов компонентного анализа биоклиматических и эколого-географических переменных в точках наблюдений экземпляров вида *Catalpa ovata* составляет 60.7%. Первая ось (*Dim1*), объясняющая 27.0% суммарной дисперсии, главным образом, представляет производную первого порядка изменений значений абсолютной высоты с севера на юг (dy) и экспозицию / косинус угла (*aspectcosine*). Вторая ось (*Dim2*), объясняющая 18.3% суммарной дисперсии преимущественно представляет солнечную радиацию в июле (*srad7*), среднегодовую температуру (*bio1*) и среднюю суточную амплитуду температуры (*bio2*). Третья ось (*Dim3*), объясняющая 15.4% суммарной дисперсии представляет, главным образом,

среднемесячную эвапотранспирацию самой влажной (*petwetterquarter*) и самой холодной (*petcoldestquarter*) четверти года, а также удалённость мест произрастания экземпляров вида от дорог (*roads*) (табл. 9).

Высокий вклад переменных среднегодовой температуры (*bio1*) и среднемесячной эвапотранспирации самой холодной четверти года (*petcoldestquarter*) был отмечен для обоих видов. При этом для вида *Catalpa ovata* отмечен более высокий вклад переменных, характеризующих различные ландшафтные характеристики местности, а также солнечной радиации и удалённости мест произрастания экземпляров вида от лесных дорог (*roads*).

Вид *Paulownia tomentosa*, в отличие от вида *Catalpa ovata*, в условиях юга Черноморского побережья Краснодарского края обладает большей экологической валентностью и способен занимать местообитания, несколько более разнообразные по температурному и световому режиму. Тем не менее,

Таблица 8. Вклад биоклиматических и эколого-географических переменных в точках наблюдений экземпляров вида *Paulownia tomentosa* в комплексные факторы компонентного анализа

Переменная	Dim 1	Dim 2	Dim 3
bio2	15.16	0.01	0.49
bio1	15.16	0.01	0.49
bio12	3.32	11.81	6.24
petcoldestquarter	1.52	11.58	6.78
dx	0.69	2.03	12.26
aspectsine	0.40	3.83	10.45
Дисперсия, %	21.6	18.1	14.4

Таблица 9. Вклад биоклиматических и эколого-географических переменных в точках наблюдений экземпляров вида *Catalpa ovata* (Thunb.) Steud. в комплексные факторы компонентного анализа

Переменная	Dim 1	Dim 2	Dim 3
dy	13.33	0.02	2.83
aspectcosine	5.61	0.10	7.52
srad7	1.00	17.68	0.54
bio1	0.11	14.95	1.48
petwetestquarter	2.66	5.12	13.52
petcoldestquarter	2.64	5.79	12.91
roads	3.04	0.73	12.16
Дисперсия, %	27.0	18.3	15.4

катальпа имеет более чётко-выраженную тенденцию к «захвату» более крутых склонов (aspectcosine), ориентированных с севера на юг (dy), нежели павловния. (рис. 2).

Paulownia tomentosa и *Catalpa ovata* в естественно-нарушенных лесных экосистемах региона исследований преимущественно занимают экологические ниши следующих аборигенных видов древесных растений: *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*.

Результаты компонентного анализа свидетельствуют о том, что наибольшее влияние на особенности распределения экземпляров групп конкурирующих видов в экологическом пространстве преимущественно оказывают средняя температуры самой сухой четверти года (bio9), среднемесячная эвапотранспирация самой холодной (petcoldestquarter) и самой тёплой (petwarmestquarter) четвертей года, а также скорость ветра в апреле месяце (wind4). При этом, анализируемые аборигенные виды, в отличие от чужеродных древесных видов, способны произрастать в условиях, характеризующихся более разнообразными

значениями средней суточной амплитуды температуры (bio2) и среднемесечной эвапотранспирации самой влажной четверти года (petwetestquarter) (рис. 3, 4).

Анализ данных пространственного распределения аборигенных и чужеродных видов в регионе исследований свидетельствует о том, что аборигенные виды древесных растений *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior* обладают большей экологической пластичностью (способностью произрастать в более широком диапазоне значений изучаемых экологических факторов), чем *Catalpa ovata*, и *Paulownia tomentosa*. Значения индексов перекрытия ниш чужеродных и аборигенных видов не превышают 0.41. При этом наибольшее перекрытие ниш наблюдается в парах аборигенных видов *Fagus orientalis* – *Carpinus betulus*, *Alnus glutinosa* – *Carpinus betulus* (табл. 10).

Тем не менее, несмотря на большую экологическую пластичность аборигенных видов, на отдельных участках лесных экосистем с подходящими биоклиматическими и эколого-географическими условиями, при наличии нарушений естественного растительного по-

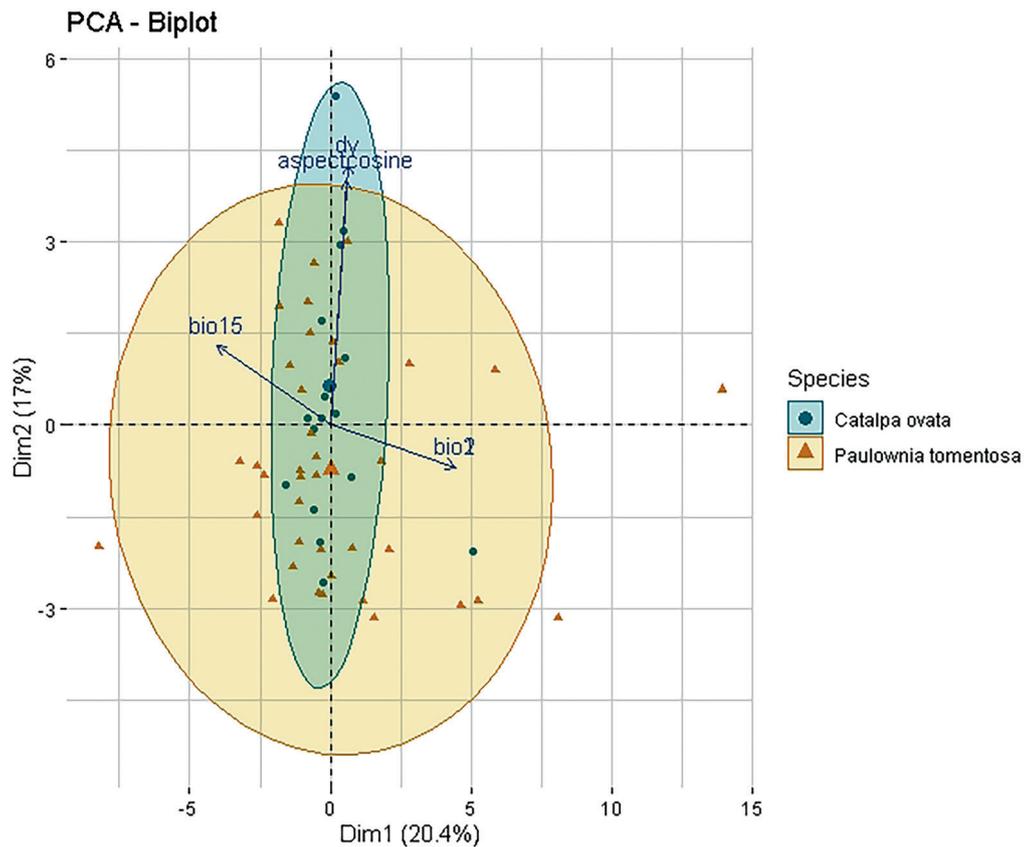


Рис. 2. Распределение точек наблюдений видов *Catalpa ovata* (синий цвет) и *Paulownia tomentosa* (оранжевый цвет) в экологическом пространстве двух факторов исследуемого региона, объясняющих 37.9% суммарной дисперсии. Первая ось, объясняющая 20.4% суммарной дисперсии, главным образом, представляет переменные среднегодовой температуры (bio1) и средней суточной амплитуды температуры (bio2). Вторая ось, объясняющая 17% суммарной дисперсии, главным образом, представляет переменные, характеризующие ландшафтные характеристики мест произрастания обоих чужеродных видов (dy – производная первого порядка изменения значений абсолютной высоты с севера на юг, aspectcosine – экспозиция / косинус угла, dx – производная второго порядка изменения значений абсолютной высоты с востока на запад).

крова, *Paulownia tomentosa* и *Catalpa ovata* получают конкурентное преимущество. Это происходит во многом благодаря биологическим особенностям, которые свойственны многим чужеродным видам, выражающимся в высокой скорости роста, плодовитости, а также неприхотливости к почвенным условиям [Owfi, 2017; Han et al., 2020]. По-видимому, регенерационные ниши обоих анализиру-

емы чужеродных видов на юге Российского Причерноморья также ограничены факторами естественной (реки, вывалы деревьев) и антропогенной (вырубки, дороги, застройка территории) нарушенности экосистем.

Следует отметить, что *Paulownia tomentosa* и *Catalpa ovata* являются видами начальных стадий сукцессий на своей родине [Hu, 1959; Park et al., 2010]. По-видимому, аналогичным

Таблица 10. Значения индекса перекрытия экологических ниш Schoener's D для анализируемых видов

Вид	<i>Paulownia tomentosa</i>	<i>Catalpa ovata</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Fagus orientalis</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Paulownia tomentosa</i>	1	0.56	0.40	0.41	0.32	0.17
<i>Catalpa ovata</i>	0	1	0.38	0.37	0.28	0.17
<i>Alnus glutinosa</i>	–	–	1	0.70	0.65	0.50
<i>Carpinus betulus</i>	–	–	–	1	0.75	0.57
<i>Fagus orientalis</i>	–	–	–	–	1	0.57
<i>Fraxinus excelsior</i>	–	–	–	–	–	1

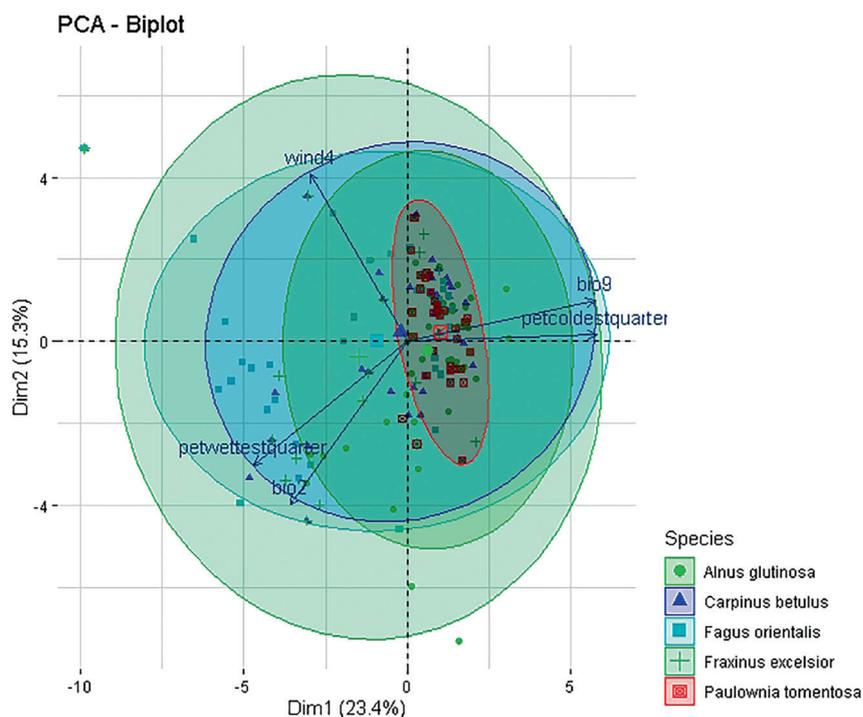


Рис. 3. Компонентный анализ биоклиматических и эколого-географических переменных в местах присутствия чужеродных видов *Paulownia tomentosa*, а также аборигенных видов *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*. Первая ось, объясняющая 23.4% суммарной дисперсии, главным образом, представляет переменные средней температуры самой сухой четверти года (bio9), а также среднемесячной эвапотранспирации самой холодной (petcoldestquarter) и самой тёплой (petwarmestquarter) четвертей года. Вторая ось, объясняющая 15.3% суммарной дисперсии, главным образом представляет переменные скорости ветра в апреле месяце (wind4) и среднемесячной эвапотранспирации самой тёплой четверти года (petwarmestquarter).

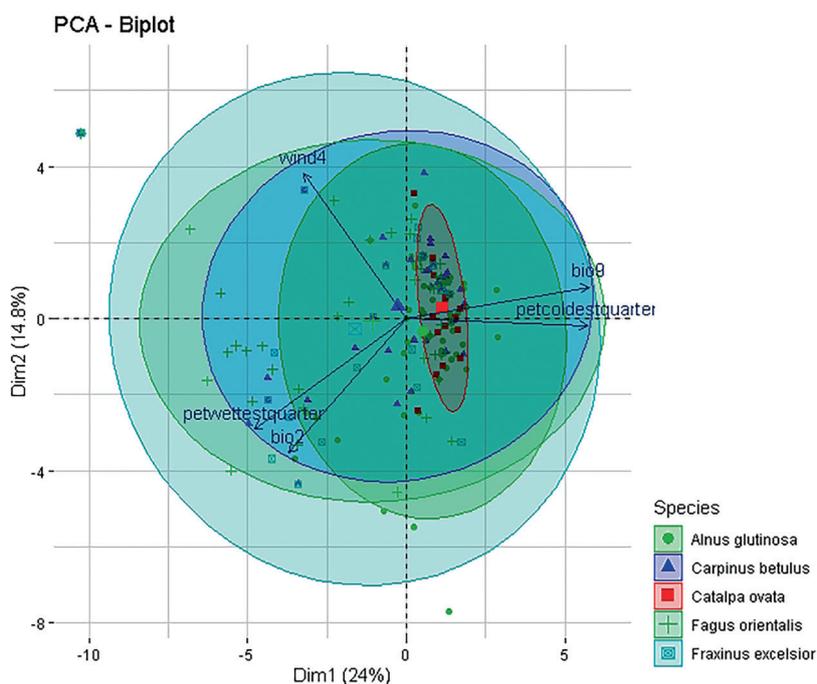


Рис. 4. Компонентный анализ биоклиматических и эколого-географических переменных в местах присутствия чужеродных видов *Catalpa ovata*, а также аборигенных видов *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*. Первая ось, объясняющая 24% суммарной дисперсии, главным образом, представляет переменные средней температуры самой сухой четверти года (bio9), среднемесячной эвапотранспирации самой холодной (petcoldestquarter) и самой влажной четверти года (petwettestquarter). Вторая ось, объясняющая 14.8% суммарной дисперсии, главным образом, представляет переменные скорости ветра в апреле месяце (wind4), среднемесячной эвапотранспирации самой тёплой четверти года (petwarmestquarter) и производной второго порядка изменения значений абсолютной высоты с востока на запад (dxx).

Таблица 11. Вклад переменных среды в формирование области распространения *Paulownia tomentosa* и *Catalpa ovata*

Переменная	<i>Paulownia tomentosa</i>		<i>Catalpa ovata</i>	
	Вклад, %	Важность при перемутации, %	Вклад, %	Важность при перемутации, %
Годовая сумма осадков (bio12)	48.6	41.9	44.3	12.3
Среднемесячная эвапотранспирация самой тёплой четверти года (petwetttestquarter)	28.8	4.1	34.2	84.6
Средняя температура самой сухой четверти года (bio9)	12.5	52.8	2.6	0.5
Удалённость от водотоков (rivers)	2.4	0.6	8.5	1.2

образом ведут себя эти виды и на юге Черноморского побережья Краснодарского края, выступая в качестве «истинных эксплерентов», замещая виоленты в результате нарушений мест произрастаний. Тем не менее, факт распространения чужеродных видов, даже в нарушенных экосистемах особо охраняемых природных территорий, не может не вызвать опасений.

Результаты моделирования пространственного распределения *Paulownia tomentosa*

и *Catalpa ovata* методом максимальной энтропии также указывают на высокий вклад переменных, связанных с сезонным распределением осадков (табл. 11).

При этом существенная часть территории изучаемого региона в климатическом и эколого-географическом отношении в значительной степени уязвима к внедрению обоих древесных чужеродных видов. При этом территории, наиболее уязвимые к внедрению

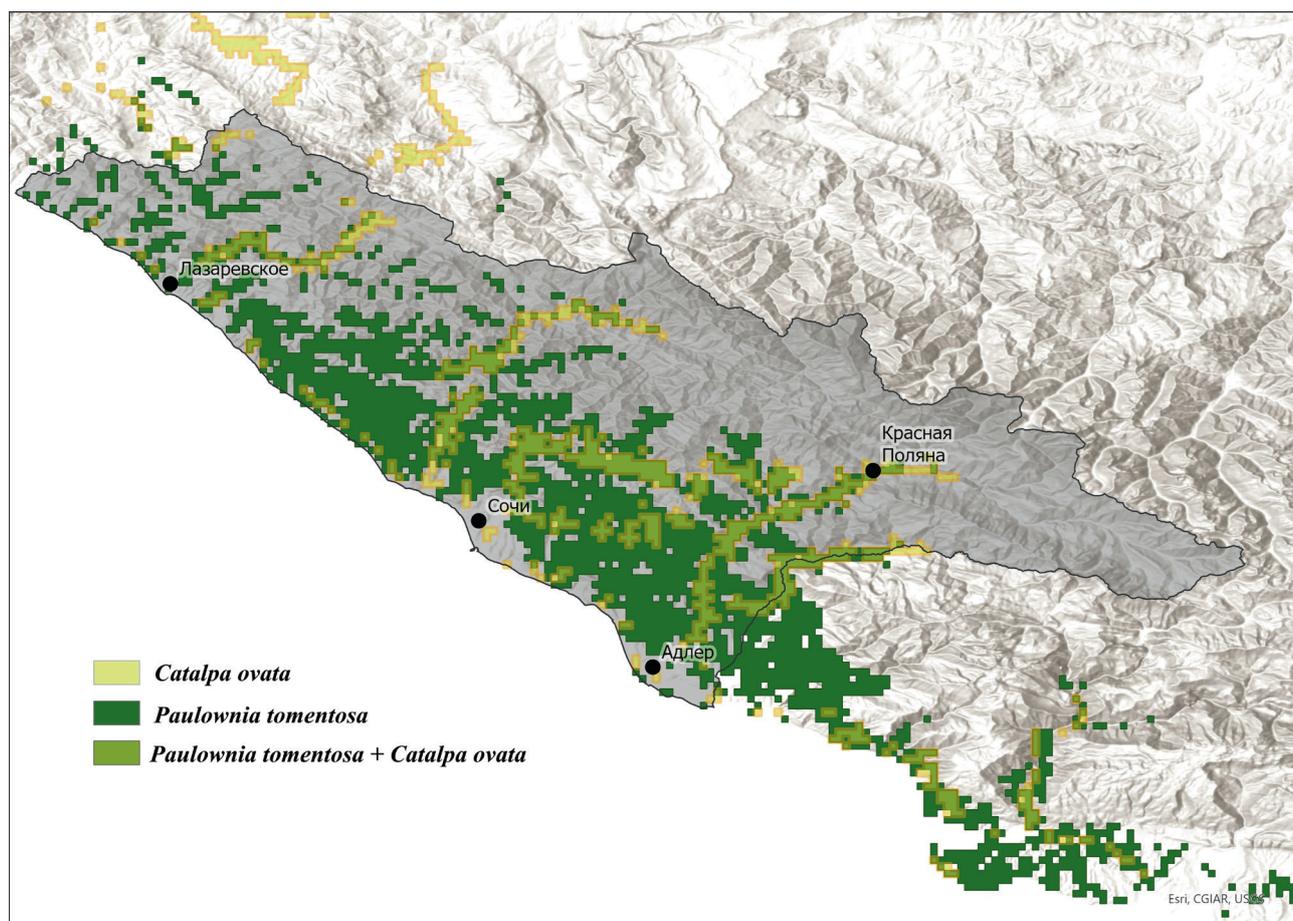


Рис. 5. Карта пригодности мест произрастания *Paulownia tomentosa* и *Catalpa ovata* на юге Российского Причерноморья, построенная с помощью моделирования методом максимальной энтропии с использованием в качестве порога 10-percentile training presence logistic thresholds. Тёмно-серой линией обозначены административные границы Большого Сочи.

Catalpa ovata, располагаются преимущественно в долинах крупных рек региона (рис. 5).

Согласно полученным данным, территории наиболее комфортные для произрастания обоих видов располагаются преимущественно на высотных отметках, не превышающих 550 м над ур. моря, с оптимальной годовой суммой осадков в диапазоне 1400–1800 мм для павловнии и 1400–1650 мм для катальпы.

Заключение

Климатические переменные, оказывают наибольшее влияние на пространственное распределение *Paulownia tomentosa*. При этом для вида *Catalpa ovata* отмечен наиболее высокий вклад переменных, характеризующих различные ландшафтные характеристики местности, а также удалённость мест произрастания экземпляров вида от лесных дорог.

Вид *Paulownia tomentosa*, в отличие от вида *Catalpa ovata*, в условиях юга Черноморского побережья Краснодарского края обладает большей экологической валентностью и способен занимать местообитания более разнообразные по температурному и световому режиму. Тем не менее *Catalpa ovata* имеет более чётко выраженную тенденцию к «захвату» более крутых склонов южного направления, нежели павловния.

Paulownia tomentosa и *Catalpa ovata* в нарушенных экосистемах региона исследований преимущественно занимают экологические ниши аборигенных древесных растений: *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*.

Анализ данных о пространственном распределении аборигенных и чужеродных видов в регионе исследований свидетельствуют о том, что аборигенные виды древесных растений *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior* обладают большей экологической пластичностью (способностью произрастать в более широком диапазоне значений анализируемых экологических факторов), чем *Catalpa ovata* и *Paulownia tomentosa*. При этом анализируемые аборигенные виды, более адаптированные к автохтонному ареалу, в отличие от чужеродных древесных видов, способны произрастать в условиях, характе-

ризующихся более разнообразными значениями средней суточной амплитуды температуры и среднемесячной эвапотранспирации самой влажной четверти года. Значения индексов перекрытия ниш чужеродных и аборигенных видов не превышают 0.41.

Значительная часть территории изучаемого региона в климатическом и эколого-географическом отношении в значительной степени уязвима к внедрению обоих древесных чужеродных видов. При этом наиболее уязвимыми к внедрению анализируемых чужеродных видов являются участки леса, располагающиеся преимущественно в долинах крупных рек региона исследований.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках НИР «Современное состояние и антропогенная трансформация флористического разнообразия Сочинского национального парка» (регистрационный номер ЕГИСУ НИОКТР 122111000023-1)

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Акатов В.В., Акатова А.Е., Шадже А.Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием инородных видов // Экология. 2012. Т. 4. С. 276–283 [Akotov V.V., Akatova A.E., Shadzhe A.E. Species richness of the tree and shrub layer of streamside forests of the Western Caucasus dominated by foreign species // Ecology. 2012. Vol. 4. P. 276–283].
- Егошин А.В. Структура, состав и пространственное распределение чужеродного компонента флоры юга Черноморского побережья Краснодарского края // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021a. Т. 6 (1). С. 1–15 [Egoshin A.V. Structure, composition and spatial distribution of alien component of the flora of the southern Black Sea coast of Krasnodar Territory // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021a. Vol. 6 (1). P. 1–15].
- Егошин А.В. Моделирование пространственно-временного распределения чужеродных видов растений с использованием данных дистанционного зондирования

- ния, на примере *Paulownia tomentosa* // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. 2021б. Т. 28. С. 83–94 [Egoshin A.V. Modeling the spatial and temporal distribution of *Paulownia tomentosa* using remotely sensed data // Proceedings of the Mordovian State Nature Reserve. 2021b. Т. 28. P. 83–94].
- Егошин А.В. Чужеродный компонент флоры Сочинского национального парка и закономерности его формирования // Сочинскому национальному парку – 40 лет: Юбилейный сборник научных трудов. 2023. С. 166–191 [Egoshin A.V. Alien component of the flora of Sochi National Park and regularities of its formation // Proceedings of the Sochi National Park. 2023. P. 166–191].
- 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.Kh., Chadaeva V.A. Modeling of ecological niches of species of the genus *Galinsoga* Ruiz et Pav. within the boundaries of native and Caucasian parts of invasive ranges // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 1. P. 107–122. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-107-122>]
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Комплексный подход учёта экологических факторов в моделях современного распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. на Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 1. С. 149–167. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-149-167> [Pshegusov R.H., Chadaeva V.A. Integrated approach to accounting environmental factors in models of the current distribution and climatic dynamics of *Ambrosia artemisiifolia* L. in the Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 1. P. 149–167. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-149-167>]
- Тимухин И.Н. Дополнения к флоре сосудистых растений Сочинского национального парка за период исследований 2018–2022 годов // Сочинскому национальному парку – 40 лет. Юбилейный сборник научных трудов. 2023. С. 149–166 [Timukhin I.N. Additions to the flora of vascular plants of Sochi National Park for the period of research 2018–2022 // Proceedings of the Sochi National Park. 2023. P. 149–166].
- Туниев Б.С. Эксклюзивная роль Сочинского национального парка в сохранении биоразнообразия природной флоры и фауны России // Сочинскому национальному парку – 40 лет. Юбилейный сборник научных трудов. 2023. С. 13–43 [Tuniev B.S. Exclusive role of Sochi National Park in preserving the biodiversity of natural flora and fauna of Russia // Proceedings of the Sochi National Park. 2023. P. 13–43].
- Amatulli G., Domisch S., Tuanmu M.-N., Parmentier B., Ranipeta A., Malczyk J., and Jetz W. A. Suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling // Scientific. 2018. Vol. 5: 180040.
- Booth T.H., Jovanovic T. Improving descriptions of climatic requirements in the CABI Forestry Compendium. A report for the Australian Centre for International Agricultural Research. CSIRO - Forestry and Forest Products. 2000. Client Report No. 758.
- Han Y., Shuaiwei D., Zhiyong S., Yaoming W., Xuefeng L., Bo C., Guanzhong Y., Yang G., Chunxia L., Dongfang Z., Yong Z., Ting W., Shuangxi Y., Wanxi. P. *Catalpa ovata* G. Don. Potential medicinal value of leaves // Thermal Science. 2020 Vol. 24. P. 1713–1720. <https://doi:10.2298/TSCI190609043Y>.
- Hu, Shiu-Ying. A monograph of the genus *Paulownia* // Quarterly Journal of the Taiwan Museum. 1959. Vol. 12 (1–2). P. 1–54.
- Lê S., Josse J. & Husson F. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis // Journal of Statistical Software. 2008. 25 (1). P. 1–18.
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. Package ‘ENMeval’, version 0.3.0. Automated Runs and Evaluations of Ecological Niche Models. 2018. Vol 26. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.40>
- Owfi Reza. Ecophysiological study of *Paulownia tomentosa* // International Journal of Current Research. 2017. Vol. 9. P. 63582–63591.
- Pabst Rebecca, Filipe S. Dias, Borda de Agua Luis, Rodríguez-González Patricia, Capinha César. Assessing and Predicting the Distribution of Riparian Invasive Plants in Continental Portugal // Frontiers in Ecology and Evolution. 2022. Vol. 10: 875578. <https://doi:10.3389/fevo.2022.875578>.
- Park B.M., Hong S.S., Lee C., Lee M.S., Kang S.J., Shin Y.S., Jung J.-K., Hong J.T., Kim Y., Lee M.K., et al. Naphthoquinones from *Catalpa ovata* and their inhibitory effects on the production of nitric oxide // Arch Pharm Res. 2010. Vol. 33 (3). P. 381–385.
- Peterson A.T., Soberón J. Ecological Niches and Geographic Distributions // Monographs in Population Biology. 2011. Vol. 49. 315 p.
- 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:10.4322/natcon.2012.019>.
- Schoener T.W. *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // Ecology. 1968. Vol. 49. P. 704–726.
- 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. 4. P. 291–307.
- Tuanmu M., Jetz W. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling // Global Ecology and Biogeography. 2014. Vol. 23 (9). P. 1031–1045.
- Tuniev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea Coast (Russia) // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2 (4). P. 2–25.
- Udovičić M., Baždarić K., Bilic-Zulle L., Petrovecki Mladen. What we need to know when calculating the coefficient of correlation? // Biochemia Medica. 2007. Vol. 17. P. 5–10. <https://doi:10.11613/BM.2007.002>.

Warren D., Glor R., Turelli M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. Vol. 33. P. 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>

Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.

Zhu Z.H. *Research on Paulownia*. Beijing, China: China Agriculture Press, 1980. Vol. 19. No. 4.

MODELING OF SPATIAL DISTRIBUTION OF THE MOST AGGRESSIVE ALIEN SPECIES OF WOODY PLANTS (*PAULOWNIA TOMENTOSA* (THUNB.) STEUD AND *CATALPA OVATA* G. DON) IN THE SOUTH OF THE BLACK SEA COAST OF KRASNODAR TERRITORY

© 2024 Egoshin A.V.

Sochi National Park, Krasnodar Region, Sochi, 354002, Russian Federation
e-mail: avegoshin@gmail.com

The spatial distribution of the most aggressive alien woody species (*Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud, *Catalpa ovata* D. Don) on the southern Black Sea coast of Krasnodar Territory was studied. It has been found that both species are confined to habitats with similar bioclimatic and physical and geographic environmental conditions. The places most suitable for the growth of the studied species are located mainly at altitudes up to 550 meters above the sea level, with an average annual temperature exceeding 12 °C and annual precipitation in the range of 1400–1800 mm. Component analysis of 30 bioclimatic and ecological and geographical variables in the locations of specimens of the analyzed species indicates a high influence of climatic variables on the spatial distribution of *Paulownia tomentosa* (Thunb.) and variables characterizing landscape features of the area on the spatial distribution of *Catalpa ovata* D. Don. At that, *Paulownia tomentosa* (Thunb.) can occupy a wider range of habitats in terms of temperature regime compared to *Catalpa ovata* D. Don in conditions of the southern Black Sea coast of Krasnodar Territory. It has been found that native woody plants *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn, *Carpinus betulus* L., *Fagus orientalis* Lipsky, *Fraxinus excelsior* L., which compete with *Paulownia tomentosa* (Thunb.) and *Catalpa ovata* D., have greater ecological plasticity. Disturbance of the natural vegetation cover is a prerequisite for the introduction of *Paulownia tomentosa* (Thunb.) and *Catalpa ovata* D. Don into the forest ecosystems of the southern Black Sea coast of Krasnodar Territory.

Keywords: phytoinvasions, Sochi National Park, species distribution modeling, Sochi National Park, spatial distribution modeling, *Paulownia tomentosa*, *Catalpa ovata*.

КОРМОВЫЕ РАСТЕНИЯ ДУБОВОЙ ШИРОКОМИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ *ACROCERCOPS BRONGNIARDELLA* (FABRICIUS, 1798) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2024 Ермолаев И.В.^{a, c, *}, Яценко И.О.^b, Рысин С.Л.^b, Абдулхакова А.А.^c

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

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

^c Удмуртский государственный университет, Ижевск, 426034, Россия

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

Поступила в редакцию 11.05.2024. После доработки 27.07.2024. Принята к публикации 17.08.2024

Проведён анализ литературных и оригинальных данных о кормовых растениях дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Lepidoptera, Gracillariidae). Показано, что минёр – узкий олигофаг, способный повреждать 17 видов рода *Quercus* L.: *Q. castaneifolia*, *Q. cerris*, *Q. coccifera*, *Q. dalechampii*, *Q. faginea*, *Q. ilex*, *Q. ithaburensis*, *Q. lusitanica*, *Q. macranthera*, *Q. montana*, *Q. mongolica*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, *Q. robur*, *Q. rubra*, *Q. suber*. Дуб *Q. montana* был впервые указан в качестве кормового растения. Основным кормовым растением минёра в Европе является *Q. robur*.

Экспериментальную оценку средней площади мины *A. brongniardella* при изменении экологической плотности минёра провели в 2023 г. в пойменной дубраве (*Quercus robur* L.) р. Сива (Воткинский район Удмуртской Республики). При экологической плотности одна гусеница *A. brongniardella* на лист площадь мины составила в среднем 499.1 ± 22.5 мм². При увеличении экологической плотности этот показатель достоверно снижается.

Ключевые слова: трофическая специализация, насекомые-минёры, *Quercus*.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-102-112

Введение

Дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Lepidoptera, Gracillariidae) – аборигенный, фоновый вид, связанный с неморальными лесами Европы [Уткина, Рубцов, 2019]. Кроме того, минёр был выявлен на Дальнем Востоке в Хабаровском крае [Caradja, 1920]. Существует предположение, что *A. brongniardella* является старшим синонимом *A. amurensis* Kuznetsov, 1960 [Барышникова, Дубатолов, 2007], трофически связанным с ареалом монгольского дуба (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) [Ермолаев, 1977].

С середины 2010-х гг. отмечено расширение ареала *A. brongniardella* в нескольких регионах РФ [Musolin et al., 2022]. В 2013 г. минёр был впервые обнаружен на территории Западной Сибири в г. Омске [Чурсина и др., 2016]. В результате в городском парке образовался хронический очаг моли [Гайвас и др., 2019]. В 2016 г. вид был впервые выявлен в зелёных на-

саждениях Екатеринбурга [Замшина, 2023], в 2018 г. – Санкт-Петербурга [Селиховкин и др., 2020]. Кроме того, отмечен рост экологической плотности минёра в ряде популяций на северо-востоке ареала *Q. robur* L. Наше исследование комплекса насекомых-фитофагов дуба в устье р. Сива (Воткинский район Удмуртской Республики) показало, что в 2013–2017 гг. *A. brongniardella* был редким [Ермолаев и др., 2021], а за период 2021–2023 гг. стал фоновым видом (неопубликованные данные).

Скорость инвазии любого фитофага среди других факторов зависит от качественных и количественных характеристик видов кормовых растений и их распределения в пространстве. Цель представленной работы – обобщить информацию о кормовых растениях *A. brongniardella*.

Материал и методика

При анализе кормовых растений дубовой широкоминирующей моли в Евразии исполь-

зовали литературу только с точным определением минёра (*A. brongniardella*) и дуба. Виды дубов гибридного происхождения не рассматривали. В общей сложности было проанализировано 82 литературных источника. Таксономическое положение видов рода *Quercus* в статье дано в соответствии с работой А.А. Попова и др. [2021].

Гербарный материал – листья 19 видов рода *Quercus* L. – был собран 24 августа 2022 г. в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (г. Москва).

В течение полевых сезонов 2021–2023 гг. исследовали особенности биологии *A. brongniardella* в Воронежском государственном природном биосферном заповеднике им. В.М. Пескова (далее ВГПБЗ) (51°87' с. ш., 39°65' в. д.), а также пойменной дубраве в устье р. Сива (56°82' с. ш., 53°90' в. д.) (Удмуртская Республика).

В начале июня 2023 г. в устье р. Сива исследовали более 200 листьев с 50 деревьев подроста *Quercus robur* L. с минами *A. brongniardella*. В период начала формирования змее-пятновидной мины (гусеницами минёра третьего возраста) лист просматривали через солнечный свет, оценивали экологическую плотность, на черешок листа фиксировали этикетку из белой изоленты, на которой перманентным маркером писали количество выявленных гусениц внутри мины. После завершения периода питания гусениц листья были собраны, помещены в гербарный пресс и далее смонтированы в гербарий. Листы гербария сканировали при разрешении 300 dpi. Площадь листа и мины измерили с помощью программы ImageJ.

Результаты и их обсуждение

Анализ литературы (табл. 1) позволил выявить, что дубовая широкоминирующая моль *A. brongniardella* может повреждать 16 видов рода *Quercus* L. Из них 8 видов (*Q. dalechampii* Ten., *Q. faginea* Lam., *Q. ilex* L., *Q. lusitanica* Lam., *Q. mongolica*, *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.) относятся к секции *Quercus*, 5 видов (*Q. castaneifolia* C.A. Mey, *Q. cerris* L., *Q. coccifera* L., *Q. ithaburensis* Decne., *Q. suber* L.) – к секции *Cerris*, 2 вида (*Q. macranthera* Fisch. & C.A. Mey ex Hohen., *Q.*

pyrenaica Willd.) – к секции *Mesobalanus*, 1 вид (*Q. rubra* L.) – к секции *Lobatae*. Представители первых трёх секций – это аборигенные деревья, произрастающие в Европе, Азии и Северной Африке. *Q. rubra* – североамериканский вид, интродуцированный в Европе. Информация о возможности питания *A. brongniardella* видами подрода *Cyclobalanopsis*, распространёнными в Восточной и Юго-Восточной Азии, найти не удалось. По частоте упоминания основным кормовым растением минёра в Европе является *Q. robur*. На этом виде дуба *A. brongniardella* даёт вспышки массового размножения на территории Украины и на юге европейской части РФ [Вебер, 1932; Санина, 1949; Миняйло, 1983; Завада, 1987; Голуб и др., 2009; Уткина, Рубцов, 2017, 2018, 2019].

Наше исследование, проведённое в главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН, выявило питание *A. brongniardella* на листьях дуба *Q. rubra* и *Q. montana* из секции *Quercus*. Дуб *Q. montana* был впервые указан в качестве кормового растения моли. Таким образом, в настоящий момент известно 17 видов дуба, повреждаемых минёром.

Листья представителей различных видов рода *Quercus* характеризуются ярко выраженной изменчивостью по площади (рис. 1), степени опушённости и биохимическому составу. Дальнейшее исследование в системе «*A. brongniardella* – *Quercus*» позволит выявить дубы, наиболее устойчивые по отношению к минёру.

Помимо представителей рода *Quercus* у *A. brongniardella* выявлено питание на посевном каштане *Castanea sativa* Mill. (Heckford, 1993) (табл. 1). Это растение в качестве кормового отмечено один раз на краю ареала *A. brongniardella*. По всей вероятности, этот случай может быть отнесён к ксенофагии [Hering, 1951, с. 158], т. е. к питанию минёра непригодным для него растением. Это редкое явление наблюдается при отсутствии или недостаточности обычного кормового объекта, например, при резком локальном увеличении численности вида. Схожий случай был выявлен нами при анализе комплекса насекомых-филлофагов, развивающиеся на *Q. robur* на северо-востоке его ареала. Полное локальное истребление дубов способствовало переходу местной популяции пяденицы-монофага

Таблица 1. Кормовые растения *A. brongniardella* в Евразии

Страна, регион	Вид растения	Источник
Австрия	<i>Q. petraea</i>	Skala, 1951
Беларусь	<i>Q. petraea</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i>	Зеркаль, Левковская, 2010; Евдошенко, 2013; Сауткин, Евдошенко, 2013; Сетракова, 2014; Гляковская, Рыжая, 2018
Болгария	<i>Q. petraea</i>	Tomov, Dimitrov, 2007
Великобритания	<i>Q. robur</i>	Shaw, Askew, 1976
Великобритания, Нормандские острова	<i>Castanea sativa</i>	Heckford, 1993
Венгрия	<i>Q. cerris</i> <i>Q. ilex</i> <i>Q. petraea</i> <i>Q. pubescens</i> <i>Q. robur</i>	Szöcs, 1981; Csóka, Szabóky, 2005
Иран	<i>Q. macranthera</i>	Rajaei et al., 2023
Испания	<i>Q. ilex</i> <i>Q. lusitanica</i> <i>Q. pyrenaica</i>	Hering, 1936; Olivella, 2000
Италия	<i>Q. ilex</i> <i>Q. pubescens</i>	Amsel, Hering, 1933; Lo Duca et al., 2002; Blando et al., 2015
Казахстан	<i>Q. robur</i>	Мартынова, 1952; Anikin et al., 2004
Молдавия	<i>Q. petraea</i> <i>Q. pubescens</i> <i>Q. robur</i>	Плугарь, 1963; Плугару, 1978
Нидерланды	<i>Q. robur</i>	Huisman, Koster, 2000; Ellis et al., 2001
Польша	<i>Q. robur</i> <i>Q. petraea</i>	Buszko, Baraniak, 1989; Buszko, 1990; Jaworski, 2009; Wrzesińska, 2017
Португалия	<i>Q. coccifera</i>	Mendes, 1910
РФ, Белгородская обл.	<i>Q. robur</i>	Санина, 1949; Стручаев, 2013
РФ, Воронежская обл.	<i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i>	Моравская, 1954, 1957; Артюховский, 1999; Голуб и др., 2009, 2011; Жиренко, 2010; Рубцов и др., 2015; Уткина, Рубцов, 2017, 2018, 2019, 2021; Сауткина, 2020, 2021
РФ, Краснодарский край	<i>Q. petraea</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i>	Строков, 1952
РФ, Ленинградская обл. и г. Санкт-Петербург	<i>Q. robur</i>	Селиховкин и др., 2020
РФ, г. Москва	<i>Q. montana</i> <i>Q. robur</i>	наши данные
РФ, Омская обл.	<i>Q. robur</i>	Чурсина и др., 2016; Вохтанцева, Гайвас, 2017; Князев и др., 2018; Гайвас и др., 2019; Кириченко и др., 2023
РФ, Свердловская обл.	<i>Q. robur</i>	Замшина, 2023
РФ, Самарская обл.	<i>Q. robur</i>	Вебер, 1932; Аникин и др., 2016
РФ, Саратовская обл.	<i>Q. robur</i>	Аникин и др., 2016
РФ, Респ. Башкортостан	<i>Q. robur</i>	Положенцев, 1949; Кулагин и др., 2015
РФ, Респ. Мордовия	<i>Q. robur</i>	Большаков и др., 2021
РФ, Респ. Татарстан	<i>Q. robur</i>	Krulikowsky, 1908
РФ, Респ. Чувашия	<i>Q. robur</i>	Аникин и др., 2016
РФ, Удмуртская респ.	<i>Q. robur</i>	Ермолаев и др., 2021; Ермолаев, Васильев, 2022
РФ, Ульяновская обл.	<i>Q. robur</i>	Аникин и др., 2016

РФ, Хабаровский кр.	<i>Q. mongolica</i>	Барышникова, Дубатов, 2007; Барышникова, 2016
Румыния	<i>Q. dalechampii</i>	Stolnicu, 2007
Сербия	<i>Q. cerris</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. petraea</i> <i>Q. pubescens</i>	Dobrosavljević et al., 2020; Dobrosavljević, 2022
Словакия	<i>Q. cerris</i>	Kollár, 2007; Kollár, Hrubik, 2009
Украина	<i>Q. castaneifolia</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i>	Вайнштейн, 1949; Апостолов, 1981; Миняйло, 1983; Завада, 1987; Падий, Завада, 1988; Фурсов и др., 2003; Нікітенко и др., 2004; Григорюк и др., 2014
Хорватия	<i>Q. ilex</i> <i>Q. petraea</i> <i>Q. robur</i>	Matošević et al., 2008; Matošević et al., 2009
Чехия	<i>Q. faginea</i> <i>Q. ilex</i> <i>Q. ithaburensis</i> <i>Q. suber</i>	Šefrova, 2005
Швеция	<i>Q. petraea</i> <i>Q. robur</i>	Hansson, 1987; Barr et al., 2021

Cyclophora quercimontaria на питание листьями липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), т. е. на кормовое растение другого семейства (Tilicaceae) [Ермолаев, Сидорова, 2011].

Таким образом, дубовая широкоминирующая моль *A. brongniardella* обычно проходит развитие на видах одного рода одного семейства – Fagaceae, т. е. минёр относится

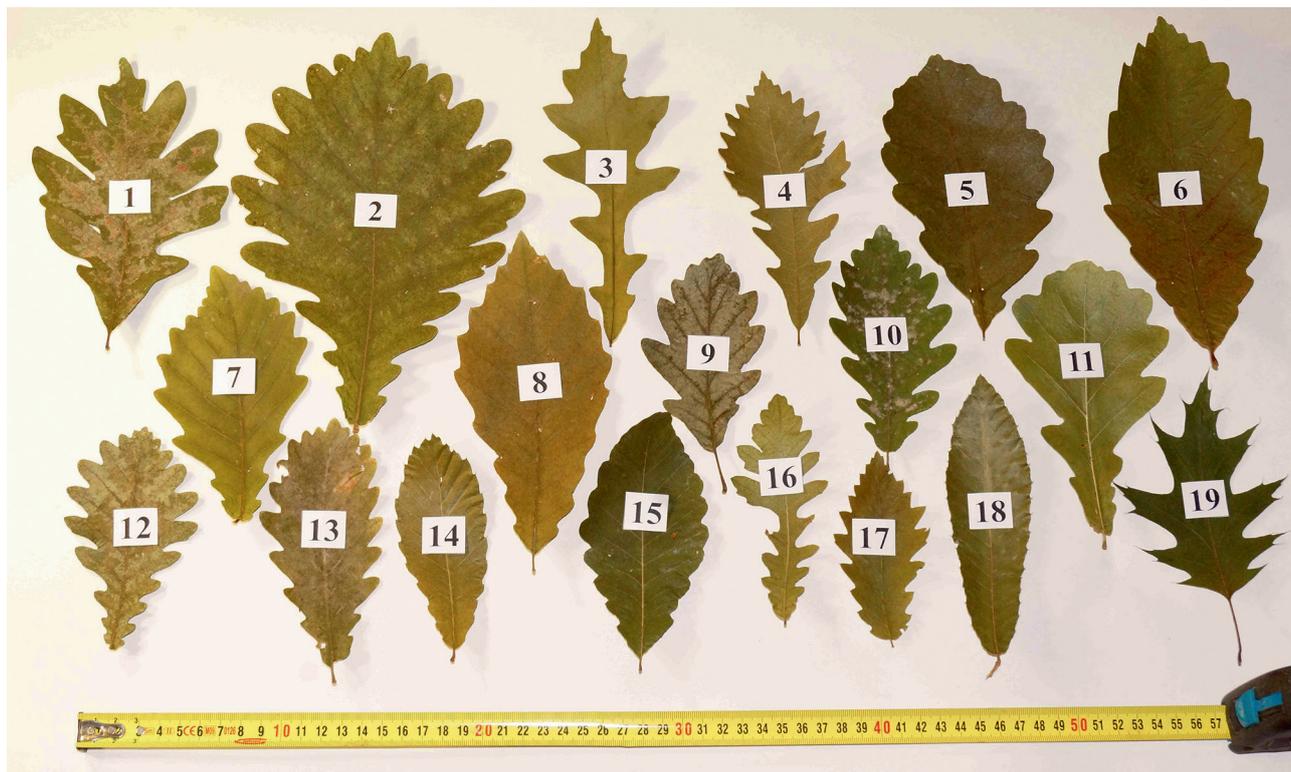


Рис. 1. Листья представителей рода *Quercus* из коллекции Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (24.08.2022). 1 – *Q. alba* L., 2 – *Q. dentata* Thunb., 3 – *Q. lyrata* Walter, 4 – *Q. macrocarpa* Michx., 5 – *Q. montana* Willd., 6 – *Q. michauxii* Nutt., 7 – *Q. mongolica* Fisch. Ex Ledeb., 8 – *Q. muehlenbergii* Engelm., 9 – *Q. petraea* (Matt.) Liebl., 10 – *Q. pubescens* Willd., 11 – *Q. robur* (L.) (секция *Quercus*), 12 – *Q. frainetto* Ten., 13 – *Q. macranthera* Fisch. & C.A. Mey ex Hohen. (секция *Mesobalanus*), 14 – *Q. acutissima* Carruth., 15 – *Q. castaneifolia* C.A. Mey, 16 – *Q. cerris* L., 17 – *Q. libani* G. Olivier, 18 – *Q. variabilis* Blume (секция *Cerris*), 19 – *Q. rubra* L. (секция *Lobatae*). (Фото: Ермолаев И.В.).

к категории узких олигофагов [Баранчиков, 1987, с. 13].

Особенность биологии *A. brongniardella* – формирование одной общей мины несколькими гусеницами. В отличие от минёров, откладывающих яйца в одном месте группой по несколько штук (например, по 3–8 шт. у *Gracilaria syringella* (Fabricius, 1794) [Кузнецов, 1999]), самки *A. brongniardella* откладывают яйца по одному. Выбор места для яйцекладки осуществляется вдоль центральной и боковых жилок на верхней части листа. Общее количество отложенных на один лист яиц может достигать 10 [Завада, 1987], но в среднем составляет 3 или 4 яйца. После завершения эмбрионального развития (около недели) гусеница прогрызает верхний эпидермис и начинает формировать вдоль жилки змеевидную мину (рис. 2, А). В дальнейшем мины отдельных гусениц объединяются в одну (рис. 2, Б). Гусеницы старших возрастов

поедают губчатую и столбчатую паренхиму листа (рис. 2, С). Мина значительно расширяется по площади листа. При этом пятновидная часть мины часто поглощает змеевидную. При формировании мины гусеницы старших возрастов не повреждают жилки листа. В результате лист получает питание и развивается. Согласно нашим наблюдениям, общая продолжительность развития гусениц минёра составляет около месяца.

Наше исследование, проведённое в пойменной дубраве устья р. Сивы, показало, что площадь мины *A. brongniardella* положительно и достоверно ($r = 0.88$; $n = 144$; $P < 0.001$) связана с количеством гусениц в мине. При этом количество гусениц третьего возраста в мине не имеет достоверной связи ($r = 0.07$; $n = 144$; $P > 0.05$) с площадью листа дуба. При плотности заселения 1 гусеница на лист средняя площадь мины составила $499.1 \pm 22.5 \text{ мм}^2$ (табл. 2). При повышении экологи-

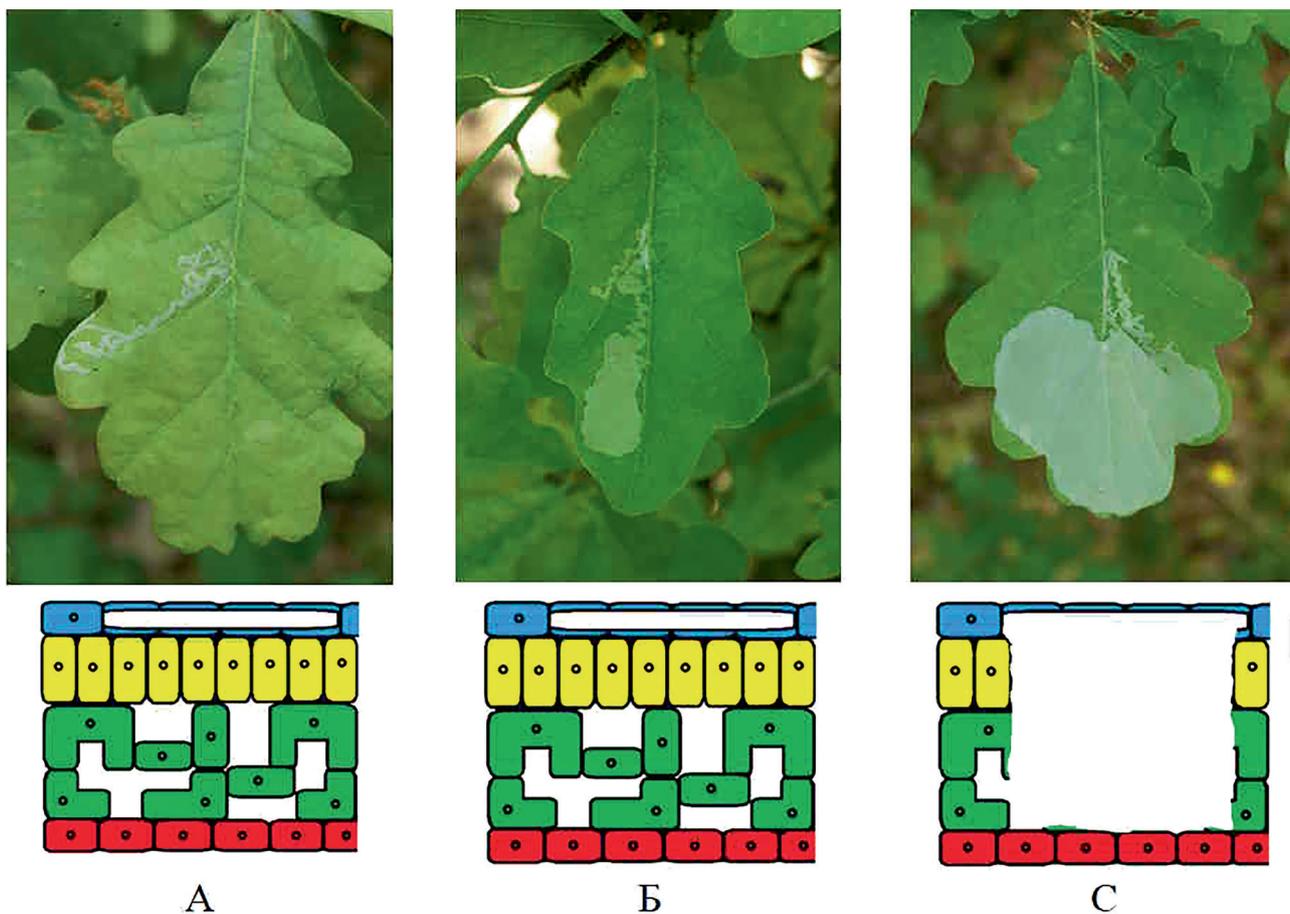


Рис. 2. Формы мины *A. brongniardella* на дубе *Q. robur*. А – змеевидная мина гусениц I–II возраста; Б – змее-пятновидная мина гусениц III возраста; С – змее-пятновидная мина гусениц IV–V возраста. Ткани листа: верхний эпидермис (синий цвет), столбчатая паренхима (жёлтый), губчатая паренхима (зелёный), нижний эпидермис (красный цвет). (Фото: Ермолаев И.В.)

Таблица 2. Средняя площадь (мм²) листа *Q. robur* и мины *A. brongniardella* при разной экологической плотности минёра

Количество гусениц в мине	N	Площадь листа	Площадь мины на листе	Площадь мины на 1 гусеницу
1	16	4447.1 ± 410.4	499.1 ± 22.5	499.1 ± 22.5 АВ
2	49	4369.3 ± 223.4	968.0 ± 33.3	484.0 ± 16.6
3	42	4550.4 ± 228.4	1415.0 ± 35.5	471.6 ± 11.8
4	28	4566.6 ± 261.5	1772.8 ± 59.2	443.2 ± 14.8 А
5	9	4825.9 ± 302.2	2148.2 ± 132.5	429.6 ± 26.5 В

Примечание. Достоверные различия ($P < 0.05$) отмечены одинаковыми буквами.

ческой плотности происходит снижение площади мины, приходящейся на 1 гусеницу. Как видно из табл. 2, при развитии в одной мине 5 гусениц общая площадь мины составляет менее половины листа. Поэтому сокращение площади, приходящейся на одну гусеницу, нельзя объяснить нехваткой корма на листе. На наш взгляд, это может быть связано со смертностью отдельных гусениц старшего возраста в результате деятельности паразитоидов. Это согласуется с данными, полученными при вскрытии мин *A. brongniardella*. В миных с высокой плотностью заселения были обнаружены паразитированные гусеницы минёра (рис. 3) и куколки паразитоидов, например, представителей рода *Chrysocharis* Förster (Hymenoptera, Eulophidae) (рис. 4).

В Удмуртии окукливание *A. brongniardella* происходит в подстилке в конце июня. При этом гусеницы выходят из мины и на паутине спускаются на любые объекты под деревом, на них формируют плоский шёлковый кокон, в котором они окукливаются. Стадия куколки продолжается около 20 дней. Наши

наблюдения 2021–2023 гг. на территории ВГПБЗ показали, что появление новых мин *A. brongniardella* на молодых листьях поздней формы дуба («поздние») совпадает по времени с периодом окукливания гусениц, развивавшихся на его ранней форме («ранние»). Получается, что «ранние» особи не могут стать причиной появления мин «поздних»: ещё не вышло имаго, не произошло спаривание, не прошёл период яйцекладки и эмбрионального развития этих яиц, а гусеницы младшего возраста «поздних» уже существуют. Это обстоятельство указывает на существование однолетней генерации моли. Заселение разных форм дуба *A. brongniardella* происходит особями перезимовавшего поколения минёра.

Бабочки *A. brongniardella* зимуют в трещинах коры кормовых и стоящих рядом с ними деревьев. При наличии поселений человека моль может в массе собираться в сараях, на чердаках и террасах различных помещений [Вебер, 1932; Санина, 1949]. Наше исследование на территории ВГПБЗ показало, что



Рис. 3. Личинка эктопаразитоида питается гусеницей *A. brongniardella* (пойменная дубрава р. Сива, 22.06.2023). (Фото: Ермолаев И.В.)



Рис. 4. Куколка одиночного первичного эндопаразитоида *Chrysocharis* sp. внутри мины *A. brongniardella* (пойменная дубрава р. Сива, 22.06.2023). (Фото: Ермолаев И.В.)

моль предпочитает зимовать под корой сухих стоящих деревьев. Бабочки выходят из диапаузы перед распусканием почек дуба.

В южной части европейского ареала *A. brongniardella* часто образует как периодические, так и хронические вспышки массового размножения. Хроническая раннелетняя дефолиация дубов минёром может приводить к снижению радиального прироста деревьев на 25–50%, их ослаблению и гибели в результате заселения ксилофагами и патогенами [Падий, Завада, 1988]. Эти обстоятельства позволяют отнести *A. brongniardella* к группе экономически значимых видов и свидетельствуют о необходимости мониторинга за состоянием его популяций.

Таким образом, *A. brongniardella* является узким олигофагом. Выявлено 17 видов кормовых растений, принадлежащих к роду *Quercus*. Дальнейшее исследование популяций минёра, возникших при расширении ареала вида, может помочь разобраться в вопросах становления и развития факторов регуляции его численности.

Благодарности

Выражаем благодарность С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН) за проверку правильности определения видовой принадлежности минёра. Авторы благодарны начальнику научного отдела ВГПБЗ Н.Б. Ромашовой за всестороннюю помощь, оказанную при выполнении работы.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации «Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны» (FEWS-2024-0011).

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 уходу и использованию лабораторных животных (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

- Аникин В.В., Золотухин В.В., Кириченко Н.И. Минирующие моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) Среднего и Нижнего Поволжья. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2016. 152 с.
- Апостолов Л.Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов Центрального Приднепровья. Киев; Одесса: Вища школа, 1981. 232 с.
- Артюховский А.К. В интересах экологии // Защита и карантин растений. 1999. № 6. С. 36.
- Баранчиков Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1987. 170 с.
- Барышникова С.В. Gracillariidae – моли-пестрянки // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Том. 2. Lepidoptera – Чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 50–59.
- Барышникова С.В., Дубатолов В.В. К изучению молевидных чешуекрылых (Microlepidoptera) Большехецирского заповедника (Хабаровский район). Сообщение 2. Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae // Животный мир Дальнего Востока. Благовещенск. 2007. Вып. 6. С. 47–50.
- Большаков Л.В., Ручин А.Б., Семишин Г.Б. К фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Республики Мордовия. Дополнение 8 // Эверсмания. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. 2021. № 67–68. С. 50–56.
- Вайнштейн Б.А. Энтомофауна вредителей листьев дуба в полезащитных насаждениях юга УССР и её зависимость от лесоэкологических факторов // Зоологический журнал. 1949. Т. 28, вып. 6. С. 495–508.
- Вебер Я.Х. Новый массовый вредитель – дубовая моль (*Coriscium brongniardellum* L.) // Защита растений. 1932. № 2. С. 57–68.
- Вохтанцева К.В., Гайвас А.А. Моль дубовая широкоминирующая – основной вредитель дубов в условиях южной лесостепи Омской области // Сборник материалов XXIII научно-технической студенческой конференции. Омск, 13 апреля 2017 г. Омск: Омский гос. аграрный ун-т, 2017. С. 138–141.
- Гайвас А.А., Шевченко Н.Ю., Христин В.В., Лещина М.М. Моль дубовая широкоминирующая, вредитель дубовых насаждений ФГБОУ ВО Омский ГАУ // Сб. материалов всерос. научно-практич. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С.И. Леонтьева. Омск: Омский гос. аграрный ун-т, 2019. С. 443–447.

- Гляковская Е.И., Рыжая А.В. Инвазивные виды фитофагов в комплексах вредителей интродуцированных растений в условиях зелёных насаждений Гродненского Поместья, Беларусь // Евразийский энтомологический журнал. 2018. № 17 (2). С. 87–91.
- Голуб В.Б., Бережнова О.Н., Корнев И.И. Массовое размножение дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Воронежской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2009. Вып. 187. С. 96–102.
- Голуб В.Б., Простаков Н.И., Хицова Л.Н. Динамика повреждённости кроны дуба широкоминирующей молью (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Усманском бору (Воронежская область) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2011. Вып. 196. С. 29–36.
- Григорюк І.П., Яворовський П.П., Стефановська Т.Р. Моніторинг і регуляція чисельності дубової широкомініуючої молі (*Coriscium (=Acrocercops) brongniardella* F.) в лісопарковій зоні Києва // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія. 2014. № 4. С. 101–105.
- Евдошенко С.И. Дендрофильные минеры-филлобионты – вредители зелёных насаждений Брестского Полесья: весенняя и весенне-летняя фенологические группы // Вестник Белорусского гос. ун-та. Сер. 2. 2013. № 2. С. 29–33.
- Ермолаев В.П. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья // Труды Зоологического института АН СССР. Фауна насекомых Дальнего Востока (сборник статей). Л.: Зоологический институт АН СССР, 1977. Т. 70. С. 98–116.
- Ермолаев И.В., Васильев А.А. Сезонная динамика повреждения насекомыми-филлофагами листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала // Зоологический журнал. 2022. Т. 101 (5). С. 525–536.
- Ермолаев И.В., Пономарёв В.И., Васильев А.А., Кумаева М.С. Насекомые-фитофаги дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала // Зоологический журнал. 2021. Т. 100 (6). С. 640–651.
- Ермолаев И.В., Сидорова О.В. Сезонная динамика повреждения липы мелколистной комплексом членистоногих-филлофагов // Зоологический журнал. 2011. Т. 90 (5). С. 552–558.
- Жиренко Н.Г. Использование параметров листового опада в исследованиях, связанных с вредоносностью некоторых листогрызущих чешуекрылых (Lepidoptera) // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых. Борисоглебск: Борисоглебский гос. педагогический институт, 2010. С. 126–127.
- Завада Н.М. Широкоминирующая моль-пестрянка – опасный вредитель дубовых насаждений // Защита агролесомелиоративных насаждений и степных лесов от вредителей и болезней: Сб. научн. трудов / Всесоюзный научно-исследовательский институт агролесомелиорации. Волгоград, 1987. Вып. 3 (92). С. 115–121.
- Замшина Г.А. К изучению инвазивной дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* в городе Екатеринбурге // Фауна Урала и Сибири. 2023. № 2. С. 70–73.
- Зеркаль С.В., Левковская М.В. Основные вредители и болезни некоторых древесных пород Брестского и Ивацевичского лесхозов // Веснік Мазырскага дзяржаўнага педагагічнага ўніверсітэта імя І.П. Шамякіна. 2010. № 2. С. 30–36.
- Кириченко Н.И., Рязанова М.А., Ефременко А.А. Трофические связи и вредоносность местных и чужеродных видов минирующих молей-пестрянок в Сибири // Сибирский лесной журнал. 2023. № 1. С. 85–97.
- Князев С.А., Кириченко Н.И., Барышникова С.В., Трибурти П. Первые сведения о таксономическом разнообразии минирующих молей семейства Gracillariidae (Insecta, Lepidoptera) в Омской области // Евразийский энтомологический журнал. 2018. № 17 (4). С. 261–272.
- Кузнецов В.И. Семейство Gracillariidae – Моли-пестрянки // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 3. Чешуекрылые. Ч. 2. СПб.: Наука, 1999. С. 9–45.
- Кулагин А.Ю., Зайцев Г.А., Тагирова О.В., Исхаков Ф.Ф., Крестьянов А.А. Лесные экосистемы Республики Башкортостан. Уфа: Изд-во Башкирского гос. педагогического ун-та, 2015. 163 с.
- Мартынова Е.Ф. Особенности фауны чешуекрылых Южного Приуралья и её значение для степного лесоразведения // Труды Зоологического института АН СССР. 1952. Т. 11. С. 66–91.
- Миняйло В.Г. К определению оптимальных экологических условий массового размножения моли-пестрянки // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев: Урожай, 1983. Вып. 66. С. 66–68.
- Моравская А.С. Вредители основных древесных пород Теллермановского леса // Сообщения института леса АН СССР. 1954. Вып. 3. С. 30–38.
- Моравская А.С. Повреждённость насекомыми рано- и позднораспускающихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщения института леса АН СССР. 1957. Вып. 8. С. 44–63.
- Нікітенко Г.М., Фурсов В.М., Гершензон З.С., Свиридов С.В. Дубова широкомініуюча міль та інші мінуючі лускокрилі на дубі. Повідомлення 2. Морфобіологічна та екологічна характеристика дубової широкомініуючої молі та інших мінуючих шкідників дуба // Vestnik zoologii. 2004. Vol. 38 (2). P. 53–61.
- Падий Н.Н., Завада Н.М. Дубовая широкоминирующая моль в насаждениях зелёной зоны г. Киева и безвредные для окружающей среды способы регулирования её численности // Защита сельскохозяйственных культур от вредителей и болезней. Киев: Украинская сельскохозяйственная академия. 1988. С. 96–102.
- Плугарь С.Г. Некоторые результаты изучения энтомофауны дуба в лесах Молдавии // Вредная энтомофауна Молдавии и меры борьбы с ней. Кишинёв: Изд-во «Карта Молдовеняскэ», 1963. С. 7–38.
- Плугару С.Г. Фауна микрочешуекрылых (Microlepidoptera) дуба в Молдавии // VII Международный симпо-

- зиум по энтомофауне Средней Европы. Ленинград, 19–24 сентября 1977 г. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1978. С. 269–271.
- Положенцев П.А. Насекомые, вредные в лесном и парковом хозяйстве // Животный мир Башкирии (полезные и вредные животные). Уфа: Башкирское гос. изд-во, 1949. С. 207–254.
- Попов А.А., Молчанов В.В., Радькова Е.А. Современная геосистематика и биологические особенности естественно растущих и интродуцированных видов рода *Quercus* // Лесотехнический журнал. 2021. № 1. С. 5–23.
- Рубцов В.В., Уткина И.А., Кузнецов А.В. Изменение климата и его влияние на лесных филлофагов в южной лесостепи // Лесные экосистемы в условиях меняющегося климата: проблемы и перспективы. Воронеж: Воронежская гос. лесотехническая академия. 2015. С. 182–185.
- Санина З.М. Минирующие насекомые древесных пород в заповеднике «Лес на Ворскле» // Учёные записки Ленинградского гос. ун-та. Серия биологических наук. 1949. № 92. Вып. 17. С. 116–133.
- Сауткин Ф.В., Евдошенко С.И. Моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae) – вредители декоративных деревьев и кустарников зелёных насаждений Беларуси. Часть 2: Подсемейства Gracillariinae, Onniginae, Phyllocnistinae // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. 2013. № 1 (147). С. 151–159.
- Сауткина М.Ю. Энтомологическая оценка насаждений дуба черешчатого и лесостепной зоны ЦЧР // International Journal of Humanities and Natural Sciences. 2020. Vol. 10–1. С. 195–197.
- Сауткина М.Ю. Оценка повреждённости филлосферы дуба черешчатого энтомовредителями в контрастных экологических условиях ЦЧР // International Journal of Humanities and Natural Sciences. 2021. Vol. 6–2. С. 97–99.
- Селиховкин А.В., Дренкхан Р., Мандельштам М.Ю., Мусолин Д.Л. Инвазии насекомых-вредителей и грибных патогенов древесных растений на северо-западе европейской части России // Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Науки о Земле. 2020. Т. 65 (2). С. 263–283.
- Сетракова Е.М. Современное состояние изученности таксономического состава насекомых-филлофагов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Беларуси // Труды Белорусского гос. ун-та, 2014. Т. 9 (2). С. 236–245.
- Строков В.В. Насекомые – первичные вредители дубов в г. Сочи и его окрестностей // Энтомологическое обозрение. 1952. Т. 32. С. 69–75.
- Стручаев В.В. Скрытоживущие членистоногие-филлофаги деревьев и кустарников, интродуцированных на юге Среднерусской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Белгород.: Белгородский гос. национальный исследовательский ун-т, 2013. 24 с.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Устойчивость фенологических форм дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) к неблагоприятным внешним факторам // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Вып. 220. С. 200–211.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera, Gracillariidae) в Теллермановской дубраве // X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 1. Насекомые и прочие беспозвоночные животные. Мат. международной конф. С. Петербург, 22–25 октября 2018 г. СПб.: Санкт-Петербургский гос. лесотехнический ун-т. 2018. С. 104–106.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль – давно известный, но до сих пор мало изученный вид // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 42–57.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Взаимоотношения разных видов дуба и филлофагов как объект биогеоценотических исследований // Лесоведение. 2021. № 5. С. 547–554.
- Фурсов В.М., Гершензон З.С., Нікітенко Г.М., Свиридов С.В. Дубова широкомініуюча міль та інші мінуючі лускокрилі на дубі. Повідомлення 1. Загальний видовий склад мінуючих комах // Vestnik zoologii. 2003. Vol. 37 (4). P. 21–32.
- Чурсина В.А., Вохтанцева К.В., Гайвас А.А. Моль дубовая широкоминирующая – ранее не встречающейся вид на территории города Омска // Прикладные аспекты студенческой науки: Сб. научных трудов по материалам XV региональной научно-практич. конф. аграрных вузов Сибирского федерального округа (Новосибирск, 28–29 апреля 2016 г.). Новосибирск: Золотой колос, 2016. С. 89–94.
- Amsel H.G., Hering M. Beitrag zur Kenntnis der Minenfauna Sardiniens // Bollettino del Laboratorio di Entomologia del R. Istituto Superiore Agrario di Bologna. 1933. No. 6. P. 72–92.
- Anikin V.V., Sachkov S.A., Zolotuhin V.V. Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis 150 years later: changes and additions. Part 8. Gracillarioidea (Insecta, Lepidoptera) // Atlanta. 2004. Bd. 35 (1/2). P. 141–151.
- Barr A.E., van Dijk L.J.A., Hylander K., Tack A.J.M. Local habitat factors and spatial connectivity jointly shape an urban insect community // Landscape and Urban Planning. 2021. 104177.
- Blando S., Caleca V., Rizzo M.C. Le comunità di fillominatori e parassitoidi della Riserva Naturale “Bosco d’Alcano” (Sicilia) // Naturalista Siciliano. 2015. Vol. 39. P. 407–420.
- Buszko J. Studies on the mining Lepidoptera of Poland. X. Mining Lepidoptera of Toruń and surrounding areas // Acta Zoologica Cracoviensia. 1990. Vol. 33. P. 367–452.
- Buszko J., Baraniak E. Studies on the mining Lepidoptera of Poland. IV. Mining Lepidoptera of the Bielinek Reserve // Polskie Pismo Entomologiczne. 1989. Vol. 59. P. 223–234.
- Caradja A. Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Mikrolepidopteren des palaearktischen Faunengebietes nebst Beschreibung neuer Formen. III Teil // Deutsche Entomologische Zeitschrift “Iris”. 1920. Bd. 34. S. 75–179.

- Csóka G., Szabóky C. Checklist of herbivorous insects of native and exotic oaks in Hungary I. (Lepidoptera) // *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 2005. Vol. 1. P. 59–72.
- Dobrosavljević J.N. Fauna lisnih minera lišćarskih drvenastih vrsta Srbije. Doktorska disertacija. Beograd: Univerzitet u Beogradu, 2022. 173 p.
- Dobrosavljević J.N., Marković Č., Marjanović M., Milanović S. Pedunculate oak leaf miners' community: urban vs rural habitat // *Forests*. 2020. Vol. 11. 1300.
- Ellis W.N., Kuchlein J.H., Meuleman-ten Broeke E. The relation between stand vitality and leaf miner density in beech and common oak // *Entomologische Berichten*. 2001. Vol. 61 (1). P. 1–13.
- Hansson C. New records of Swedish Eulophidae and Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with data on host species // *Entomologisk Tidskrift*. 1987. Vol. 108. P. 167–173.
- Heckford R.J. Previously unrecorded food plants of three species of Microlepidoptera // *Entomologist's Record and Journal of Variation*. 1993. Vol. 105 (3–4). P. 93.
- Hering M. Blattminen von Spanien // *EOS, Revista Espanola de Entomologia*. 1936. Vol. 11. (4). P. 331–384.
- Hering E.M. Biology of the Leaf Miners. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1951. 520 p.
- Huisman K.J., Koster J.C. Nieuwe en interessante Microlepidoptera uit Nederland in hoofdzak van de jaren 1997 en 1998 (Lepidoptera) // *Entomologische Berichten*. 2000. Vol. 60 (11). P. 193–216.
- Jaworski T. Kibitnikowate (Lepidoptera: Gracillariidae) rezerwatu "Skarpa Ursynowska" w Warszawie // *Wiadomości Entomologiczne*. 2009. 28 (1). S. 53–60.
- Kollár J. The harmful entomofauna of woody plants in Slovakia // *Acta entomologica Serbica*. 2007. Vol. 12 (1). P. 67–79.
- Kollár J., Hrubík P. The mining species on woody plants of urban environments in the West Slovak area // *Acta entomologica Serbica*. 2009. Vol. 14 (1). P. 83–91.
- Krulikowsky L. Neues Verzeichnis der Lepidopteren des Gouvernements Kazan (östl. Russland) // *Deutsche entomologische Zeitschrift Iris*. 1908. Bd. 21 (3). S. 202–272.
- Lo Duca R., Massa B., Rizzo C. Importanza dei frammenti di habitat naturale per le comunità di fillofagi (Insecta Diptera, Lepidoptera et Hymenoptera) e loro parassitoidi (Hymenoptera Eulophidae) // *Atti della Accademia Roveretana degli Agiati*. 2002. Ser. 7. Vol. 2. B. 51–122.
- Matošević D., Pernek M., Dubravac T., Barić B. Istraživanje faune lisnih minera drvenastog bilja u Hrvatskoj // *Šumarski list*. 2009. Vol. 133 (7–8). S. 381–390.
- Matošević D., Pernek M., Županić M. Fauna lisnih minera hrastovima (*Quercus* spp.) u Hrvatskoj I njihova štetnost // *Šumarski list*. 2008. Vol. 132 (11–12). S. 517–527.
- Mendes C. Lepidopteros de Portugal. I. Lepidopteros dos arredores de Torres Vedras // *Broteria, Revista de Ciências Naturaes. Serie Zoologica*. 1910. Vol. 9. P. 110–129.
- Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelshtam M.Yu., Vasaitis R., Volkovitsh M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V. Invasive insect pest of forest and urban trees in Russia: origin, pathways, damage and management // *Forests*. 2022. Vol. 13 (4). P. 521.
- Olivella E. Aportació al coneixement dels lepidòpters minadors de Catalunya // *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*. 2000. Vol. 85. P. 18–27.
- Rajaci H., Aarvik L., Arnscheid W.R., Baldizzone G., Bartsch D., Bengtsson B.Å., Bidzilya O., Bucher P., Buchsbaum U., Buszko J., Dubatolov V.V., Erlacher S., Esfandiari M., de Feina J.J., Gaedike R., Gyulai P., Hausmann A., Haxaire J., Hobern D., Hofmann A., Ignatev N., Kaila L., Kallies A., Keil T., Kiss Á., Kitching I.J., Kum A., László G.M., Leraut G., Mally R., Matov A., Meineke J.-U., Melichar T., Mey W., Mironov V., Müller B., Naderi A., Nässig W.A., Naumann S., Nazari V., van Nieukerken E.J., Nuss M., Pöll N., Prozorov A.M., Rabieh M.M., Rákosy L., Rindoš M., Rota J., Rougerie R., Schintlmeister A., Shirvani A., Sihvonen P., Simonsen T.J., Sinev S.Yu., Skou P., Sobczyk T., Sohn J.-C., Tabell J., Tarmann G., Tokár Z., Trusch R., Varga Z., Volynkin A.V., Wanke D., Yakovlev R.V., Zahiri R., Zehzad P., Zeller H.C., Zolotuhin V.V., Karsholt O. Catalogue of the Lepidoptera of Iran // *Integrative Systematics: Stuttgart Contributions to Natural History*. 2023. Vol. 6 (Special Issue). P. 121–459.
- Šefrová H. Minující druhy řádu Lepidoptera na dřevinách arboreta mžlu v Brně – druhové složení, původ a vliv na zdravotní stav dřevin // *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. 2005. Vol. 53 (2). P. 133–142.
- Shaw M.R., Askew R.R. Ichneumonoidea (Hymenoptera) parasitic upon leaf-mining insects of the orders Lepidoptera, Hymenoptera and Coleoptera // *Ecological Entomology*. 1976. Vol. 1. P. 127–133.
- Skala H. Minen aus Steiermark, gesammelt von Fritz Hoffmann // *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft*. 1951. Bd. 36 (7–9). S. 119–126.
- Stolnicu A.-M. Leaf-mining insects encountered in the forest reserve of Hârboanca, Vaslui county // *Analele Științifice ale Universității "Al. I. Cuza" Iași, s. Biologia animal*. 2007. T. 53. P. 109–114.
- Szöcs J. Angaben über die minierenden Motten aus Budapest und Umgebung // *Folia Entomologica Hungarica. Rovartani Közlemények*. 1981. Vol. 42 (2). P. 209–220.
- Tomov R., Dimitrov S. Contribution to the leafmining fauna (Insecta) on *Quercus* spp. in Bulgaria // *Acta Entomologica Bulgarica*. 2007. Vol. 13. P. 29–34.
- Wrzesińska D. Insects mining leaves of English oak *Quercus robur* L. in Bydgoszcz and its vicinity // *Forest Research Papers*. 2017. Vol. 78 (4). P. 337–345.

TROPHIC SPECIALIZATION OF THE LEAF BLOTCH MINER MOTH *ACROCERCOPS BRONGNIARDELLA* (FABRICIUS, 1798) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2024 Ermolaev I.V.^{a, c, *}, Yatsenko I.O.^b, Rysin S.L.^b, Abdulkhakova A.A.^c

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

^b Tsytin Main Botanical Garden, RAS, Moscow, 127276, Russia

^c Udmurt State University, Izhevsk, 426034, Russia

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

An analysis of literature and original data on the trophic relationships of the leaf blotch miner moth, *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Lepidoptera, Gracillariidae) was performed. The leaf miner develops on 17 species of the genus *Quercus* L. (*Q. castaneifolia*, *Q. cerris*, *Q. coccifera*, *Q. dalechampii*, *Q. faginea*, *Q. ilex*, *Q. ithaburensis*, *Q. lusitanica*, *Q. macranthera*, *Q. montana*, *Q. mongolica*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, *Q. robur*, *Q. rubra*, *Q. suber*) of the family Fagaceae; i. e., it is a narrow oligophage. The oak *Q. montana* was reported as a food plant for the first time. The main forage plant of the miner in Europe is *Q. robur*.

An experimental assessment of the average *A. brongniardella* mine area with changes in the miner ecological density was carried out during 2023 in a floodplain oak forest (*Quercus robur* L.) of Siva River, Votkinsk District, Udmurt Republic. At the ecological density of one *A. brongniardella* caterpillar per leaf, the mine area on *Q. robur* averages 499.1 ± 22.5 mm². With an increase in ecological density, this area significantly decreases.

Key words: trophic specialization, miner, *Quercus*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КИТАЙСКОГО МОХНАТОРУКОГО КРАБА *ERIOCHEIR SINENSIS* H. MILNE EDWARDS, 1853 В БАССЕЙНЕ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

© 2024 Ивин В.В.

Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»), Санкт-Петербург, 199053, Россия
e-mail: victor.ivin@gmail.com

Поступила в редакцию 05.04.2023. После доработки 25.07.2024. Принята к публикации 11.08.2024

Представлены новые данные о распространении чужеродного вида – китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* в бассейне восточной части Финского залива Балтийского моря. Подтверждён факт повсеместного наличия *E. sinensis* в донных сообществах. В период с 2021 по 2023 г. отмечены находки 81 особи взрослого мохнаторукого краба; 32 из которых исследованы в лаборатории. Среди исследованных особей преобладали самцы; соотношение полов (самцы: самки) составило 3.6:1.0; самок с наружной икрой не обнаружено. Ширина карапакса исследованных крабов ($n = 32$) изменялась от 46.6 до 85.0 мм; составляя в среднем 63.2 ± 1.7 мм. Самцы были незначительно крупнее самок, однако статистически значимых различий в ширине карапакса между самцами и самками не выявлено. Обсуждаются вопросы о происхождении крабов, обитающих в восточной части Балтийского моря и о возможности натурализации данного вида в бассейне восточной части Финского залива Балтийского моря. Делается вывод о необходимости систематического мониторинга *E. sinensis* в бассейне Финского залива.

Ключевые слова: *Eriocheir sinensis*, китайский мохнаторукий краб, Финский залив, Балтийское море, биологические инвазии, распространение, размерно-половой состав, адаптация, натурализация.
DOI:10.35885/1996-1499-17-3-113-125

Введение

Китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 является одним из наиболее успешных вселенцев и входит в список наиболее опасных инвазивных видов Мира [Gollasch, 2011; Самые опасные..., 2018]. Его естественный ареал, до начала широкомасштабного распространения, простирался вдоль материкового побережья Азии – от Жёлтого моря на юге до Японского моря на севере [Veilleux, de Lafontaine, 2007].

Расселение *E. sinensis* по всему свету является классическим примером непреднамеренной интродукции организмов. В начале XX столетия, с судовыми балластными водами китайский мохнаторукий краб был завезён в Северную Европу, откуда интродуцирован по всему свету. Современный ареал вида простирается от Португалии, Германии и Франции до Швеции, Финляндии и Польши; охватывает бассейны Средиземного, Чёрного и Каспийского морей, вид известен на Британ-

ских островах и в Северной Америке [Cohen, Carlton, 1997; Bentley, 2011; Gollasch, 2011].

Китайский мохнаторукий краб является катадромным организмом, взрослые особи которого обитают в пресных водоёмах, а их нерест и личиночное развитие происходят в морских и солоноватых водах. За время жизненного цикла краб совершает нагульные и нерестовые миграции на значительные расстояния [Cohen, Weinstein, 2001].

Нерестовые миграции взрослых крабов из пресных вод в солоноватые происходят в осенне-зимний период [Veilleux, de Lafontaine, 2007; Dittel, Epifanio, 2009]. После спаривания самки мигрируют в более солёные части эстуария, где ранней весной происходит вылупление планктонных личинок, развивающихся весной-летом в течение около 90 суток [Anger, 1991; Montú et al., 1996]. За это время личинки проходят ряд стадий: короткая не питающаяся стадия презоза (prezoea), или предличинка, пять личиноч-

ных стадий зоэа (zoea I–V) и одна стадия мегалопа (megalopa), или пост-личинка [Anger, 1991; Montú et al., 1996]. По завершении стадии мегалопы, личинки оседают на дно, где в конце лета – начале осени превращаются в молодь краба, которая начинает нагульную миграцию вверх по течению [Rudnick et al., 2005].

Продолжительность жизни *E. sinensis* зависит от условий среды и варьирует от одного до пяти лет. Эта изменчивость связана со временем, необходимым для достижения зрелости и репродуктивной активности, поскольку краб нерестится только один раз и погибает после размножения [Veilleux, de Lafontaine, 2007]. В Китае, в границах естественного ареала, продолжительность жизни *E. sinensis* составляет от одного до трёх лет [Jin et al., 2001, 2002]. За пределами естественных местообитаний, в Северной Европе, например, считается, что продолжительность полового созревания краба варьирует от четырёх до пяти лет [Gollasch, 1999; Rainbow et al., 2003; Herborg et al., 2003, 2005].

Первые за пределами естественного ареала *E. sinensis* был отмечен в 1912 г. в р. Аллер, притоке р. Везер в Германии [Panning, 1939]. Далее, через Кильский канал краб проник в Балтийское море [Panning, 1939] и к 1933 г. появляются сообщения о его первых находках в Финском заливе у южного побережья Финляндии и под Выборгом [Herborg et al., 2003; Ojaveer et al., 2007].

В настоящее время, находки *E. sinensis* отмечаются по всему Балтийскому морю: в Дании, Германии, Швеции, Польше, Литве, Латвии, Эстонии, Финляндии и России, но наибольшая встречаемость этого вида отмечается вдоль южного побережья [Herborg et al., 2003, 2007; Ojaveer et al., 2007; Zaiko et al., 2011].

Китайский мохнаторукий краб регулярно отмечается в российских водах Балтийского моря – в восточной части Финского залива, включая Невскую губу [Panov et al., 2002; 2003], известны находки этого вида в р. Нева [Panov, 2006], в Ладожском [Panov, 2006] и Онежском [Шкляревич, Кучко, 2018] озёрах.

Однако, если до начала 2010-х гг., здесь отмечались лишь единичные находки это-

го вида [Panov, 2006; The Gulf of Finland..., 2016], то в последнее десятилетие участились сообщения рыбопромышленников и рыбаков-любителей о поимке мохнаторуких крабов как в Финском заливе, так и в пресных водоёмах и водотоках бассейна Балтийского моря.

Первоочередной целью настоящего исследования является получение актуальных данных о распространении китайского мохнаторукого краба в районе исследования, его размерно-половой структуре и оценка возможности натурализации данного вида в бассейне восточной части Финского залива Балтийского моря.

Материал и методика

Контрольный лов мохнаторукого краба выполняли в 2021–2023 гг. в прибрежной части Финского залива с применением донных ставных ловушек и донных ставных сетей в соответствии с методами учёта, принятыми в Японском море, где этот вид является промысловым [Колпаков, Семенькова, 2012]. Всего выполнена 21 ловушечная и 3 сетных станций в разных частях Финского залива. В дополнение к контрольному лову, выполнен мониторинг социальных сетей и опрос рыбаков-любителей, рыбопромышленников и водолазов; в ходе которого осуществлён сбор дополнительной информации о местах нахождения мохнаторукого краба и его обилии в бассейне Финского залива. В настоящем исследовании учитывались сообщения, сопровождающиеся фото- и/или видеофиксацией находок крабов.

В ходе общения с референтными группами в лабораторию были переданы 32 особи *E. sinensis*, для которых выполнена морфометрия и определён пол. Пол краба определяли по форме абдомена [Guo et al., 1997]. Для выявления полового диморфизма использован U-тест Манна – Уитни – непараметрический аналог критерия Стьюдента.

Результаты

Контрольный лов, выполненный на 24 станциях в Финском заливе с использованием донных ставных ловушек и донных ставных сетей не принёс ожидаемого результата – не

удалось поймать ни одного краба. Вместе с тем значительный объём материала получен при взаимодействии с рыбопромышленниками, рыбаками-любителями и водолазами.

Первое в 2021 г. сообщение о поимке китайского мохнаторукого краба, оказавшегося взрослой самкой, поступило 14 марта от рыбака, занимавшегося любительским подлёдным ловом в районе маяка Толбухин, мористее дамбы комплекса защитных сооружений Санкт-Петербурга от наводнений (КЗС), расположенной в Финском заливе (табл. 1). Последняя находка сделана 26 сентября 2023 г. в нижнем течении р. Луга, впадающей в Лужскую губу Финского залива, при промышленном лове рыбы ставными сетями (табл. 1). Всего, в 2021–2023 гг., отмечены находки 81 особи *E. sinensis* (рис. 1; табл. 1).

Большинство находок китайского мохнаторукого краба являлись единичными случаями поимки их рыбаками-любителями и подводными охотниками. Однако, в конце апреля, во второй половине мая и в середине сентября 2021 г. отмечены три массовые находки. Так, в конце апреля 2021 г., при водолажном осмотре судопропускных ворот

КЗС, на глубине 15.0 м было обнаружено 13 особей *E. sinensis* (табл. 1). Вторая и третья массовые находки мохнаторуких крабов зафиксированы во второй половине мая и в середине сентября 2021 г. в прибрежной части Нарвского залива (23 особи) и Лужской губы (10 особей) при промышленном лове рыбы ставными сетями (табл. 1, рис. 1, 2).

Наряду с крабами, выловленными в Финском заливе, отмечены находки пяти особей, сделанные в р. Луга и в искусственном пруду в Ленинградской обл., образовавшемся на месте песчаного карьера. В двух случаях крабы найдены на удалении более 60 км от Финского залива.

Одним из важных биологических показателей, характеризующих состояние популяции, является соотношение самцов и самок. За три года исследований было зарегистрировано гораздо больше самцов, чем самок краба. Из 32 особей, у которых был определён пол, самцы (М) составляли 25 экз. (или 78.1%), самки (F) – 7 экз. (21.9%). Таким образом, соотношение полов (М:F) составило 3.6 : 1.0; самок с наружной икрой не обнаружено.

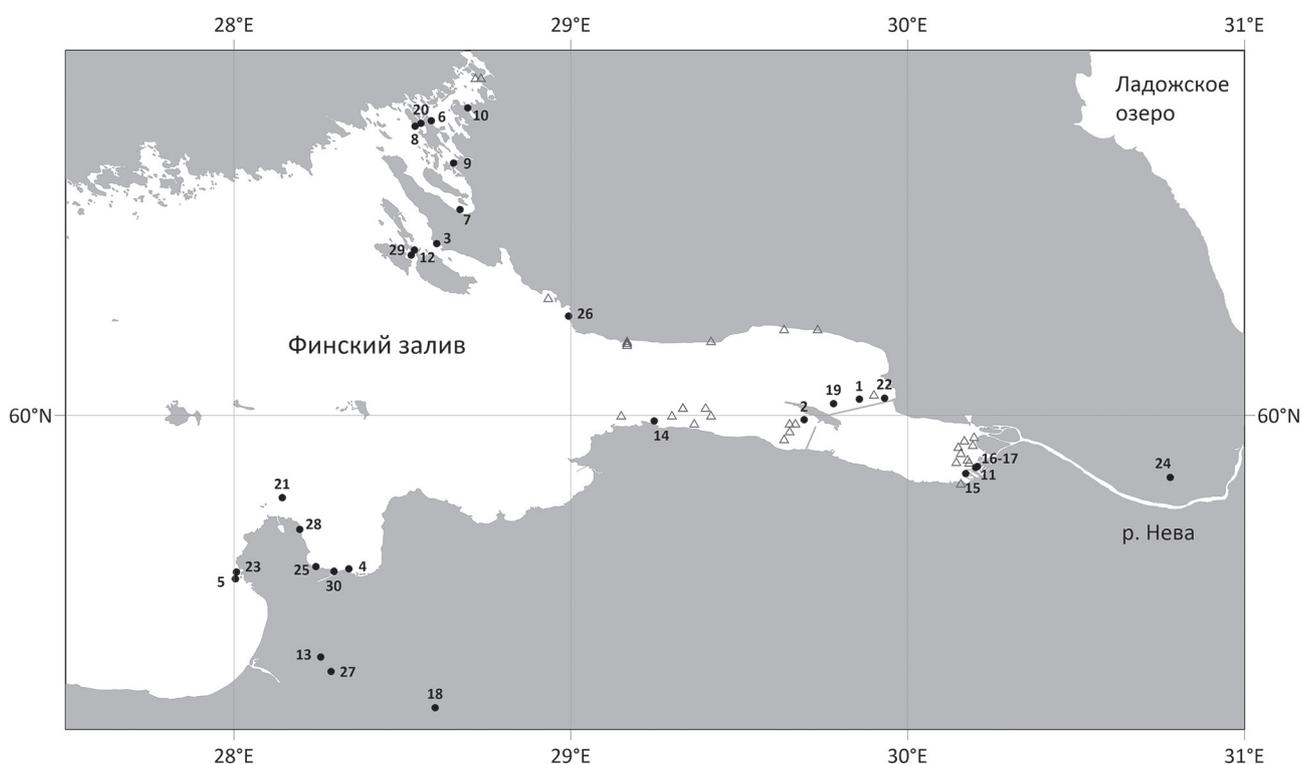


Рис. 1. Схема находок китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* в восточной части Финского залива Балтийского моря. Треугольные метки – находки 2002–2005 гг. (по: [Ранов, 2006]); круглые – находки 2021–2023 гг.; нумерация соответствует данным табл. 1.

Таблица 1. Координаты находок китайского мхнаторукого краба *Eriocheir sinensis* в бассейне восточной части Финского залива Балтийского моря в 2021–2023 гг.

№	Дата	Широта (с. ш.)	Долгота (в. д.)	Глубина, м	Кол-во	Район
1	14.03.2021	60°02.4'	29°33.8'	3.0	1	Финский зал., район маяка Толбухин
2	28.04.2021	59°59.5'	29°41.6'	15.0	13	Финский зал., створ ворот КЗС
3	19.05.2021	60°21.9'	28°36.1'	3.0	1	Выборгский зал., г. Приморск
4	26.05.2021	59°40.4'	28°20.4'	1.5	1	Лужская губа
5	15.05.2021–29.05.2021	59°39.2'	28°00.2'	2.0	23	Нарвский залив
6	01.06.2021	60°37.5'	28°35.2'	3.0	2	Выборгский зал., г. Высоцк
7	11.06.2021	60°26.2'	28°40.3'	3.0	1	Выборгский зал., п. Прибылово
8	12.06.2021	60°36.8'	28°32.3'	1.5	1	Выборгский зал.
9	24.06.2021	60°32.1'	28°39.1'	3.0	1	Выборгский зал., п. Советский
10	08.07.2021	60°39.2'	28°41.7'	1.5	1	Выборгский зал., бух. Тихая
11	10.07.2021	59°53.4'	30°12.1'	8.0	1	Невская губа, о. Канонерский
12	17.07.2021	60°21.1'	28°32.2'	3.0	1	Выборгский зал., пр. Бьёркесунд
13	12.08.2021	59°29.2'	28°15.5'	2.0	1	р. Луга, д. Орлы, на удалении 33 км от Финского зал.
14	14.08.2021	59°59.3'	29°14.9'	1.0	1	Финский зал., бух. Чёрная Лахта
15	18.08.2021	59°52.6'	30°10.3'	2.0	1	Невская губа, безымянное озеро
16	19.08.2021	59°53.5'	30°12.4'	7.0	1	Невская губа, о. Канонерский
17	25.08.2021	59°52.2'	30°10.5'	1.5	1	Невская губа, безымянное озеро
18	29.08.2021	59°23.0'	28°35.8'	3.0	1	р. Луга, г. Кингисепп, на удалении 61 км от Финского зал.
19	05.09.2021	60°02.0'	29°53.7'	1.5	1	Финский зал., район дамбы КЗС
20	10.09.2021	60°37.2'	28°33.3'	3.0	2	Выборгский зал., г. Высоцк
21	15.09.2021	59°49.5'	28°08.6'	2.0	10	Лужская губа
22	10.10.2021	60°02.2'	29°55.9'	1.5	1	Финский зал., район дамбы КЗС
23	19.10.2021	59°40.0'	28°00.4'	3.0	4	Нарвский залив
24	04.11.2021	59°52.1'	30°46.8'	0.5	1	д. Манушкино, Ленинградская обл., на удалении 70 км от Финского зал.
25	07.11.2021	59°40.7'	28°14.6'	2.5	3	устье р. Выбья, Лужская губа
26	01.04.2022	60°12.6'	28°59.6'	3.0	2	Финский зал., п. Озерки
27	01.10.2022	59°27.3'	28°17.3'	2.5	1	р. Луга, д. Манновка, на удалении 36 км от Финского зал.
28	29.05.2023	59°45.5'	28°11.8'	0.0	1	д. Липово, Лужская губа
29	25.08.2023	60°20.4'	28°31.6'	0.8	1	Выборгский зал., о-ва Берёзовые
30	26.09.2023	59°40.0'	28°17.9'	3.0	1	р. Луга, п. Усть-Луга

Таблица 2. Ширина карапакса китайского мхнаторукого краба *Eriocheir sinensis* в бассейне восточной части Финского залива Балтийского моря в 2021–2023 гг.

	Все особи	Самцы	Самки
Количество особей	32	25	7
Размах параметра, мм	46.6 – 85.0	50.0 – 85.0	46.6 – 63.0
Среднее значение, М ± SE	63.2 ± 1.7	64.5 ± 1.8	56.1 ± 3.0

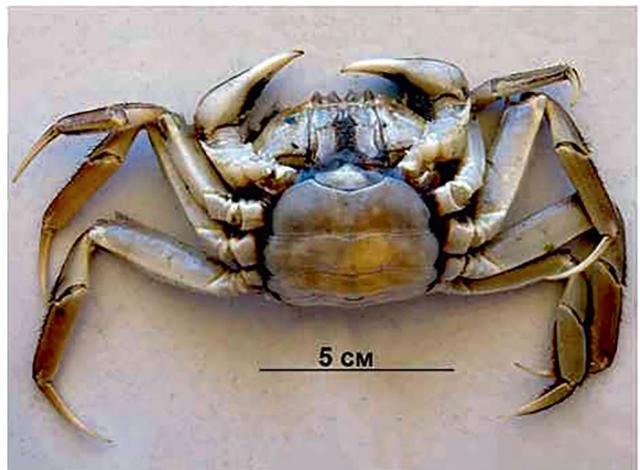
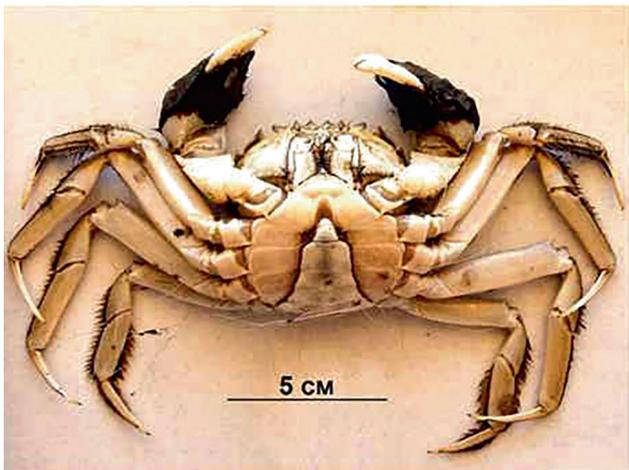


Рис. 2. Внешний вид самца (А) и самки (Б) китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis*, выловленного в восточной части Финского залива Балтийского моря в 2021 г.

Ширина карапакса всех исследованных особей ($n = 32$) изменялась от 46.6 до 85.0 мм; составляя в среднем 63.2 ± 1.7 мм. Самцы были незначительно крупнее самок (табл. 2); тем не менее, статистически значимых различий в ширине карапакса между самцами и самками не выявлено (U-тест: $U = 38.0$; $p > 0.05$).

Обсуждение

Распространение и обилие краба в районе исследования

Настоящее исследование показывает, что единичные особи *E. sinensis* практически повсеместно присутствуют в бассейне восточной части Финского залива, по крайней мере, в течение последних двух десятилетий. Следует также отметить, что в российских водах, как и по всему побережью Балтийского моря [Panov, 2003; 2006; Ojaveer и др., 2007; Drotz et al., 2010; Wójcik-Fudalewska, Normant-

Saremba, 2016], в эти десятилетия наблюдалось увеличение числа находок этого вида.

К сожалению, мы не можем сравнивать количество находок, сделанных в российских водах и водах сопредельных государств. Поскольку количество сообщений о таких находках в большой степени зависит как от величины промыслового усилия в каждом регионе, так и от «доброй воли» рыбаков, сообщающих о своих находках. Кроме того, это увеличение может быть связано с растущей осведомлённостью рыбаков, сообщающих о поимке краба в прилове.

Таким образом, невозможно сделать вывод о том, что численность мохнаторукого краба в водах восточной части Балтийского моря достоверно увеличивается.

Размер краба

В Китае, в местах естественного обитания, ширина карапакса крабов обычно не

превышает 75 мм [Wang et al., 2006; Xue et al., 2022; Xu et al., 2024]; тогда как за пределами естественного ареала, у побережья Великобритании и в реках Германии, ширина панциря *E. sinensis* может достигать 90-100 мм [Wall, Limbert, 1983; Rudnick et al., 2000; Veldhuizen, 2001; Herborg et al., 2003].

В настоящем исследовании, ширина карапакса крабов варьировала от 46.6 до 85 мм, что соответствует размерам особей, обитающих в прибрежных водах Швеции, Германии, Латвии, Финляндии и Польши [Herborg et al., 2003; Ojaveer et al., 2007; Drotz et al., 2010; Czerniejewski et al., 2012; Wójcik, Normant, 2014]. Хотя различия в ширине карапакса самцов и самок не были статистически значимыми, полученные результаты подтверждают наличие полового диморфизма этого вида [Семенькова, 2003; Czerniejewski, Wawrzyniak, 2006; Czerniejewski et al., 2007; Dittel, Epifanio, 2009; de Giosa et al., 2013; Wójcik-Fudalewska, Normant-Saremba, 2016].

Соотношение полов

Соотношение полов в популяции *E. sinensis*, обычно близко к равному, что наблюдается в большинстве европейских регионов [Normant et al., 2002; Herborg et al., 2003; Czerniejewski, Wawrzyniak, 2006; Ojaveer et al., 2007; Garcia-de-Lomas et al., 2010; Brodin, Drotz, 2014; Anastácio et al., 2018]. Вместе с тем известно, что половой состав мохнаторуких крабов подвержен значительной пространственно-временной изменчивости в период нерестовых и нагульных миграций; также он зависит от размерного состава популяции – среди крупных особей наиболее часто встречались самцы, что связано с большей продолжительностью их жизни и большей активностью, позволяющей совершать миграции на дальние расстояния [Kobayashi, Matsuura, 1995].

В настоящем исследовании соотношение самцов и самок составило 3.6 : 1.0. Аналогичное соотношение с заметным преобладанием самцов наблюдалось в Великобритании [Morrison et al., 2013] при исследовании мохнаторукого краба в р. Темза; в Польше, в Гданьском заливе [Wójcik-Fudalewska, Normant-Saremba, 2016]; у побережья Финляндии, в восточной

части Финского залива [Ojaveer et al., 2007] и в некоторых районах российских вод Японского моря [Колпаков, Семенькова, 2012].

Происхождение крабов, обитающих в восточной части Балтийского моря

Единого мнения о происхождении мохнаторуких крабов, вылавливаемых в восточной части Балтийского моря, не существует [Ojaveer et al., 2007]. Но важно обратить внимание на отсутствие мелких особей с шириной карапакса менее 45 мм. Аналогичная картина наблюдается в других исследованиях, выполненных в восточной Балтике [Normant et al., 2000; Herborg et al., 2003; Czerniejewski, Wawrzyniak, 2006; Czerniejewski et al., 2007, 2010, 2012; Wójcik, Normant, 2014], где отсутствовали экземпляры с шириной карапакса менее 40 мм.

Это указывает на отсутствие устоявшейся популяции этого вида в восточной части Финского залива, подобного другим регионам Балтийского моря, а также на постоянный приток особей из других европейских популяций. Китайский мохнаторукий краб известен своей способностью мигрировать на большие расстояния. Так, в местах естественного обитания молодь краба совершает нагульные миграции на расстояние до 1400 км от моря вверх по течению рек [Gollasch, 1999; Cohen, Weinstein, 2001]. Также известно, что в своих миграциях он может перемещаться по суше на расстояние до 750 км [Gollasch, 1999; Cohen, Weinstein, 2001; Herborg et al., 2003].

Считается, что ближайшие к району исследования устоявшиеся популяции мохнаторукого краба находятся в Германии, в эстуариях рек Эльба и Везер, и возможно, в районе Датских проливов [Семенькова, 2003; Herborg et al., 2007; Wójcik-Fudalewska, Normant-Saremba, 2016]. Молекулярные исследования показали интенсивный поток генов между популяциями китайского краба, обитающими в Северном и Балтийском морях [Herborg et al., 2007; Otto, 2012]. Поэтому можно предположить, что особи, найденные в районе исследования, происходят из устоявшейся популяции Северного моря [Czerniejewski et al., 2012], подтверждая гипотезу о миграции крабов из Северного моря в Балтийское.

Полагают, что маршрут миграции *E. sinensis* из Северного моря в Балтийское пролегал через Кильский канал, вдоль побережья Дании и Датских проливов, Каттегат и Скагеррак [Pienimäki, Leppäkoski, 2004; Herborg et al., 2007; Ojaveer et al., 2007]. Миграция краба в районы Финского залива может быть связана с наличием здесь доступной еды, отсутствием конкуренции и давления хищников, а высокая выживаемость особей обусловлена высокой адаптивностью этого вида [Panning, 1939; Anger, 1991; Montú et al., 1996; Veilleux, de Lafontaine, 2007; Dittel, Epifanio, 2009; Jakubowska, Normant, 2011; Sui et al., 2011; Normant et al., 2012]. Кроме того, наблюдаемая миграция крабов в район восточной Балтики может быть связана с тем, что солоноватые воды с солёностью менее 7‰ биоэнергетически более «выгодны» для взрослых особей *E. sinensis*, чем солёные воды западной Балтики и Северного моря; поскольку требуют меньших затрат на обмен веществ [Normant et al., 2012].

Помимо особенности размерного состава крабов, обитающих в районе исследования, в пользу их миграции из европейских популяций свидетельствует половой состав, характеризующийся преобладанием самцов, обладающих большей скоростью передвижения и продолжительностью жизни [Kobayashi, Matsuura, 1995].

Наряду с активной миграцией взрослых особей, возможен перенос ювенилов в обрастании корпусов судов [Panov et al., 2007; Shakirova et al., 2007], поскольку известны находки молодых особей *E. sinensis* в пустых домиках усоногих раков на корпусах судов [Gollasch, Rosenthal, 2006; Gollasch, 2006].

Также возможен перенос личинок мохнаторукого краба с балластными водами между Северным морем и западной Балтикой [Pienimäki, Leppäkoski, 2004; Herborg et al., 2007; Ojaveer et al., 2007]. Что касается переноса краба с балластными водами судов, курсирующих между портами Северного моря и восточной Балтики, то он крайне маловероятен из-за низкой солёности последней. Хорошо известно, что Балтийское море характеризуется солоноватыми водами, занимающими более 60% его акватории. Солёность поверхностных

вод варьирует здесь от 5‰ до 8‰, что принято считать нормальной солёностью Балтики. На севере Ботнического залива и в восточной части Финского залива, эта величина постепенно снижается до 0‰. И лишь в западной части Балтики, в зоне влияния солёных вод Северного моря, на площади менее 5% его акватории, солёность составляет от 22‰ до 26‰. Солёность придонных вод изменяется от 30‰ в западной Балтике до 13‰ в центральной её части, постепенно снижаясь до 0‰ в Ботническом и Финском заливах [Lehmann et al., 2002; Аладин, Плотников, 2013].

Известно, что основными факторами, лимитирующими половое созревание, личиночное развитие и, как следствие, распространение мохнаторуких крабов, является температура и солёность. Считается, что для созревания крабов требуется солёность более 8‰; а личиночное развитие невозможно при температуре менее 15 °С и солёности ниже 15‰ [Anger, 1991; Cohen, Weinstein, 2001]. Принимая во внимание низкую солёность Балтийского моря, возможность размножения *E. sinensis* на большей его акватории считается крайне маловероятной [Ojaveer et al., 2007].

Маловероятность вселения китайского мохнаторукого краба в восточную Балтику с балластными водами подтверждается отсутствием до настоящего времени опубликованных данных о нахождении его личинок в мезопланктоне Балтийских вод.

Судьба мохнаторуких крабов, обитающих в восточной части Балтийского моря

Единого мнения о дальнейшей судьбе *E. sinensis* в Финском заливе не существует. Вместе с тем обсуждается три возможных сценария [Ojaveer et al., 2007]:

1. Крабы возвращаются для нереста на юго-восток Северного моря;
2. Крабы адаптировались к низкой солёности, способны здесь размножаться;
3. Крабы погибают без размножения.

Первый сценарий с обратной миграцией в места размножения, расположенные в более полутора тысячах километров от Финского залива, выглядит маловероятным вследствие значительных энергетических затрат на её осуществление. Тем не менее известно, что

и другие виды крабов совершают не менее протяжённые миграции [Marukawa, 1933; Aguilara et al., 2005], что не позволяет исключать данный сценарий окончательно.

На уровне спекулятивных рассуждений можно оценить время, необходимое для совершения подобной миграции. Расстояние от эстуария р. Эльба, где находится ближайшая устоявшаяся популяция *E. sinensis* до Лужской губы Финского залива, где в настоящем исследовании наиболее часто регистрировались находки мохнаторукого краба (через Кильский канал и вдоль юго-восточного побережья Балтики) составляет около 1700 км. В экспериментах с мечением крабов установлена средняя скорость их миграции, составляющая от 11.5 до 18.1 км/сутки [Herborg et al., 2003].

Таким образом, простой расчёт показывает, что на преодоление искомого расстояния крабу потребуется от 3.5 до 5.0 месяца, что не кажется непреодолимой задачей. Более того, как уже отмечалось выше, в пределах своего естественного ареала, крабы совершают нагульные и нерестовые миграции на вполне сопоставимые расстояния [Gollasch, 1999; Cohen, Weinstein, 2001].

Второй сценарий с размножением краба в Финском заливе выглядит довольно фантастично, но он основан на способности организмов адаптироваться к новой среде. Адаптация может быть, как краткосрочным (например, в экстремальных условиях), так и долгосрочным процессом, объединяющим все аспекты биологии животных, включая их поведение, морфологию, биохимию и физиологию [Willmer et al., 2005]. Так, исследования различных популяций одного и того же вида организмов показали, что существуют внутривидовые различия, позволяющие особям таких «физиологических рас» проникать в среду обитания, совершенно отличную по солёности или ионному составу от среды обитания других популяций [Harris, Aladin, 1997; Орлова, 2011].

Известно, например, что после глобального расселения китайского мохнаторукого краба, отмечена его адаптация к низкой температуре и солёности. Таким механизмом адаптации стало появление дополни-

тельных личиночных стадий и увеличение продолжительности их развития. При неблагоприятных условиях окружающей среды могут наблюдаться шестая стадия зоеа (zoea VI) и вторая стадия мегалопы (megalopa II) [Anger, 1991; Montú et al., 1996; Otto, Brandis, 2011; Otto, 2012; Kamanli, 2017]. Наряду с этим, в ходе лабораторных исследований выявлена синергетическая связь между температурой и солёностью. Установлено, что повышение температуры воды может привести не только к увеличению выживаемости личинок, но и повышению их устойчивости к низкой солёности [Anger, 1991]. Таким образом, глобальные климатические изменения и сопровождающее их повышение температуры вод, создают предпосылки дальнейшей адаптации и натурализации крабов на Балтике.

Подтверждением адаптационных процессов могут служить сообщения о случаях спаривания китайского краба при солёности менее 8‰ [Czerniejewski et al., 2012] и находки половозрелых самок *E. sinensis*, как с яйцами в яйцеводах, так и с наружной икрой на плеоподах при солёности от 0 до 8‰ [Normant et al., 2002; Shakirova et al., 2007; Herborg et al., 2007; Wójcik, Normant, 2014].

Таким образом, имеющиеся данные показывают, что низкая солёность восточной части Балтийского моря уже не препятствует половому созреванию, спариванию и оплодотворению *E. sinensis*. Однако, до сих пор нет ясности, позволит ли такой уровень солёности завершить эмбриональное и личиночное развитие [Wójcik, Normant, 2014].

Третий сценарий с гибелью краба без размножения на сегодняшний день выглядит наиболее реалистично, поскольку нет никаких подтверждений развития событий по второму сценарию – отсутствие опубликованных данных о нахождении личинок мохнаторукого краба в меропланктоне восточной Балтики и отсутствие в бентосных сборах молоди краба с размером менее 30 мм.

Необходимость мониторинга краба в Финском заливе

Китайский мохнаторукий краб является крупнейшим ракообразным Балтийского

моря. В Северной Европе, в районах с устойчивой популяцией, численность молодого вида способны регулировать хищные рыбы, водоплавающие птицы, водные и полуводные млекопитающие [Panning, 1939; Veldhuizen, Nieb, 1998; Clark, 2011]. Однако в Финском заливе, куда краб попадает во взрослом состоянии, с шириной карапакса более 45 мм, наличие естественных врагов маловероятно.

Исследуемый вид всеяден и питается разнообразными донными беспозвоночными [Webster et al., 2015; Wójcik et al., 2015; Taylor, Dunn, 2018], в результате чего может представлять угрозу для аборигенных видов бентоса и ихтиофауны; поскольку он охотно поедает икру рыб, предпочитая лососёвых, уничтожает кормовую базу местных гидробионтов.

Именно поэтому, увеличение его численности и дальнейшее расселение могут вызвать непредсказуемые последствия для водных экосистем и рыбохозяйственного потенциала региона. В связи с возможной опасностью, связанной с увеличением численности *E. sinensis*, необходимо проведение систематического мониторинга его распространения в водоёмах бассейна Финского залива, количественных характеристик и частоты встречаемости.

Первоочередной целью этого мониторинга является наблюдение за распространением и состоянием численности краба и, на основе данных наблюдений, оценка их текущего состояния и многолетней динамики. Долгосрочными целями могут быть прогнозирование динамики популяции *E. sinensis* и разработка стратегий управления численностью.

Благодарности

Автор благодарен всем рыбакам-любителям, рыбоводыбчикам и водолазам, сообщившим о поимке мохнаторуких крабов и передавшим улов в лабораторию. Особая благодарность Председателю Санкт-Петербургской региональной общественной организации «Питерский клуб рыбаков» Т.И. Ортиковой за помощь в организации опроса референтных групп.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Аладин Н.В., Плотников И.С. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей и формы существования гидросферы // Труды Зоологического института РАН. 2013. Т. 317. № S3. С. 7–21.
- Колпаков Н.В., Семенькова Е.Г. Японский мохнаторукий краб Приморья. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2012. 160 с.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46. DOI:10.17816/ecogen9333-46
- 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.
- Семенькова Е.Г. Обзор исследований биологии китайского мохнаторукого краба (*Eriocheir sinensis*) // Известия ТИНРО. 2003. Т. 135. С. 122–137.
- Шкляревич Г.А., Кучко Т.Ю. Китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis* осваивает новый ареал обитания // Вестник МГТУ (Мурманск). 2018. Т. 21. № 2. С. 371–374.
- Aguilara R., Hines A.H., Wolcott T.G., Wolcott D.L., Kramer M.A., Lipcius R.N. The timing and route of movement and migration of post-copulatory female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun, from the upper Chesapeake Bay // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2005. Vol. 319. No. 1–2. P. 117–128. DOI:10.1016/j.jembe.2004.08.030
- Anastácio P.M., Marques M., Águas M., Wójcik-Fudalewska D., Normant-Saremba M. Population structure and reproductive status of the invasive *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Varunidae) in the Tagus estuary (Portugal) // Limnetica. 2018. Vol. 37. No. 1. P. 47–59. DOI:10.23818/limn.37.05
- Anger K. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Grapsidae) // Marine Ecology-Progress Series. 1991. Vol. 72. No. 1/2. P. 103–110.
- Bentley M.G. The global spread of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* / Galil B., Clark P., Carlton J. (eds). In the wrong place – Alien marine crustaceans: distribution,

- biology and impacts. *Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology*. Springer Science. 2011. Vol. 6. P. 107–127. DOI:10.1007/978-94-007-0591-3_3
- Brodin T., Drotz M.K. Individual variation in dispersal associated behavioral traits of the invasive Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*, H. Milne Edwards, 1854) during initial invasion of Lake Vänern, Sweden // *Current Zoology*. 2014. Vol. 60. No. 3. P. 410–416. DOI:10.1093/czoolo/60.3.410
- Clark P.F. The commercial exploitation of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* in the River Thames, London: Damned if we don't and damned if we do / Galil B.S., Clark P.F., Carlton J.D. (eds). In the wrong place – Alien marine crustaceans: distribution, biology and impacts. *Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology*. Springer Science. 2011. Vol. 6. P. 537–580. DOI:10.1007/978-94-007-0591-3_19
- Cohen A.N., Carlton J.T. Transoceanic transport mechanisms: introduction of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, to California // *Pacific Sciences*. 1997. Vol. 51. No. 1. P. 1–11.
- Cohen A.N., Weinstein A. The Potential Distribution of Chinese Mitten Crabs (*Eriocheir sinensis*) in selected waters of the Western United States with U.S. Bureau of Reclamation Facilities // *Tracy Fish Collection Facilities Studies*. 2001. Vol. 21. P. 1–61.
- Czerniejewski P., Domagala J., Wawrzyniak W., Czerniawski R. Mating behaviour of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*, H. Milne Edwards, 1853) in the Odra estuary: Preliminary results // *Baltic Coastal Zone. Journal of Ecology and Protection of the Coastline*. 2012. Vol. 16. No. 1. P. 89–96.
- Czerniejewski P., Rybczyk A., Wawrzyniak W. Diet of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, and potential effects of the crab on the aquatic community in the River Odra/Oder estuary (N.-W. Poland) // *Crustaceana*. 2010. Vol. 83. No. 2. P. 195–205.
- Czerniejewski P., Wawrzyniak W. Seasonal changes in the population structure of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards) in the Odra/Oder Estuary // *Crustaceana*. 2006. Vol. 79. No. 10. P. 1167–1179. DOI:10.1163/156854006778859588
- Czerniejewski P., Wawrzyniak W., Pasewicz W., Beldowska A. A comparative analysis of two allochthonous populations of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853) from the Szczecin Lagoon (NW Poland) and San Francisco Bay (US west coast) // *Oceanologia*. 2007. Vol. 49. No. 3. P. 353–367.
- de Giosa M., Czerniejewski P., Tanski A. Sexual dimorphism in the relative growth of the claw weight of adult Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*). A generalized least squares approach // *Italian Journal of Zoology*. 2013. Vol. 80. No. 2. P. 222–226. DOI:10.1080/11250003.2013.775364
- Dittel A.I., Epifanio C.E. Invasion biology of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*: A brief review // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009. Vol. 374. No. 2 P. 79–92. DOI:10.1016/j.jembe.2009.04.012
- Drotz M., Berggren M., Lundberg S., Lundin K., von Proschwitz T. Invasion routes, current and historical distribution of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853) in Sweden // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. No. 4 P. 387–96. DOI:10.3391/ai.2010.5.4.08
- Garcia-de-Lomas J., Dana E., Lopez-Santiago J., Gonzalez R., Ceballos G., Ortega F. Management of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (H. Milne-Edwards, 1853) in the Guadalquivir Estuary (Southern Spain) // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. No. 3. P. 323–330. DOI:10.3391/ai.2010.5.3.11
- Gollasch S. *Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards, 1854), the Chinese mitten crab / Gollasch S., Minchin D., Rosenthal H., and Voigt M. (eds). *Exotics across the ocean. Case histories on introduced species: their general biology, distribution, range expansion and impact*. 1999. Logos-Verlag, Berlin, Germany. P. 55–61.
- Gollasch S. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Eriocheir sinensis* // *Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS* // (www.nobanis.org.). 2011. Date of access 05/04/2023.
- Gollasch S. Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters // *Helgoland Marine Research*. 2006. Vol. 60. No. 2. P. 84–89. DOI:10.1007/s10152-006-0022-y
- Gollasch S., Rosenthal H. The Kiel Canal / Gollasch S., Galil B.S. and Cohen A. (eds.) // *Bridging Divides. Maritime canals as invasion corridors*. *Monographiae Biologicae*. Springer Science. 2006. Vol. 13. P. 5–90.
- Guo J.Y., Ng N.K., Ng P.K.L. The taxonomy of three commercially important species of mitten crabs of genus *Eriocheir* de Haan, 1835 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Grapsidae) // *The Raffles Bulletin of Zoology*. 1997. Vol. 45. No. 2. P. 445–476.
- Harris R.R., Aladin N.V. The ecophysiology of osmoregulation in Crustacea / Hazon N., Eddy F.B., Flik G. (eds). // *Ionic regulation in animals: A Tribute to Professor W.T.W. Potts*. Springer Science. 1997. P. 1–25. DOI:10.1007/978-3-642-60415-7_1
- Herborg L.-M., Rudnick D.A., Siliang Y., Lodge D.M., Macisaac H.J. Predicting the range of Chinese mitten crabs in Europe // *Conservation Biology*. 2007. Vol. 21. No. 5. P. 1316–1323. DOI:10.1111/j.1523-1739.2007.00778.x
- Herborg L.-M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. Spread of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*, H. Milne Edwards) in continental Europe: analysis of a historical data set // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 503. No. 1. P. 21–28. DOI:10.1023/B:HYDR.0000008483.63314.3c
- Herborg L.-M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe // *Biological Invasions*. 2005. Vol. 7. No. 6. P. 959–968. DOI:10.1007/s10530-004-2999-y
- Jakubowska M., Normant M. Effect of temperature on the physiology and bioenergetics of adults of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*: considerations for a species invading cooler waters // *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 2011. Vol. 44. No. 3. P. 171–183. DOI:10.1080/10236244.2011.598283

- Jin G., Li Z., Xie P. The growth patterns of juvenile and precocious Chinese mitten crabs, *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Grapsida), stocked in freshwater lakes of China // *Crustaceana*. 2001. Vol. 74. No. 3. P. 261–273. DOI:10.1163/156854001505505
- Jin G., Xie P., Li Z. The precocious Chinese mitten crab: changes of gonad, survival rate, and life span in a freshwater lake // *Journal of Crustacean Biology*. 2002. Vol. 22. No. 2. P. 411–415. DOI:10.1651/0278-0372(2002)022(0411:T-PCMCC)2.0.CO;2
- Kamanli S.A. Developing imaging techniques for studying brachyuran crab zoeae and adult morphology of gonopods with an emphasis on the invasive Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. A thesis submitted to the University of London for the degree of Doctor of Philosophy. School of Biological Sciences Royal Holloway, University of London. 2017. 491 p.
- Kobayashi S., Matsuura S. Population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) – clinal variations in size and maturity // *Crustacean research*. 1995. Vol. 24. P. 128–136. DOI:10.18353/crustacea.24.0_128
- Lehmann A., Krauss W., Hinrichsen H.H. Effects of remote and local atmospheric forcing on circulation and upwelling in the Baltic Sea // *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography*. 2002. Vol. 54. No. 3. P. 299–316. DOI:10.3402/tellusa.v54i3.12138
- Marukawa H. Biological and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // *Journal of the Imperial Fisheries Experimental Station, Tokyo*. 1933. Vol. 37. No. 4. P. 1–152.
- Montú M., Anger K., deBakker C. Larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H Milne-Edwards (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory // *Helgoland Marine Research*. 1996. Vol. 50. No. 2. P. 223–252. DOI:10.1007/BF02367153
- Morritt D., Mills H., Hind K., Clifton-Dey D., Clark P.F. Monitoring downstream migrations of *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea: Varunidae) in the River Thames using capture data from a water abstraction intake // *Management of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 2. P. 139–147. DOI:10.3391/mbi.2013.4.2.07
- Normant M., Chrobak M., Skóra K.E. The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* – an immigrant from Asia in the Gulf of Gdańsk // *Oceanologia*. 2002. Vol. 44. No. 1. P. 123–125.
- Normant M., Król M., Jakubowska M. Effect of salinity on the physiology and bioenergetics of adult Chinese mitten crabs *Eriocheir sinensis* // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2012. Vol. 416–417. P. 215–220. DOI:10.1016/j.jembe.2012.01.001
- Normant M., Wiszniewska A., Szaniawska A. The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae) from Polish waters // *Oceanologia*. 2000. Vol. 42. No. 3. P. 375–383.
- Ojaveer H., Gollasch S., Jaanus A., Kotta J., Laine O., Minde A., Normant M., Panov V.E. Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in the Baltic Sea – a supply-side invader? // *Biological Invasions*. 2007. Vol. 9. No. 4. P. 409–418. DOI:10.1007/s10530-006-9047-z
- Otto T. Reproduction Biology and Population Genetics of the alien Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in Schleswig-Holstein. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. 2012. 118 p.
- Otto T., Brandis D. First evidence of *Eriocheir sinensis* reproduction from Schleswig-Holstein, Northern Germany, western Baltic Sea // *Aquatic Invasions*. 2011. Vol. 6. Suppl. 1. P. 65–69. DOI:10.3391/ai.2011.6.S1.015
- Panning A. The Chinese mitten crab // *Annual report of the Board of the Smithsonian Institution (Washington)*. 1939. Vol. 3508. P. 361–375.
- Panov V.E. First record of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Varunidae) from Lake Ladoga, Russia // *Aquatic Invasions*. 2006. Vol. 1. No. 1. P. 28–31. DOI:10.3391/ai.2006.1.1.6
- Panov V.E., Alimov A.F., Golubkov S.M., Orlova M.I., Telesh I.V. Environmental problems and challenges for the coastal zone management in the Neva estuary (Eastern Gulf of Finland) / Schernewski G., Schiewer U. (eds). // *Baltic Coastal Ecosystems. Central and Eastern European Development Studies*. Springer Science. 2002. P. 171–184. DOI:10.1007/978-3-662-04769-9_13
- Panov V.E., Bychenkov D.E., Berezina N.A., Maximov A.A. Alien species introductions in the eastern Gulf of Finland: current state and possible management options // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology*. 2003. Vol. 52. No. 3. P. 254–267. DOI:10.3176/biol.ecol.2003.3.07
- Panov V., Dgebuadze Y., Shiganova T., Filippov A., Minchin D. A risk assessment of biological invasions: inland waterways of Europe – the northern invasion corridor case study / Gherardi F. (ed). // *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats*. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. Springer Science. 2007. Vol. 2. P. 639–656. DOI:10.1007/978-1-4020-6029-8_35
- Pienimäki M., Leppäkoski E. Invasion pressure on the Finnish Lake district: Invasion corridors and barriers // *Biological Invasions*. 2004. Vol. 6. No. 3. P. 331–346. DOI:10.1023/B:BINV.0000034607.00490.95
- Rainbow P., Roni R., Clark P.F. Alien invaders: Chinese mitten crabs in the Thames and spreading // *Biologist*. 2003. Vol. 50. No. 5. P. 227–230.
- Rudnick D.A., Halat K.M., Resh V.H. Distribution, ecology and potential impacts of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in San Francisco Bay. Water Resources Center. Contribution – University of California Water Resources Center. Berkeley, CA. 2000. Vol. 206. 80 p.
- Rudnick D., Veldhuizen T., Tullis R., Culver C., Hieb K., Tsukimura B. A life history model for the San Francisco Estuary population of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsoidea) // *Biological Invasions*. 2005. Vol. 7. No. 2. P. 333–350. DOI:10.1007/s10530-004-2286-y.

- Shakirova F.M., Panov V.E., Clark P.F. New records of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, from the Volga River, Russia // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2. No. 3. P. 169–173. DOI:10.3391/ai.2007.2.3.3
- Sui L., Wille M., Cheng Y., Wu X., Sorgeloos P. Larviculture techniques of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* // *Aquaculture*. 2011. Vol. 315. No. 1–2. P. 16–19. DOI:10.1016/j.aquaculture.2010.06.021
- Taylor N.G., Dunn A.M. Predatory impacts of alien decapod Crustacea are predicted by functional responses and explained by differences in metabolic rate // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. No. 10. P. 2821–2837. DOI:10.1007/s10530-018-1735-y
- The Gulf of Finland assessment / Mika Raateoja and Outi Setälä (eds). // *Reports of the Finnish Environment Institute*. 2016. No. 27. 368 p.
- Veilleux E., de Lafontaine Y. Biological synopsis of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) // *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2007. Vol. 2812. 45 p.
- Veldhuizen T. Life history, distribution, and impacts of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* // *Aquatic Invaders*. 2001. Vol. 12. P. 1–9.
- Veldhuizen T.C., Hieb K.A. What is new on the mitten crab front? // *IEP Newsletter*. 1998. Vol. 11. No. 3. 43 p.
- Wall C., Limbert M. A Yorkshire record of the Chinese mitten crab // *Naturalist*. 1983. Vol. 108. P. 147.
- Wang H.-Z., Wang H.-J., Liang X.-M., Cui Y.-D. Stocking models of Chinese mitten crab (*Eriocheir japonica sinensis*) in Yangtze lakes // *Aquaculture*. 2006. Vol. 255. No. 1–4. P. 456–465. DOI:10.1016/j.aquaculture.2006.01.005
- Webster J.M., Clark P.F., Morrill D. Laboratory based feeding behaviour of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, (Crustacea: Decapoda, Brachyura, Varunidae): fish egg consumption // *Aquatic Invasions*. 2015. Vol. 10. No. 3. P. 313–326. DOI:10.3391/ai.2015.10.3.06
- Willmer P., Stone G., Johnston I. *Environmental physiology of animals*, 2nd ed. Blackwell Science Publishing. 2005. 779 p.
- Wójcik D., Normant M. Gonad maturity in female Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* from the southern Baltic Sea – the first description of ovigerous females and the embryo developmental stage // *Oceanologia*. 2014. Vol. 56. No. 4. P. 779–787. DOI:10.5697/oc.56-4.779
- Wójcik D., Normant M., Dmochowska B., Fowler A. Impact of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* on blue mussel *Mytilus edulis trossulus* – laboratory studies of claw strength, handling behavior, consumption rate, and size selective predation // *Oceanologia*. 2015. Vol. 57. No. 3. P. 263–270. DOI:10.1016/j.oceano.2015.03.003
- Wójcik-Fudalewska D., Normant-Saremba M. Long-term studies on sex and size structures of the non-native crab *Eriocheir sinensis* from Polish coastal waters // *Marine Biology Research*. 2016. Vol. 12. No. 4. P. 412–418. DOI:10.1080/17451000.2016.1148820
- Xu Y., Xue J., Liu H., Jiang T., Chen X., Yang J. Identification of “Bathed” Chinese Mitten Crabs (*Eriocheir sinensis*) Using Geometric Morphological Analysis of the Carapace // *Fishes*. 2024. Vol. 9. No. 1. P. 1–15. DOI:10.3390/fishes9010006
- Xue J., Liu H., Jiang T., Chen X., Yang J. Shape variation in the carapace of Chinese mitten crabs (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853) in Yangcheng Lake during the yearlong culture period // *The European Zoological Journal*. 2022. Vol. 89. No. 1. P. 217–228. DOI:10.1080/24750263.2022.2038290
- Zaiko A., Lehtiniemi M., Narščius A., Olenin S. Assessment of bioinvasion impacts on a regional scale: a comparative approach // *Biological Invasions*. 2011. Vol. 13. No. 8. P. 1739–1765. DOI:10.1007/s10530-010-9928-z

DISTRIBUTION OF THE CHINESE MITTEN CRAB *ERIOCHEIR SINENSIS* H. MILNE EDWARDS, 1853 IN THE EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND

© 2024 Ivin V.V.

Saint Petersburg branch of VNIRO («GosNIORKH» named after L.S. Berg), Saint Petersburg, 199053, Russia
e-mail: victor.ivin@gmail.com

New data on the distribution of the alien species - the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in the basin of the eastern part of the Gulf of Finland, the Baltic Sea, are presented. The fact of widespread occurrence of *E. sinensis* in bottom communities has been confirmed. During the period from 2021 to 2023, 81 adult individuals of the mitten crab were recorded; 32 of them were studied in the laboratory. Among the studied individuals, males predominated; the sex ratio (males: females) was 3.6:1.0; females with external roe were not found. The carapace width of the studied crabs ($n = 32$) ranged from 46.6 to 85.0 mm, averaging to 63.2 ± 1.7 mm. Males were slightly larger than females, however, statistically significant differences in carapace width between males and females were not detected. Issues related to the origin of crabs inhabiting the eastern part of the Baltic Sea and the possibility of naturalization of this species in the basin of the eastern part of the Gulf of Finland, the Baltic Sea, are discussed. The conclusion is drawn about the necessity of systematic monitoring of *E. sinensis* in the Gulf of Finland basin.

Keywords: *Eriocheir sinensis*, Chinese mitten crab, Gulf of Finland, Baltic Sea, biological invasions, spatial distribution, size-sex composition, adaptation, naturalization.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КРУПНОЙ ФОРМЫ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* (L.), ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ОЗ. ПЕРТОЗЕРО (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

© 2024 Ильмаст Н.В.*, Стерлигова О.П., Савосин Д.С., Милянчук Н.П.

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

Поступила в редакцию 13.04.2024. После доработки 30.07.2024. Принята к публикации 17.08.2024

Проанализирован видовой состав рыбного населения оз. Пертозеро (бассейн Онежского оз.). Рассмотрены результаты интродукции крупной формы европейской ряпушки *Coregonus albula* в водоём. Определено время натурализации и формирования в нём маточного стада. Изучены биологические особенности интродуцированной ряпушки в новых условиях обитания (возрастной состав, линейно-весовой рост; питание, плодовитость, размножение). Показано, что озеро по гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям является пригодным для обитания крупной формы *Coregonus albula*. Отмечено, что высокие потенциальные возможности вида и благоприятные условия обитания способствовали его успешной натурализации в водоёме. Вселённая крупная форма ряпушки в оз. Пертозеро сформировала новую популяцию со значительной численностью и стала доминантным видом.

Ключевые слова: озёрная экосистема, интродукция, натурализация, крупная форма ряпушки, особенности биологии.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-126-133

Введение

Сохранение и восстановление биологического разнообразия и биологических ресурсов экосистем относится к числу наиболее сложных проблем взаимоотношения человека и окружающей среды. Сложность решения этих проблем связана с недостаточной изученностью и сложным характером зависимостей структуры и функционирования сообществ организмов от разнообразия факторов среды. Установлено, что наиболее существенные изменения в рыбном населении пресноводных экосистем вызывают антропогенные факторы [Решетников и др., 1982; Дгебуадзе, 2003, 2014; Павлов, Стриганова, 2005; Стерлигова, Ильмаст, 2009; Криксунов и др., 2010; Алимов и др., 2012; и др.].

В Республике Карелия на протяжении длительного времени проводились работы по искусственному вселению различных видов рыб. Результатами этих процессов стали существенные преобразования в экосистемах: перестройка структуры сообществ, изменение условий обитания рыб (нагула и воспроизводства), их продукционных характеристик

[Ильмаст, 2012]. Работы по интродукции в водоёмы Карелии новых ценных видов были направлены на повышение промысловой продуктивности озёр. В ряде случаев их результаты привели к изменениям состава ихтиофауны, в других попытки вселения новых видов остались без последствий [Кудерский, 2001; Дгебуадзе, 2003; Стерлигова, Ильмаст, 2009].

Европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Salmoniformis) широко распространённый вид в пресноводных водоёмах Европейской части России. В Республике Карелия ряпушка отмечена в 337 из 805 обследованных озёр, из них 144 расположены в бассейне Белого и 193 – Балтийского морей [Покровский, 1953]. Северной границей её распространения в Карелии является Иовское водохранилище, в России (Мурманская обл.) – оз. Имандра [Смирнов, 1977].

В водоёмах Карелии обитает 2 экологические формы европейской ряпушки – мелкая и крупная. К особо крупным формам относятся рипус – эндемик Ладожского оз. и килец – эндемик Онежского оз. [Берг, 1948;

Покровский, 1953; Потапова, 1978; Дятлов, 2002; Бабий, Сергеева, 2003; и др.]. Килец и рипус обитают на глубинах 15–20 м, относительно генеративной формы имеют большую продолжительность жизни (до 18 лет), позднее созревание (3+...4+), выше абсолютную плодовитость (более 80 000 икринок) и их взрослые особи потребляют молодь рыб, то есть являются активными пелагическими хищниками.

В Карелии крупная форма ряпушки, кроме озёр Ладожского и Онежского, обнаружена еще в 60 водоёмах [Потапова, 1978]. В большинстве озёр республики обитает мелкая форма ряпушки. Однако, в ряде озёр отмечено совместное обитание крупных и мелких форм: Онежское, Ладожское, Топозеро, Умбозеро, Ньюозеро и Толвоярви. В остальных водоёмах, населённых крупной ряпушкой, мелкая форма отсутствует.

В Карелии на протяжении 30 лет (1970–1990 гг.) большое развитие получили работы по интродукции рыб. Главным объектом интродукции являлась крупная форма ряпушки, которая способна обитать в озёрах с разным гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим режимом [Стерлигова, Ильмаст, 2009].

Целью проведённого исследования явилось изучение состояния популяции интродуцированной крупной формы ряпушки в оз. Пертозеро.

Материал и методика

Основой данной работы послужили ихтиологические исследования на оз. Пертозеро. Сбор материала проводился в летне-осенний период 2023 г. Рыбу для анализа брали из сетных опытных уловов (ячея 12–30 мм), устанавливаемых на разных участках и глубинах. У рыб измеряли стандартную длину (*SL*), длину по Смитту (*FL*), массу тела. Определяли возраст (по чешуе), пол, стадию зрелости гонад и плодовитость. Камеральная обработка материала проводилась по общепринятым методикам [Правдин, 1966; Дгебуадзе, Чернова, 2009]. При обработке проб на питание ряпушки использовали «Методическое пособие...» [1974]. Таксономический статус рыб приводится согласно книге «Рыбы

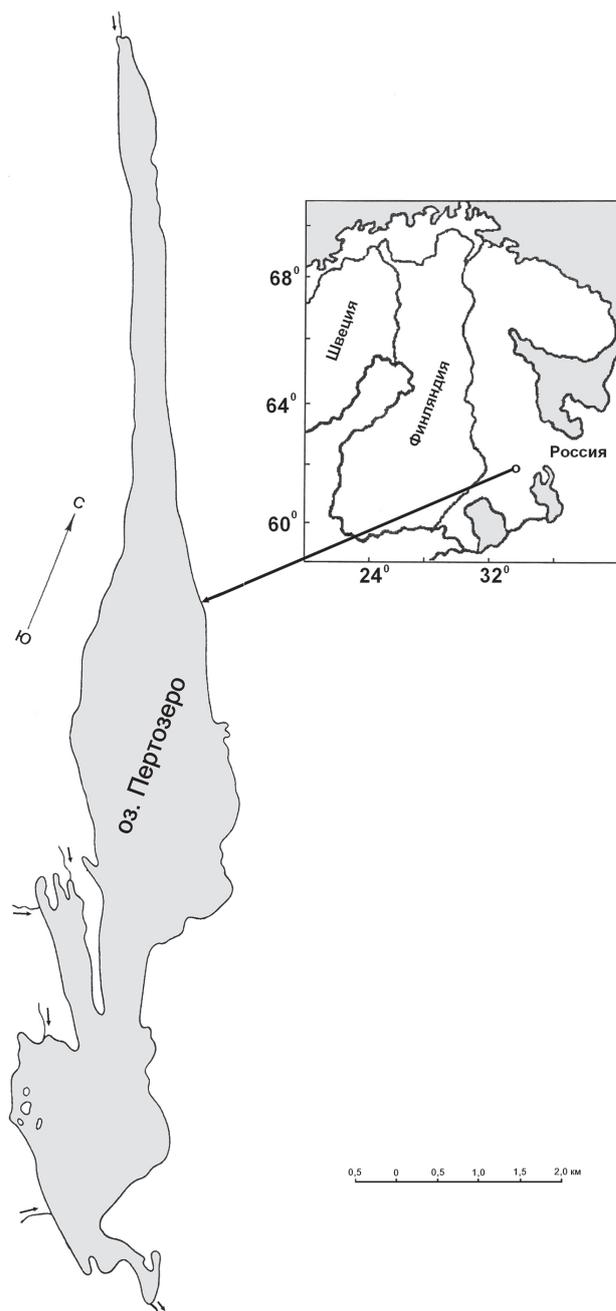


Рис. 1. Карта-схема оз. Пертозеро.

в заповедниках России» [2010]. При анализе полученных результатов использовались опубликованные материалы.

Озеро Пертозеро расположено в южной части Республики Карелия, относится к бассейну Балтийского моря и принадлежит к водосбору р. Шуя – притока Онежского оз. В озеро впадает р. Мунозерка и 10 ручьев, вытекает одна протока, соединяющая его с оз. Кончозеро.

В начале XVIII в. сток озера был зарегулирован плотиной, что было необходимо для нужд Кончезерского металлургического завода. Уровень воды был поднят на несколько

Таблица 1. Лимнологические показатели оз. Пертозера [Озёра Карелии..., 2013]

Показатель	Величина
Координаты	62°11' с. ш., 33°58' в. д.
Высота над уровнем моря, м	44.0
Водосборная площадь, км ²	152
Площадь, км ²	12.8
Длина, км	16.0
Ширина средняя, км	0.8
Ширина наибольшая, км	1.9
Глубина средняя, м	14.8
Глубина наибольшая, м	40.0
Коэффициент условного водообмена	0.27
Объём водной массы, млн м ³	190
Прозрачность, м	5
Цветность, градус	12
pH	7.3
Перманганатная окисляемость, мгО ₂ /л.	5.8
О ₂ , %	100
Со ₂ , %	2.4
Азот общий, мг/л	0.04
Фосфор общий, мг/л	0.0003
Биомасса фитопланктона, г/м ³	0.9
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.1
Биомасса бентоса г/м ²	2.0
Число видов рыб, шт.	17

метров и с тех пор остаётся без существенных изменений. Водосборная площадь составляет 152 км², площадь озера – 12.8 км². Большая часть дна озера (до 80%) покрыта глиной и илом [Озёра Карелии..., 1959, 2013]. Озеро используется для нужд местного населения, служит источником водоснабжения п. Кончозеро, в рекреационных целях и для любительского рыболовства.

Озеро сравнительно глубокое с максимальной глубиной 40 м, средней – 14.8 м (рис. 1). Прозрачность воды составляет в среднем 5–6 м. Озеро принадлежит к водоёмам с низкими показателями перманганатной окисляемости – в среднем 5.8 мгО₂/л (колебания 4.0–6.2). Цветность воды варьирует от 0 до 14°, газовый режим благоприятный. Активная реакция воды озера слабощелочная (pH – 7.3). Лимнологическая характеристика водоёма представлена в таблице 1.

По характеру органического вещества оз. Пертозера относится к водоёмам с неокра-

шенным водным гумусом, содержание биогенных веществ незначительно вследствие их постоянного включения в биотический круговорот.

В составе фитопланктона озера отмечено 135 видов, среди которых доминируют диатомовые водоросли, на долю которых приходится около 70%. Максимальная биомасса водорослей в озере достигает 0.9 г/м³ [Иешко, 1990].

Зоопланктон озера достаточно богат и представлен 135 видами с преобладанием копепод (72 вида) и коловраток (63 вида). Биомасса зоопланктона в среднем по озеру составляет 1.1 г/м³ [Куликова, 2007].

Донные организмы представлены 180 видами и формами и из них основными являются: хирономиды – 56, моллюски – 38, ручейники – 24, стрекозы – 12 и подёнки – 9. Средняя биомасса зообентоса по водоёму составляет 3.8 г/м² [Рыжков и др., 2009].

По уровню количественного развития планктона и бентоса центральную часть озе-

ра можно отнести к β -олиготрофному, прибрежную – к переходному β -мезотрофному типу [Китаев, 2007]. В целом Пертозеро по гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям пригодно для обитания в нём крупной формы ряпушки.

Результаты исследований и их обсуждение

По мере исследования экосистемы оз. Пертозеро в нём отмечено значительное варьирование количества видов рыб. В водоёме в 1930-х гг. было отмечено 11 видов рыб: кумжа *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758), сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), уклея *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), голец усатый *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758), щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* Linnaeus, 1758. [Чернов, 1927].

В 1950-х гг. в озере были обнаружены три новых вида: корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), щиповка *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758. и общее число видов достигло 14 [Гордеев, Мельянец, 1959]. В 1980 гг. в связи с использованием современных орудий промысла и проведением работ по интродукции рыб в оз. Пертозеро было обнаружено ещё три вида: лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) и крупная форма ряпушки *Coregonus albula*. Число видов рыб выросло до 17 [Чухарев, 1995]. В настоящее время, по нашим данным, в водоёме также обитает 17 видов рыб.

В оз. Пертозеро для увеличения его рыбопромысловой продуктивности было выпущено 14 млн личинок крупной формы ряпушки из озёр Чужмозеро и Мунозеро. Из них 12 млн приходилось на 1985 г. (5 млн), 1995–1996 гг. (4 млн) и на последний год выпуска личинок – 2000 г. (3 млн). В более ранние годы выпуск личинок крупной ряпушки составлял 2 млн – 1958 г. (0.3 млн), 1965 г. (1.0 млн) и 1994 г. (0.7 млн) [Беляева, Покровский, 1959; Сонин,

1977; и др.]. Натурализация вида произошла в 1980 г., маточное стадо сформировалось в 2000 г. Начиная с 2020 г. и по настоящее время ряпушка в озере стала доминантным видом. Таким образом, почти за 100-летний период исследования ихтиофауны озера число видов увеличилось с 11 до 17. До вселения в водоём ряпушки преобладающими видами в водоёме были плотва, окунь, ёрш и щука. Начиная с 2000 г. крупная ряпушка в озере стала массовым видом.

Места обитания крупной ряпушки в озере, как и в других водоёмах Карелии, меняются посезонно и связаны с температурным режимом и кормовыми условиями. Молодь в водоёме держится отдельно от половозрелой части популяции. Летние скопления ряпушки обусловлены нагулом в центральных, открытых частях озера, осенние концентрации связаны с размножением в прибрежной зоне, когда температура воды понижается до 5–4 °С [Потапова, 1978; Стерлигова и др., 2016].

В опытных уловах в оз. Пертозеро возрастной состав крупной ряпушки был представлен четырьмя возрастными группами: 1+...4+. Основу уловов (86%) составляли особи в возрасте 2+ и 3+ лет (табл. 2). В маточных озёрах – в Чужмозере до 95% приходилось на рыб 2+ и 3+, в Мунозере 90% составляли особи в возрасте 1+ и 2+. Процентное соотношение возрастных групп в уловах во многом зависит от времени вылова ряпушки. В нагульный летний период доминируют рыбы в возрасте 1+, в нерестовый осенний период преобладают особи 2+ и 3+ лет [Потапова, 1978; Решетников и др., 1982].

Ряпушка в оз. Пертозеро отличается высоким линейно-весовым ростом и близка по длине и массе тела к представителям данного вида из материнских водоёмов (табл. 3). На её рост значительное влияние оказывает состояние кормовой базы.

Соотношение между массой тела и длиной (FL) у ряпушки хорошо описывается степенной зависимостью (рис. 2), которая для ряпушки имеет вид $P = 0.0047L^{3.2407}$, где P – общая масса тела в г, L – длина FL в см.

Спектр питания крупной ряпушки гораздо разнообразнее, чем у её мелкой формы. Анализ данных по питанию *C. albula* оз. Перто-

Таблица 2. Возрастной состав крупной ряпушки из разных озёр, %

Водоём	Возраст, лет				Число рыб, шт.
	1+	2+	3+	4+	
Чужмозеро, 1978 г. ¹	3	60	35	2	730
Мунозеро, 1978 ¹	57	34	8	1	1318
Пертозеро, 2023 г. ²	8	52	34	6	300

Примечание. ¹ [Потапова, 1978]; ² наши данные.

Таблица 3. Линейно-весовые показатели крупной ряпушки озёр Карелии

Водоём	Возраст, лет					Число рыб, шт.
	1+	2+	3+	4+	5+	
Длина (FL), см						
Чужмозеро, 1959 г. ¹	17.0	19.0	20.0	22.0	25.0	730
Мунозеро, 1978 г. ²	17.3	19.1	21.1	22.0	–	–
Пертозеро, 1995 г. ³	17.5	18.8	19.7	22.3	25.0	98
Пертозеро, 1999 г. ³	18.3	20.0	21.7	22.8	25.0	70
Пертозеро, 2023 г. ⁴	16.8	18.7	20.4	22.1	–	300
Масса, г						
Чужмозеро, 1959 г. ¹	48	65	82	117	178	730
Мунозеро, 1978. ²	45	62	84	105	–	–
Пертозеро, 1995 г. ³	73	80	83	85	119	98
Пертозеро, 2009 г. ³	70	78	90	100	123	70
Пертозеро, 2023 г. ⁴	47	72	84	102	–	300

Примечание. ¹ [Покровский, 1953]; ² [Потапова, 1978]; ³ [Рыжков и др., 2009]; ⁴ наши данные.

Масса, г

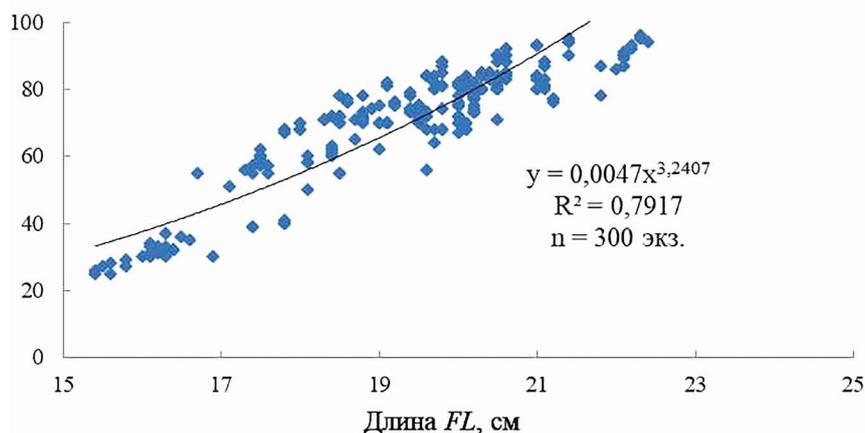


Рис. 2. Соотношение между массой тела и длиной (FL) у ряпушки оз. Пертозеро.

зеро, показал, что основным видом её корма является зоопланктон с ведущими формами – *Bosmina coregoni*, *Holopedium gibberum*, *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*. При этом ряпушка активно выбирает и крупного рачка – *Leptodora kindtii*, что характерно и для крупной формы ряпушки других озёр республики [Бушман и др., 1999; Стерлигова и др., 2016]. Лишь в короткие пе-

риоды вылета насекомых ряпушка переходит на питание ими, и в это время воздушные насекомые составляют до 99% от массы всего пищевого комка. В течение всего вегетационного периода *C. albula* наиболее активно питается при сравнительно низкой температуре воды 16–17 °С. С прогревом поверхностного слоя воды до 22 °С отмечается снижение потребления корма и рыбы держатся на глубине.

Перед нерестом питание ряпушки снижается, а во время нереста – прекращается. В целом, оз. Пертозеро характеризуется богатой кормовой базой (биомасса зоопланктона выше 1.0 мг/м^3), что говорит о благоприятных условиях для питания ряпушки.

Для *C. albula* характерно сравнительно раннее созревание и единовременный нерест. В оз. Пертозеро самцы достигают половой зрелости на втором году жизни, самки – на третьем. Нерестилища расположены в прибрежной зоне вдоль западных и восточных берегов на песчано-илистых грунтах. Нерест проходит с конца октября до середины ноября на глубинах 8–10 м при температуре воды 2–4 °С. Период инкубации составляет 6–7 месяцев. Вылупление личинок по срокам совпадает со временем освобождения озера ото льда (обычно май). Личиночная стадия длится 40–45 дней.

По нашим данным, абсолютная плодовитость ряпушки в возрасте 2+ составляет в среднем 4000 икринок, в 3+ – 6500, в 4+ – 10 300, соответственно. В оз. Чужмозеро ряпушка в возрасте 2+ имела абсолютную плодовитость 3300 икринок, в 3+ – 5100, в 4+ – 7000, в 5+ – 13 000, соответственно [Потапова, 1978].

В целом интродукция крупной формы ряпушки привела к пополнению рыбного населения оз. Пертозеро ценным промысловым видом рыб, способствующим более полному использованию кормовых ресурсов водоёма. При этом она является важным компонентом для питания хищных рыб, обитающих в озере (кумжа, налим, щука, окунь). По мнению Ю.С. Решетникова [2010], наличие разных экологических форм ряпушки в северных экосистемах является результатом их эволюции по пути увеличения внутривидовых связей. Эти внутривидовые формы ряпушки способствуют более полному использованию кормовых ресурсов пелагиали озёр. С вселением ряпушки изменилась структура трофических связей в озере. В настоящее время в них существует два потока веществ и энергии: бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы и планктон – ряпушка – хищные рыбы.

Заключение

Анализ результатов исследований показал, что оз. Пертозеро по уровню количественного развития планктона, бентоса и низким показателям содержания в воде биогенных элементов относится к олиго-мезотрофному типу водоёмов. Преднамеренная интродукция крупной формы европейской ряпушки в водоём с целью улучшения качественного состава его ихтиофауны имела положительный результат. Высокие потенциальные возможности ряпушки и благоприятные условия обитания в озере, способствовали успешной её натурализации. В новом водоёме ряпушка сформировала промысловую численность и стала доминантным видом. Темп роста вселённой ряпушки в условиях Маслозера практически идентичен её росту из материнских водоёмов (Чужмозеро и Мунозеро).

Финансирование

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Карельского научного центра РАН.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения. Лабораторных экспериментов и содержания животных в неволе не проводилось.

Литература

- Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Бульон В.В. и др. Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Бабий А.А., Сергеева Т.И. Крупная ряпушка килец – *Coregonus albula* Онежского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. 2003. С. 345–351.
- Беляева К.И., Покровский В.В. Крупная ряпушка озёр Карелии как объект искусственного разведения // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 7. Петрозаводск. 1959. С. 25–67.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 468 с.

- Бушман Л.Г., Стерлигова О.П., Павловский С.А. Экологические основы формирования кормовой базы промысловых водоёмов (на примере Сямозера) // В сб.: Биол. ресурсы внутренних водоёмов и их использование. Петрозаводск, 1999. С. 46–50.
- Гордеев О.Н., Мельянцев В.Г. Озеро Пертозеро // Озёра Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство: Справочник. Петрозаводск: Гос. Изд-во Карельской АССР, 1959. С. 348–351.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 26–34.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2009. 315 с.
- Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281с.
- Иешко Т.А. Фитопланктон оз. Пертозеро // Биологические ресурсы внутренних водоёмов и их использование. Петрозаводск. 1990. С.13–20.
- Ильмаст Н.В. Рыбное население пресноводных экосистем Карелии в условиях их хозяйственного освоения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2012. 44 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. Обеспеченность ресурсами и её роль в развитии инвазионных процессов // Общая биология. 2010. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 1 (5). С. 6–68.
- Куликова Т.П. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 223 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Озёра Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство: Справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. 618 с.
- Озёра Карелии: Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // В сб.: Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 4–20.
- Покровский В.В. Ряпушка озёр Карелии. Петрозаводск, 1953. 107 с.
- Потапова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula*. Л.: Наука, 1978. 133 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб М.: Наука, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С. О центрах возникновения и расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Сб.: Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. С. 62–87.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Рыбы в заповедниках России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
- Рыжков Л.П., Лобкова Н.А., Полина Е.Г. и др. Экосистемы озёр Кончезерской группы. Петрозаводск: ПетрГУ, 2009. 193 с.
- Смирнов А.Ф. Рыбы оз. Имандра // Рыбы озёр Кольского полуострова. Петрозаводск: ПГУ, 1977. С. 56–76.
- Сонин В.П. Крупная ряпушка и результаты её расселения // Матер. науч. конф. по сиговым рыбам. М.: МГУ, 1977. С. 102–104.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.
- Чернов В.К. Данные по ихтиофауне озёр Кончезерской группы в Карелии // Тр. Бородинской биол. станции. 1927. Т. 5. С. 211–218.
- Чухарев Л.Н. Ихтиофауна озера Пертозеро // Проблемы лососёвых рыб на Европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 171–178.

CURRENT STATE OF THE POPULATION OF A LARGE-SIZED FORM OF THE VENDACE *COREGONUS ALBULA* (L.) INTRODUCED INTO LAKE PERTOZERO, SOUTH KARELIA

© 2024 Ilmast N.V.*, Sterligova O.P., Savosin D.S., Milyanchuk N.P.

Institute of Biology, Karelian Research Centre of the RAS, Petrozavodsk, 185910, Russia
e-mail: *ilmast@mail.ru

The species composition of the fish population of Lake Pertozero, Onega Lake basin, was analyzed. The results of the introduction of a large-sized form of the European vendace *Coregonus albula* into the lake were discussed. The time taken for the naturalization and formation of the vendace brood stock in the lake was calculated. The features of biology of introduced vendace under new conditions (age composition, linear – weight growth; feeding, fecundity and reproduction) was studied. It was shown that the lake is conducive to the existence of large-sized vendace, as indicated by hydrological, hydrochemical and hydrobiological indices. It was also shown that vendace's high potential and favorable conditions in the lake have contributed to its successful naturalization in the lake. The large-sized form of vendace introduced into Lake Pertozero has formed a new abundant population and has become the dominant species.

Keywords: lake ecosystem, introduction, naturalization, large-sized form of vendace, features of biology.

ДИНАМИКА ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ И СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В СЕРДЦЕ РЫБЫ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) ПРИ ЗИМНЕМ ГИПОБИОЗЕ

© 2024 Каранова М.В.^а, Гагаринский Е.Л.^а, Петрухин О.В.^б, Решетников А.Н.^{с, *}

^а Институт биофизики клетки РАН – обособленное подразделение ФИЦ «Пушкинский научный центр биологических исследований РАН», Пушкино, 142290, Россия

^б Лаборатория ООО «ИЛ Тест-Пушино», Пушкино, 142290, Россия

^с Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия
e-mail: *anreshetnikov@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.04.2024. После доработки 28.07.2024. Принята к публикации 17.08.2024

Пресноводная рыба ротан *Perccottus glenii* представляет интерес из-за широкого диапазона толерантности к температуре среды, но особенности механизмов его низкотемпературной адаптации изучены недостаточно. В наших предыдущих работах показано участие вторичных метаболитов и аминокислот в компенсаторных ответах на околонулевую температуру скелетных мышц, мозга, плазмы крови и печени *P. glenii*, а в данной работе исследовали подобные компенсаторные ответы в сердечной мышце. Показано, что в начале гипобиоза (декабрь) при температуре воды +1 °С уровень таурина, в сравнении с летним (9.70 ± 0.55 мкмоль/г сырого веса), снижается почти в два раза, а к моменту завершения зимнего гипобиоза (начало апреля) снижается ещё до 3.80 ± 0.25 мкмоль/г. Фосфоэтаноламин не обнаруживается летом, но в декабре появляется в количестве 0.81 ± 0.07 мкмоль/г, а до завершения гипобиоза увеличивается дополнительно. Цистеиновая кислота обнаруживается также только в декабре, но до завершения гипобиоза её концентрация снижается. Соотношение пулов глутамата и аланина, как возможного показателя метаболического вклада аэробной и анаэробной энергетики, в процессе гипобиоза демонстрировало умеренное снижение пула глутамата и такое же умеренное увеличение аланина. Ответы аминокислот дают основание предполагать, что даже в конце гипобиоза в энергообеспечении сердца *P. glenii* довольно активно участвуют окислительное фосфорилирование и цикл трикарбоновых кислот.

Ключевые слова: аланин, гидробиологическая станция «Озеро Глубокое», глутаминовая кислота, низкотемпературная адаптация, таурин, фосфоэтаноламин.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-134-144

Введение

Изучение проблем биохимической адаптации пойкилотермных животных к низким температурам необходимо для понимания механизмов, активируемых в экстремальных условиях. Функциональные возможности двухкамерного сердца рыб, сократительные характеристики миоцитов и частота разряда пейсмекерных клеток наиболее чувствительны к изменениям температуры окружающей среды; их адаптации при острых гипотермических стрессах имеют первостепенное значение для выживания животных [Tibbits et al., 1992; Nayward et al., 2014; Keen et al., 2017].

Пресноводная рыба ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (семейство одонтобутовых Odontobutidae) преимущественно на-

селяет водоёмы, в которых нет условий для существования крупных хищных рыб: старицы рек, мелководные озёра, пруды, мелиоративные и придорожные каналы, и обладает широким диапазоном толерантности к абиотическим факторам среды, в том числе к гипоксии и колебаниям температуры [Решетников и др., 2018]. Этот вид рыб способен переносить значительный летний прогрев воды и гибнет лишь при +38 °С [Голованов, Ручин, 2011]. При промерзании водоёма до дна ротан способен вмерзать в лёд и в течение зимы находится в состоянии гипобиоза [Соколов, 2001]. Возможность выживать после зимовки во льду, наряду с низкой оксифильностью, делает этот вид животных интересным объектом для исследования механизмов адап-

тации к низким температурам и гипоксии [Lushchak, Bagnyukova, 2007; Karanova, 2009; 2018; Jiang et al., 2023].

Несмотря на довольно обширные исследования регуляции экспрессии генов при низких температурах в органах рыб, включая ротана [Vornanen et al., 2005; Long et al., 2020; Jiang et al. 2023], вторичные метаболиты сердца [Maplestone et al., 1992], а также свободные аминокислоты [Jurss, Bastrop, 1995] недостаточно изучены относительно их компенсаторных ответов на критическое снижение температуры. Однако окислительно-восстановительные процессы тесно связаны с метаболизмом свободных аминокислот, функционирующих как ключевые метаболиты, предшественники метаболитов и липидов, как регуляторы экспрессии генов и элементы клеточной сигнализации [Jurss, Bastrop, 1995; Wu, 2009]. Профили свободных протениогенных аминокислот, а также упомянутых вторичных метаболитов, являются уникальными характеристиками каждого органа для каждого вида животных; их изменения имеют свои закономерности в процессе эволюции и в процессе онтогенеза [Bröder, Bröder, 2017]. Значительное изменение температуры влечёт специфическое для каждого органа и вида пойкилотермных животных изменение аминокислотного фонда и состава вторичных метаболитов, находящихся в зависимости от энергообеспечения тканей и органов. Сравнение сезонного изменения содержания вторичных метаболитов, а также соотношения разных аминокислот позволяет оценить их роль в механизме противостояния различных тканей и органов низким температурам и сопутствующей гипоксии, даёт возможность выявить адаптогенные аминокислоты и протекторы, которые аккумулируются в процессе снижения температуры и изменяют свои концентрации в течение длительного периода гипобиоза, влияя на биосинтез, поддержание электрической проводимости и стабильность состояния органов, в том числе сердца во время его дисфункции [Pisarenko, 1996].

Работа является продолжением наших предыдущих исследований изменений пулов вторичных метаболитов и аминокислот в различных органах рыб, зимне спящих сусликов

и других животных в ответ на снижение температуры [Karanova, 2009, 2018; Каранова, 2021; Karanova, Zakharova, 2022, 2023]. Цель данного исследования заключалась в изучении возможной роли вторичных метаболитов: таурина, фосфоэтанолamina (ФЭА), фосфосерина (ФС) и цистеиновой кислоты (ЦК) в адаптации метаболизма сердца эвритермной пресноводной рыбы ротана *Perccottus glenii* к низким температурам; в оценке и анализе вклада свободных аминокислот в энергообеспечение и формирование аминокислотного фонда сердца *P. glenii* во время гипобиоза при околонулевых температурах. Задачами исследования были определение состава и концентрации вторичных метаболитов и свободных аминокислот сердечной ткани ротана в летний период (контроль), в начале зимы в период старта гипобиоза и в момент завершения почти четырёхмесячного гипобиоза; сравнение с данными, полученными ранее на мозге этих же животных в тот же исследуемый период; обсуждение возможной роли некоторых метаболитов в адаптации к условиям низкой температуры.

Материалы и методы

Экспериментальная часть исследования проведена на гидробиологической станции «Озеро Глубокое» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (Рузский городской округ Московской области, Россия). Первая группа особей ротана была отловлена в сельском пруду (6–17 октября 2022 г.) и помещена в садки, размещённые на мелководье оз. Глубокое (55°45' с. ш.; 36°31' в. д.), для прохождения естественной акклимации к сезонному понижению температуры воды. Отслеживание температурных условий в месте нахождения подопытных рыб осуществляли при помощи терморегистраторов iButton DS1925L-F5 (Termochron, США). Часть особей была извлечена из этих садков 7 декабря 2022 г. при температуре воды +1.5 °С, то есть в начале установления стабильно низкой температуры озёрной воды после образования ледового покрова. Оставшиеся особи находились в садках ещё 115 дней в слое воды непосредственно подо льдом, кормление не осуществ-

вляли. Температура воды в садках с декабря по конец марта колебалась в узком диапазоне 0.5–1.5 °С. Финальная группа рыб была извлечена из-под льда (толщина приблизительно 0.4 м) при температуре воды +2 °С 1 апреля 2023 г, то есть в момент завершения периода стабильно-низкой температуры. Вторая (контрольная) группа особей ротана *P. glenii* обоего пола была отловлена в летний период (3 июля 2023 г) при температуре воды +20...+25 °С. В эксперименте были использованы особи обоих полов размером *TL от 110 до 212* мм и массой сердца от 42 до 292 мг.

После вскрытия рыб сердца извлекали в холодной комнате, взвешивали, помещали в пробирки Эппендорф и затем сохраняли при температуре –19 °С до последующей транспортировки в термобоксе в лабораторию.

Обработку биоматериала выполнили в Институте биофизики клетки Российской академии наук (ИБК РАН). Биоматериал гомогенизировали в 0.5 н холодной хлорной кислоте (1:9) во льду и центрифугировали на аппарате Centricon (США) при температуре 4 °С 20 мин при 15000 об/мин [Каранова, Zakharova, 2023]. Конечный супернатант хранили для последующего анализа в жидком азоте при температуре приблизительно –200 °С в криобанке ИБК РАН.

Состав и количество свободных аминокислот определяли методом ионообменной жидкостной хроматографии [Sprachman et al., 1958] на модульном хроматографе Infinity LC–1260 (Agilent 1260, США). Разделение смеси аминокислот осуществляли на колонке с трёхступенчатым градиентом натрий-цитратного буфера: № 1 – 0.3 н, рН 2.98, № 2 – 0.4 н, рН 3.81, № 3 – 0.45 н, рН 9.97 в диапазоне температуры от 55 до 74 °С. Стационарная фаза: сульфированный сополимер стирола с дивинилбензолом. Скорость потока подвижной фазы составляла 0.45 мл/мин. Послеколоночную модификацию аминокислот выполняли с нингидрином; интенсивность окрашивания измеряли при 570 нм. Для каждого блока эксперимента делали хроматограмму стандартной смеси аминокислот; концентрация каждой из вносимых аминокислот 2.5 нмоль. Содержание свободных аминокислот выражали в виде мкмоль/г сы-

рой ткани. Использовали реактивы фирмы Sigma-Aldrich (США).

Статистический анализ выполняли с использованием программного обеспечения GraphPad Prism 7 (GraphPad Software Inc., США). Для сравнения независимых измерений использовали тест U Манна – Уитни. Для каждого блока эксперимента данные представлены по 12 особям, как среднее значение из 3 параллельных анализов, в каждом из которых использовали 4 особи. Для описания результатов использовали среднее ± стандартная ошибка ($m \pm SE$).

Результаты

Вторичные метаболиты

Данные об изменении содержания вторичных метаболитов в сердце *P. glenii* в разные сезоны при разных физиологических условиях представлены в табл. 1 и на рис. 1. Самая высокая концентрация таурина (9.70 ± 0.55 мкмоль/г сырой ткани) выявлена летом, а не зимой, как предполагалось, имея в виду наши прежние данные, полученные на скелетных мышцах и плазме крови *P. glenii*: в декабре таурин превышал летний уровень в мышцах в 4 раза, а в плазме – в 8 раз [Каранова, 2009]. В сердце (табл. 1) в первой декаде декабря уровень этой непротеиногенной сульфаминокислоты снижался до 5.11 ± 0.17 мкмоль/г, а ко времени завершения зимней спячки (гипобриоза) продолжил снижение до 3.8 ± 0.2 мкмоль/г. Кроме того, опираясь на литературные данные о высоком содержании таурина в сердце пресноводных и морских рыб [Boyd et al., 1977; Gras et al., 1982], можно было ожидать, что пул таурина в сердце ротана будет значительно выше, учитывая способность этой рыбы сохранять жизнеспособность после вмерзания в лёд при температуре ниже 0 °С, длительного оцепенения во льду и оттаивания [Каранова, 2018].

Пропорция таурина относительно суммы всех аминокислот составила в летнее время 41.9% (табл. 1, 2). Несмотря на последующее снижение, и в начале зимы, и после зимовки, она оставалась самой высокой, составляя 24.8 и 21.6%. Согласно литературным данным, в сердце форели при +12 °С пул таурина составляет 48.74 ± 6.16 мкмоль/г [Gras et

Таблица 1. Концентрации вторичных метаболитов (мкмоль/г сырого веса; $m \pm SE$) в сердце ротана *Perccottus glenii* в разные сезоны при разном физиологическом состоянии

Метаболит	3 июля	7 декабря	1 апреля
Цистеиновая кислота	следы	0.54 ± 0.06	$0.20 \pm 0.03^*$
Фосфосерин	0.44 ± 0.03	?	$0.92 \pm 0.08^*$
Таурин	9.70 ± 0.55 (41.9 %)	$5.11 \pm 0.33^*$ (24.8%)	$3.80 \pm 0.25^*$ (21.6%)
Фосфоэтаноламин	не обнаружен	0.81 ± 0.07	$1.40 \pm 0.10^*$
Сумма ВМ	10.14	6.46	6.32

Примечания: ВМ – вторичные метаболиты; знак вопроса в третьем столбце («Фосфосерин», декабрь) означает отсутствие адекватного отражения количества ФС в процессе элюции: ФС (0.47 мкмоль/г) выявлен только в одной из трёх проб. Цифры в скобках отражают долю таурина от суммы всех обнаруженных аминокислот (таблица 2). * = значимые различия ($p < 0.05$). Декабрьские значения сравнивали с июльскими; апрельские значения сравнивали с декабрьскими.

al., 1982], и это совпадает с пулом таурина в сердце ежового ската *Raja erinacea* [Boyd et al., 1977]. В сердце разных видов животных количество таурина варьирует в широком диапазоне, от ~ 1.8 мкмоль/г сырого веса у лягушки до ~ 39.4 мкмоль/г у мышей; самый большой пул выявлен у видов с самой высокой частотой сердечных сокращений [Kocsis et al., 1976]. В сердце 30-месячных крыс пул таурина – 26.5, в сердце мышей – 33.9 мкмоль/г [Thurston et al., 1981; Dawson, Wallace, 1992], в миокарде якутского суслика в летний период – 7.31 мкмоль/г [Каранова, Захарова, 2023].

Характер сезонных ответов ФЭА был направлен в сторону, противоположную таурину: летом ФЭА не обнаруживался, но в начале зимы повысился до 0.81 ± 0.07 мкмоль/г, а к моменту окончания зимнего гипобиоза дополнительно увеличился до 1.40 ± 0.10 мкмоль/г (табл. 2). Не понятна своей «непоследовательностью» динамика ФС, который заметно присутствовал летом (0.44 ± 0.03 мкмоль/г), но в начале зимы обнаружился только в одной пробе из трёх, однако в конце периода гипобиоза появился вновь, причём в увеличенной, по сравнению с летней, концентрации (0.92 ± 0.08 мкмоль/г). Профиль ЦК имел

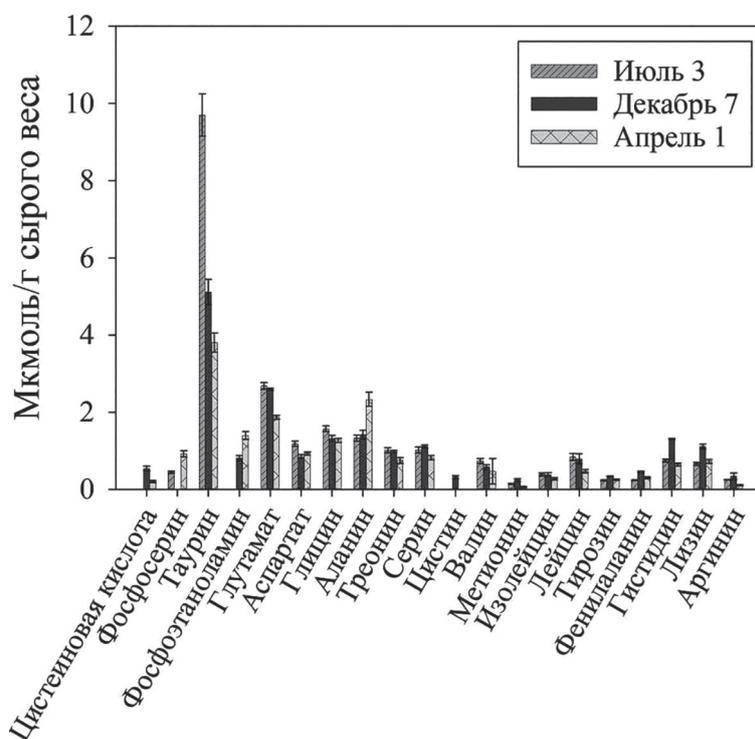


Рис. 1. Концентрации (мкмоль/г сырого веса; $m \pm SE$) вторичных метаболитов и свободных аминокислот в сердечной мышце ротана *Perccottus glenii* в зависимости от сезона и пребывания в гипометаболическом состоянии.

Таблица 2. Концентрации протеиногенных аминокислот (мкмоль/г сырого веса; $m \pm SE$) в сердце ротана *Percottus glenii* в зависимости от сезона и пребывания в гипометаболическом состоянии

Аминокислота	3 июля	7 декабря	1 апреля
Глутамат	2.68 ± 0.09	2.59 ± 0.03	1.87 ± 0.05*
Аспарат	1.18 ± 0.07	0.85 ± 0.05*	0.93 ± 0.04
Глицин	1.57 ± 0.07	1.32 ± 0.08*	1.27 ± 0.05
Аланин	1.33 ± 0.08	1.42 ± 0.11	2.33 ± 0.18*
Треонин	1.01 ± 0.07	0.98 ± 0.03	0.75 ± 0.07*
Серин	1.02 ± 0.08	1.11 ± 0.04	0.82 ± 0.06*
Цистин	–	0.32 ± 0.04	–
Валин	0.74 ± 0.06	0.58 ± 0.06	0.47 ± 0.33*
Метионин	0.14 ± 0.01	0.24 ± 0.04*	0.06 ± 0.01*
Изолейцин	0.39 ± 0.04	0.38 ± 0.06	0.27 ± 0.03*
Лейцин	0.84 ± 0.09	0.79 ± 0.13	0.47 ± 0.05*
Тирозин	0.23 ± 0.01	0.33 ± 0.01*	0.25 ± 0.02*
Фенилаланин	0.24 ± 0.01	0.45 ± 0.02*	0.30 ± 0.02*
Гистидин	0.75 ± 0.04	1.30 ± 0.02*	0.65 ± 0.04*
Лизин	0.66 ± 0.04	1.11 ± 0.06*	0.73 ± 0.05*
Аргинин	0.25 ± 0.01	0.34 ± 0.08	0.11 ± 0.01*
Сумма ПАК	13.04	14.11	11.28
Сумма ПАК+ВМ	23.17	20.57	17.60

Примечания: ПАК – протеиногенные аминокислоты. ВМ – вторичные метаболиты. * = значимые различия ($p < 0.05$). Значимость отличия апрельских значений указана относительно как июльских, так и (отдельно) декабрьских значений. Значимость отличий декабрьских значений указана относительно июльских.

также свои особенности: летом – «следы», а в начале зимы и после зимнего гипобиоза 0.54 ± 0.06 и 0.20 ± 0.03 мкмоль/г, соответственно (табл. 1). По данным Граса и соавторов [Gras et al., 1982], в сердце форели ФЭА, ФС и ЦК также выявлены как следы при +12 °С.

Аминокислоты

Содержание протеиногенных аминокислот в летнее время, в начале и в конце зимы представлено в табл. 2 и на рис. 1. Летний уровень показал, что суммарное количество самых представленных аминокислот, аланина и глутамата, составляет 4.01 мкмоль/г. Это количество не изменялось при снижении температуры к началу зимы и на финальной стадии гипобиоза (табл. 2). Примечателен и другой факт: в начале зимы, когда температура воды в водоёме, в зоне нахождения рыб, была +1 °С, но ротаны были вполне активны, соотношение глутамата и аланина лишь незначительно изменилось по сравнению с летним: пул глутамата незначительно уменьшился, а пул аланина незначительно увеличился (табл. 2, рис. 2). Этот факт свидетельствует о тонкой компенсаторной перестройке метаболизма пойкилотермного животного, которая позволяет сохранять прежний баланс метабо-

лизма, несмотря на весьма значительное снижение температуры. Удивительно, но общее количество глутамата и аланина в сердце ротанов совпадало с таковым в сердце форели, а аспарат и глицин приблизительно соответствовали декабрьскому уровню *аспартата* (0.62 ± 0.05 мкмоль/г) и *глицина* (1.41 ± 0.11 мкмоль/г) в сердце форели [Gras et al., 1982]. На конечной стадии гипобиоза, в первый день апреля (табл. 2), в сердце *P. glenii* произошло некоторое сокращение пула глутамата (до 1.87 мкмоль/г) и соответствующее увеличение аланина (до 2.33 мкмоль/г). Для сравнения, в сердце ужа, отловленного в сентябре и акклиматизированного в течение 2–3 недель до 3 °С, пул глутамата составлял 1.953, аланина – 0.52, глицина – 0.10, аспартата + аспарагина – 1.47 мкмоль/г [Churchill, Storey, 1992]. В сердце крыс пул глутамата составляет 5.17, аланина – 1.51 мкмоль/г [Adibi, 1971].

Аспарагиновая кислота представляет особый интерес вследствие медленного нарастания своей роли в эволюции, подтверждаемой исключительно малым присутствием в мозге ротана: 0.08, 0.06 и 0.00 мкмоль/г летом, в декабре и после четырёхмесячного оцепенения в замёрзшей воде, соответственно [Каранова, 2018]. В плазме крови пул аспартата летом

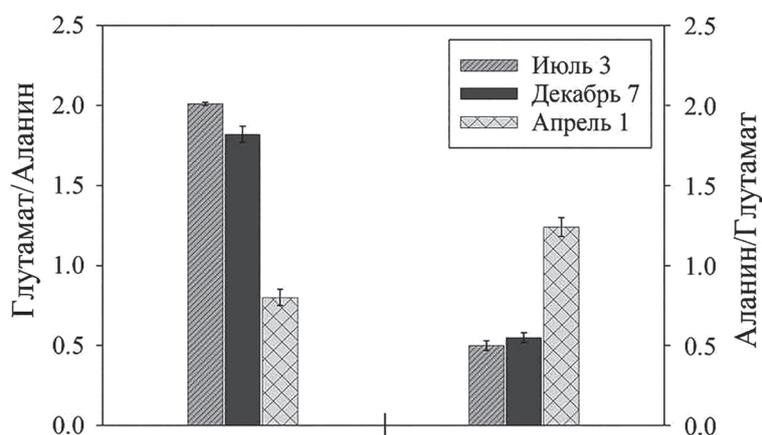


Рис. 2. Количественное соотношение глутамата/аланина и аланина/глутамата [(мкмоль/г)/(мкмоль/г); $m \pm SE$] в сердце ротана *Perccottus glenii* в разные сезоны.

был таким же низким [Там же]. В отличие от своей не востребуемости в мозге, в сердце *P. glenii* пул аспартата летом уже сопоставим с аланином (1.18 и 1.33 мкмоль/г, соответственно (табл. 2)). В холодное время параллельно со снижением глутамата происходит заметное снижение аспартата, до 0.86 ± 0.06 и 0.93 ± 0.04 мкмоль/г соответственно для начала зимы и окончания гипобиоза (табл. 2).

Разветвлённые аминокислоты (валин, изолейцин и лейцин), по-видимому, активно участвуют в компенсаторных ответах сердечной ткани (табл. 2). Снижение уровня валина происходит как в начале гипобиоза, так и в момент его завершения: от 0.74 ± 0.06 мкмоль/г летом до 0.58 ± 0.08 в начале зимы и 0.47 ± 0.33 после четырёхмесячного гипобиоза. Пулы изолейцина и лейцина (0.39 и 0.84 мкмоль/г соответственно) в начале зимы не изменились в сравнении с летними, но к началу апреля снизились значительно, до 0.27 и 0.47 мкмоль/г (табл. 2). Снижение уровня разветвлённых аминокислот к апрелю, возможно, вызвано их вовлечённостью в глюконеогенез для компенсации снижения количества глюкозы. Интересно отметить, что разветвлённые аминокислоты метаболизируются миокардом млекопитающих даже во время нормальной сердечной функции [Schwartz et al., 1985]; кроме того, ранее была показана способность сердца использовать валин в качестве альтернативы глюкозе для поддержания длительности потенциала действия [Nishimura et al., 1989]. Несмотря на то, что эти факты получены на млекопитающих,

можно со значительной долей вероятности применить их и для рыб.

Обсуждение

Вторичные метаболиты

Вектор сезонных изменений пула таурина в сердце (рис. 1), в отличие от предполагаемого, оказался аналогичным направлению сезонных изменений таурина в мозге, где его уровень в летний период был значительно ниже, чем в сердце, и составлял 3.9 ± 0.4 мкмоль/г, снижаясь в декабре более чем в 4 раза, до 0.90 мкмоль/г [Karapova, 2018]. Схожие, но, как и для таурина, существенно отличающиеся количественные изменения отмечались для ФЭА, который в мозге от минимального летнего уровня 0.039 поднимался в декабре до 3.66 мкмоль/г, количественно как бы замещая ушедший таурин [Там же].

Функции таурина настолько многообразны, что выявить специфику его роли для сердечной ткани, тем более пойкилотермных животных, в настоящее время вряд ли представляется возможным [Tibbits et al., 1992; Ogasawara et al., 1994; Schaffer et al., 1995; Hansen et al., 2006]. Таурин опосредует множество мембраносвязанных эффектов в возбудимых тканях млекопитающих, но катионный гомеостаз, возможно, одна из важнейших его функций [Там же]. Предполагается, что причиной влияния таурина на транспорт кальция является или взаимодействие с нейтральными фосфолипидами мембран, или вызванные таурином изменения в фосфорилировании белков [Satoh, Horie, 1997; Satoh,

Sperelakis, 1998; Huxtable, 2000; Satoh, 2001]. Помимо участия в катионном гомеостазе, таурин, благодаря относительной химической инертности, функционирует как модулятор регуляции активности ферментов, в клеточной сигнализации и т. д. [Huxtable, 2000; Ito et al., 2009; Ripps, Shen, 2012]. Взаимодействуя с мембранами, таурин стабилизирует их, при этом предполагается, что между аминокислотными и сульфогруппами таурина и фосфатной и аминокислотными группами мембранных фосфолипидов образуется электростатическое взаимодействие [Schaffer et al., 1995]. Одним из изменений в функционировании мембран, вызванных таурином, является ингибирование N-метилтрансферазы, катализирующей превращение фосфатидилэтаноламина в фосфатидилхолин (ФХ) [Hamaguchi et al., 1991]. Таурин способен изменять фосфорилирование ключевых белков, в частности, пируватдегидрогеназы (ПДГ) [Schaffer et al., 1995]. Введённый экзогенно перед экспериментальной индукцией ишемии миокарда, таурин уменьшает синтез лактата и увеличивает продукцию пирувата во время ишемии [Miyamoto et al., 2009]. Принимая во внимание вышесказанное, можно предположить наличие для сердца и мозга рыб каких-то общих функций таурина, – например, таких как модуляция катионного гомеостаза, влияние на фосфорилирование белков и т. д. Предположительно, снижение количества таурина в зимнее время в сердце может свидетельствовать об активном расходе этого важного для гомеостаза химического соединения.

Относительно функциональных особенностей ФЭА, находящегося в противофазе с изменениями пулов таурина как в сердце *P. glenii* (табл. 1), так и в его мозге [Karanova, 2018], известно, что он играет важную роль в биосинтезе клеточных мембран живых организмов, являясь участником синтеза фосфатидилэтаноламина и ФХ; участвует в транспорте жирных кислот в митохондрии, в обеспечении электролитного баланса клеточной мембраны и т. д. [Modica-Napolitano, Renshaw, 2004; Farine et al., 2015]. Появление ФЭА при низкой температуре позволяет предположить его участие в тех или иных компенсаторных реакциях, обеспечивающих

адаптацию сердечно-сосудистой системы *P. glenii* к низким температурам; не исключена его регуляторная роль в переключении аэробного гликолиза сердца *P. glenii* на анаэробный. Так, повышение количества ФЭА, совпадающее с убылью глутамата (маркера цикла трикарбоновых кислот, ЦТК) и с нарастанием аланина (маркера анаэробного гликолиза) (табл. 2), может предполагать ингибирование этим фосфомоноэфиром метаболизма фосфолипидов митохондриальных мембран и, как следствие, замедление окислительного фосфорилирования и ЦТК.

Аминокислоты

Кровеносная система рыб имеет один круг кровообращения. Через двухкамерное сердце этих животных проходит только венозная кровь, нагнетаемая в жабры [Сухаренко, Максимов, 2021]. После обогащения кислородом в жаберных лепестках кровь поступает в другие органы. Большая часть энергии сердца рыб, как и у млекопитающих, создаётся с участием кислорода в процессе окисления жирных кислот, метаболизирующих в кетоновые тела; меньшая – за счёт анаэробного гликолиза, окисления глюкозы до лактата и свободных аминокислот [Li et al., 2020; Crockett, Sidell, 1990]. В результате окисления жирных кислот и работы сложного пируватдегидрогеназного комплекса, определяющего интенсивность ЦТК и окислительного фосфорилирования, из пирувата в митохондриях образуется ацетил-КоА, с которого начинается ЦТК. Регуляция окисления жирных кислот в сердце эвритермных рыб умеренного пояса осуществляется путём изменения активности ПДГ, ключевого фермента пируватдегидрогеназного комплекса. Отметим, что в сердце арктических рыб, в отличие от сердца эвритермных, скорость окисления жирных кислот регулируется активностью карнитин-пальмитоилтрансферазы (КПТ) [Sugden, Holness, 1994], переносящей ацильную группу от ацетил-КоА на карнитин через митохондриальную мембрану сердца, ставшую «жесткой» при низкой температуре [Iftikar, Hickey, 2013]. Сравнивая митохондриальный метаболизм сердца двух экотипично похожих рыб, антарктическую (*Trematomus newnesi*) и

умеренную (*Tautoga onitis*), Крокетт и Сиделл обнаружили у антарктических видов значительно более высокую активность КППТ (в 1.9 раза) и гидроксацил-КоА-дегидрогеназы (в 27.2 раза) [Crockett, Sidell, 1990].

По данным С.В. Шеховцова и соавторов [Shekhovtsov et al., 2020], в сердце сибирской лягушки *R. amurensis* в ответ на 17-дневную экстремальную гипоксию при 2 °С пулы аланина и лактата увеличиваются приблизительно в 4 раза, аспаратат снижается более чем в 3 раза, однако глутамат повышается, согласно рисунку авторов, лишь на 16%. В нашем исследовании в природных условиях при слабopоложительной температуре воды, возможно при незначительной гипоксии или даже её отсутствии, в сердце ротана почти за 4 месяца (с декабря до конца марта) пул аланина тоже увеличился, но всего лишь в 1.6 раза по сравнению с июльским значением (табл. 2). Концентрация аспаратата также снизилась, но всего в 1.2 раза. Однако уровень глутамата, в отличие от лягушки, не повысился, а даже незначительно снизился, с 2.7 до 1.9 мкмоль/г (табл. 2). Эти данные, за исключением глутамата, отражают принципиальное сходство соотношения ответов ключевых аминокислот, участвующих в энергетических процессах (в данном случае, аланина и аспаратата). Небольшое несовпадение ответов глутамата у рыбы ротана (табл. 2) и лягушки [Shekhovtsov et al., 2020], как и красноухой черепахи, также показавшей небольшое увеличение глутамата в условиях гипоксии [Bundgaard et al., 2019]), можно объяснить различиями условий воздействия на животных, биохимической специфичностью их метаболизма, а также чрезвычайно широкими биологическими функциями глутаминовой кислоты, реализующими эту специфичность.

Иная картина наблюдается у млекопитающих, в частности у сусликов, находящихся в состоянии длительного оцепенения при температуре сердца около 0 °С [Каранова, Захарова, 2023]. Энергетический метаболизм этих животных в конце торпора замедляется довольно существенно и, вероятно, за счёт подавления окислительного фосфорилирования и ЦТК, что находит отражение в трёхкратном падении уровня глутамата в конце торпора и

соответствующем трёхкратном возрастании уровня аланина [Там же]. Не слишком значительно различающиеся в сердце в конце зимней спячки пропорции участников анаплеротических реакций, глутамата, аланина, а также аспаратата (табл. 2, рис. 2), умеренно истощаемого малат-аспарататным челноком, свидетельствуют о не столь глубоком, как можно было ожидать, снижении активности ЦТК и переключении сердца *P. glenii* на энергетику экономичного анаэробного гликолиза, когда источником АТФ становится глюкоза. Возможно, это связано с тем, что в течение эксперимента рыбы оставались ниже уровня льда при слабopоложительных температурах.

Таким образом, наши данные об изменении аминокислотного профиля сердца *P. glenii* выявляют ещё один вариант адаптации, существующий у эвритермных рыб: умеренное снижение аэробной энергетики на протяжении длительного периода гипобиоза при околонулевой температуре.

Для поддержания температурно-специфической устойчивости сердца рыб активизируется экспрессия определённых генов [Vornanen et al., 2005; Long et al., 2020; Jiang et al., 2023]. Показано, что из 1380 проанализированных генов более 100 были дифференцированно экспрессированы у форели, акклимированной к холодным и тёплым температурам [Там же], при этом наиболее существенно были повышены транскрипты генов, участвующих в синтезе белка и промежуточном метаболизме.

Заключение

Итак, в природном водоёме с естественной сезонной динамикой температуры, у ротана при разном физиологическом состоянии, в том числе в состоянии гипобиоза, выявлена динамика содержания вторичных метаболитов и свободных аминокислот в сердечной мышце. Высокий уровень таурина в сердце *P. glenii* при сравнительно высокой температуре (+20...+25 °С), снижение в процессе температурной акклимации до +2 °С и продолжающееся снижение при стабильно низких температурах во время гипобиоза (+0.5...+1.5 °С) предполагает разные функции этого метаболита в сердце при разных температурах, од-

нако не исключает вероятность протекторной роли таурина при низких температурах.

Нарастающее повышение уровня ФЭА и его известные из литературы функциональные свойства, обеспечивающие перестройку клеточных мембран, дают основание для предположения регуляторной роли ФЭА в механизме переключения аэробного гликолиза на анаэробный во время гипобииоза.

Значительный уровень аспарагиновой кислоты в сердце и её динамика в разные периоды указывают на её актуальность для этого важного органа, опережающую актуальность для мозга, наблюдаемую ранее.

В течение длительного срока зимнего гипобииоза при положительных околонулевых температурах в сердце ротана не происходит значительного преобладания анаэробного гликолиза над аэробным, о чём может свидетельствовать соотношение пулов аланина и глутамата. Этот факт, вероятно, подтверждает наличие весьма успешного механизма адаптации ротанов к экстремальным условиям гипобииоза и, наряду с другими результатами, даёт дополнительное понимание механизмов холодоустойчивости этого вида рыб.

Благодарности

Авторы искренне благодарны директору лаборатории «ИЛ Тест-Пушино» В.М. Возняку за предоставленную помощь при анализе образцов, М.Г. Зибровой за ценные замечания по тексту, а также А.С. Карягиной и И.Г. Шоркунову за помощь в полевых работах на льду оз. Глубокое 1 апреля 2023 г.

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках государственного задания № FFER-2024-0013.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Процедура эксперимента с животными одобрена Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (заключение № 10 от 8 июля

2017; продление 14.05.2018, 23.04.2021, 18.03.2024).

Литература

- Голованов В.К., Ручин А.Б. Критический термический максимум головешки-ротана *Perccottus glenii* в разные сезоны года // Вопр. ихтиол. 2011. Т. 51. № 6. С. 822–827.
- Каранова М.В. Влияние сезонного снижения температуры и холодового шока на состав свободных аминокислот и фосфомоноэфиров в разных органах ротана-головешки *Perccottus glenii* (Eleotridae) // Вопросы ихтиологии. 2018. Т. 58. № 4. С. 486–495.
- Каранова М.В. Адаптация к низким температурам икроножных мышц травяной лягушки *Rana temporaria* в начале анабиоза // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2021. Т. 57. № 1. С. 81–87.
- Каранова М.В., Захарова Н.М. Адаптивная модификация пулов аминокислот в миокарде длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus* на разных стадиях гибернации // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2023. Т. 59. № 4. С. 262–270. DOI: 10.31857/S0044452923040034, EDN: OTXJJC
- Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. С. 553–562.
- Соколов Л.И. О зимовке ротана в Амурских водоёмах // Вопр. ихтиол. 2001. Т. 41. № 4. С. 572–573.
- Сухаренко Е.В., Максимов В.И. Физиология рыб. М.: Изд-во ООО НПО «Сельскохозяйственные технологии», 2021. 156 с.
- Adibi S.A. Interrelationships between level of amino acids in plasma and tissues during starvation // American J. Physiology. 1971. Vol. 221. № 3. P. 829–838. DOI: 10.1152/ajplegacy.1971.221.3.829
- Boyd T.A., Cha C.J., Forster R.P., Goldstein L. Free amino acids in tissues of the skate *Raja erinacea* and the stingray *Dasyatis sabina*: Effects of environmental dilution // J. Exp. Zool. 1977. Vol. 199. P. 435–442. DOI: 10.1002/jez.1401990318
- Bröer S., Bröer A. Amino acid homeostasis and signaling in mammalian cells and organisms // Biochem J. 2017. Vol. 474. No. 12. P. 1935–1963. DOI.org/10.1042/BCJ20160822
- Bundgaard A., Qvortrup K., Rasmussen L.J., Fago A., Turtles maintain mitochondrial integrity but reduce mitochondrial respiratory capacity in the heart after cold acclimation and anoxia // Journal of Experimental Biology. 2019. Vol. 222(11), jeb200410
- Churchill T.A., Storey K.B. Freezing survival of the garter snake *Thamnophis sirtalis parietalis* // Can. J. Zool. 1992. No. 70. P. 99–105.
- Crockett E.L., Sidell B.D. Some pathways of energy metabolism are cold adapted in Antarctic fishes // Physiol. Zool. 1990. Vol. 63. P. 472–488. DOI: 10.1086/physzool.63.3.30156223

- Dawson R.Jr., Wallace D.R. Taurine content in tissues from aged Fischer 344 rats // *Age*. 1992. Vol. 15. P. 73–81.
- Farine L., Niemann M., Schneider A., Bütikofer P. Phosphatidylethanolamine and phosphatidylcholine biosynthesis by the Kennedy pathway occurs at different sites in *Trypanosoma brucei* // *Scientific Reports*. 2015. Vol. 5. Article number: 16787. DOI: 10.1038/srep16787
- Gras J., Gudefin Y., Chagny F., Perrier H. Free amino acids and ninhydrin-positive substances in fish-II. Cardio-respiratory system: plasma, erythrocytes, heart and gills of the rainbow trout (*Salmo gairdnerii* Richardson) // *Comp. Biochem. Physiol.* 1982. Vol. 73B. No. 4. P. 845–847.
- Hamaguchi T., Azuma J., Schaffer S.W. Interaction of taurine with methionine: inhibition of myocardial phospholipid methyltransferase // *J Cardiovasc. Pharmacol.* 1991. Vol. 18. P. 224–230. DOI: 10.1097/00005344-199108000-00008.
- Hansen S.H., Andersen M.L., Birkedal H. et al. The Important Role of Taurine in Oxidative Metabolism // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2006. Vol. 583. P. 129–135. DOI: 10.1007/978-0-387-33504-9_13
- Hayward S.A.L., Manso B., Cossins A.R. Molecular basis of chill resistance adaptations in poikilothermic animals // *J. Exp. Biol.* 2014. Vol. 217. No. 1. P. 6–15. DOI: 10.1242/jeb.096537.
- Huxtable R.J. Expanding the circle 1975–1999 Sulfur biochemistry and insights on the biological functions of taurine // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2000. Vol. 483. P. 1–25.
- Iftikar F.I., Hickey A.J.R. Do Mitochondria Limit Hot Fish Hearts? Understanding the Role of Mitochondrial Function with Heat Stress in *Notolabrus celidotus* // 2013. Vol. 28. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064120>
- Ito T., Pastukh V., Solodushko V., et al. Effect of Taurine on Protein Kinase C Isoforms: role in taurine's actions? // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2009. Vol. 643. P. 3–11. DOI: 10.1007/978-0-387-75681-3_1.
- Jiang H., Wenqi Lv., Ying Wang et al. Multi-omics Investigation of Freeze Tolerance in the Amur sleeper, an Aquatic Ectothermic Vertebrate // *Mol. Biol. E.* 2023. Vol. 40. No. 3. P. msad040. DOI: 10.1093/molbev/msad040
- Jurss K., Bastrop R. Amino acid metabolism in fish // In: Hochachka P.W., Mommsen T.P. (eds), *Biochemistry and molecular Biology of fishes*. Elsevier. 1995. Vol. 4. P. 159–189.
- Karanova M. Free amino acid composition in blood and muscle of the gobi *Percottus glehni* at the period of preparation and completion of hibernation // *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2009. Vol. 45. P. 67–77.
- Karanova M.V. Impact of seasonal temperature decrease and cold shock on the composition of free amino acids and phosphomonoethers in various organs of Amur sleeper *Percottus glenii* (Eleotridae) // *J. Ichthyol.* 2018. Vol. 58. P. 570–579. DOI: 10.1134/S0032945218040069
- Karanova M.V., Zakharova N.M. Pools of amino acids of skeletal muscle in Yakutian ground squirrel *Urocyon undulatus* during different hibernation stages // *Biophys. J.* 2022. Vol. 67. No. 2. P. 288–293. DOI: 10.1134/S0006350922020105
- Karanova M.V., Zakharova N.M. Adaptive modification of amino acid pools in the myocardium of a Long-tailed ground squirrel *Urocyon undulatus* at different stages of hibernation // *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2023. Vol. 59. No. 4. P. 1027–1036. DOI: 10.1134/S0022093023040038
- Keen A.N., Klaiman J.M., Shiels H.A., Gillis T.E. Temperature-induced cardiac remodeling in fish // *J. Exp. Biol.* 2017. Vol. 220. P. 147–160. DOI: 10.1242/jeb.128496
- Kocsis J.L., Kostos V.J., Baskin S.I. Taurine levels in the heart tissues of various species // In: *Taurine* / Eds. R. Huxtable, A. Barblau. New York: Raven Press, 1976. P. 145–153.
- Long Y., Xixi Li, Fengyang Li, et al. Transcriptional programs underlying cold acclimation of Common carp (*Cyprinus carpio* L.) // *Front. Genet.* 2020. Vol. 23. No. 11. DOI: 10.3389/fgene.2020.556418
- Li Ling-Yu, Li Jia-Min, Ning Li-Jun, et al. Mitochondrial fatty acid β -oxidation inhibition promotes glucose utilization and protein deposition through energy homeostasis remodeling in fish // *The Journal of Nutrition*. 2020. Vol. 150. No. 9. P. 2322–2335. DOI: 10.1093/jn/nxaa187
- Lushchak V.I., Bagnyukova T.V. Hypoxia induces oxidative stress in tissues of a goby, the rotan *Percottus glenii* // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2007. Vol. 148. No. 4. P. 390–397.
- Maplestone R.A., Stone M.J., Williams D.H. The evolutionary role of secondary metabolites – a review // *Gene*. 1992. Vol. 115. P. 151–157. DOI: 10.1016/0378-1119(92)90553-2
- Miyamoto T.A., Takayuki U., Yoshihumi I., et al. Taurine-mediated cardioprotection is greater when administered upon reperfusion than prior to ischemia // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2009. Vol. 647. P. 27–36. DOI: 10.1007/978-0-387-75681-3_3
- Modica-Napolitano J.S., Renshaw P.F. Ethanolamine and phosphoethanolamine inhibit mitochondrial function *in vitro*: implications for mitochondrial dysfunction hypothesis in depression and bipolar disorder // *Biol. Psychiatry*. 2004. Vol. 55. P. 273–277. DOI: 10.1016/S0006-3223(03)00784-4
- Nishimura M., Tanaka H., Homma N., et al. Ionic mechanisms of the depression of automaticity and conduction in the rabbit atrioventricular node caused by hypoxia or metabolic inhibition and protective action of glucose and valine // *Am. J. Cardiol.* 1989. Vol. 64. P. 24–28. DOI: 10.1016/0002-9149(89)91193-4
- Ogasawara M., Nakamura T., Koyama I., et al. Reactivity of taurine with aldehydes and its physiological role // *Adv. Exp. Med. Biol.* 1994. Vol. 359. P. 71–78. DOI: 10.1248/cpb.41.2172
- Pisarenko O. Mechanisms of myocardial protection by amino acids: Facts and hypotheses // *Clin. Exp. Pharm. Physiol.* 1996. Vol. 23. No. 8. P. 627–633. DOI: 10.1111/j.1440-1681.1996.tb01748.x
- Ripps H., Shen W. Review: taurine: a “very essential” amino acid // *Molecular Vision*. 2012. Vol. 18. P. 2673–2686.
- Satoh H. $[Ca^{2+}]_i$ -dependent actions of taurine in spontaneously beating rabbit sino-atrial nodal cells // *Eur. J. Pharmacol.* 2001. Vol. 424. P. 19–25. DOI: 10.1016/S0014-2999(01)01128-1

- Satoh H., Horie M. Actions of taurine on the L-type Ca²⁺ channel current in guinea pig ventricular cardiomyocytes // *J. Cardiovasc. Pharmacol.* 1997. Vol. 30. P. 711–716. DOI: 10.1097/00005344-199712000-00002
- Satoh H., Sperelakis N. Review of some actions of taurine on ion channels of cardiac muscle cells and others // *Gen. Pharmacol.* 1998. Vol. 30. P. 451–463. DOI: 10.1016/s0306-3623(97)00309-1
- Schaffer S.W., Azuma J., Matura J.D. Mechanisms underlying taurine-mediated alterations in membrane function // *Amino Acids.* 1995. Vol. 8. P. 231–246. DOI: 10.1007/BF00806821
- Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P., Zelentsova E.A., Yanshole L.V., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., Metabolic response of the Siberian wood frog *Rana amurensis* to extreme hypoxia // *Scientific Reports.* 2020. Vol. 10. Article number: 14604
- Schwartz R.G., Barrett E.J., Francis C.K., Jacob R., Zaret B.L. Regulation of Myocardial of Amino Acid Balance In the conscious dog // *J. Clin. Invest.* 1985. Vol. 75. P. 1204–1211.
- Spachman D.H., Stein W.H., Moore S. Automatic recording apparatus for use in the chromatography of amino acids // *Anal. Chem.* 1958. Vol. 30. No. 7. P. 1190–1206.
- Sugden M.C., Holness M.J. Interactive regulation of the pyruvate dehydrogenase complex and the carnitine palmitoyltransferase system // *FASEB J.* 1994. Vol. 8. P. 54–61. DOI: 10.1096/fasebj.8.1.8299890
- Thurston J.H., Hauhart R.E., Naccarato E.F. Taurine: possible role in osmotic regulation of mammalian heart // *Science.* 1981. Vol. 214. No. 4527. P. 1373–1374.
- Tibbits G.F., Philipson K.D., Kashiwara H. Characterization of myocardial Na(+)-Ca²⁺ exchange in rainbow trout // *Am. J. Physiol.* 1992. Vol. 262. No. 2. P. 411–417. DOI: 10.1152/ajpcell.1992.262.2.C411
- Vornanen M., Hassinen M., Koskinen H., Krasnov A. Steady-state effects of temperature acclimation on the transcriptome of the rainbow trout heart // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2005. Vol. 289. No. 4. P. 1177–1184. DOI: 10.1152/ajpregu.00157.2005
- Wu G. Amino acids: metabolism, functions, and nutrition // *Amino Acids.* 2009. Vol. 37. P. 1–17 DOI: 10.1007/s00726-009-0269-0

DYNAMICS OF SECONDARY METABOLITES AND FREE AMINO ACIDS IN THE HEART OF THE FISH ROTAN *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) DURING WINTER HYPOBIOSIS

© 2024 Karanova M.V.^a, Gagarinsky E.L.^a, Petrukhin O.V.^b, Reshetnikov A.N.^{c,*}

^aInstitute of Cell Biophysics, FRC PSCBR, RAS, Pushchino, 142290, Russia

^bLaboratory “IL Test-Pushchino”, Pushchino, 142290, Russia

^cEcology and Evolution Institute, RAS, Moscow, 119071, Russia

e-mail: *anreshetnikov@yandex.ru

The freshwater fish *P. glenii* is of interest due to its tolerance to a wide range of environmental temperatures; however, the details of the mechanisms of its low-temperature adaptation have been insufficiently studied. Our previous work has shown the involvement of secondary metabolites and amino acids in the compensatory responses to near-zero temperatures of skeletal muscles, brain tissue, blood plasma, and liver of *P. glenii*. In the current study we report their compensatory responses in the heart. It has been shown that at the beginning of hypobiosis (December), at a water temperature of +1 °C, the level of taurine almost halves in comparison with summer concentration ($9.70 \pm 0.55 \mu\text{mol/g}$ wet weight), and it decreases further to $3.80 \pm 0.25 \mu\text{mol/g}$ by the end of winter hypobiosis (beginning of April). Phosphoethanolamine was not detected in summer, but it appears in December ($0.81 \pm 0.07 \mu\text{mol/g}$), and increases until the end of hibernation. Cysteic acid was also found only in December but its concentration decreased before the end of hibernation. The ratio of glutamate and alanine pools, the indicator of the metabolic contribution of aerobic and anaerobic energy, showed slight decrease of glutamate during hypobiosis and increase of alanine. Amino acid responses suggest that oxidative phosphorylation and the tricarboxylic acid cycle are actively involved in the energy supply of the heart of *P. glenii* even at the end of hypobiosis.

Keywords: alanine, Amur sleeper, Chinese sleeper, Glubokoe Lake Hydrobiological Station, glutamate, low-temperature adaptation, phosphoethanolamine, taurine.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *BODOTRIA PARVA* CALMAN, 1907 (CUMACEA: BODOTRIIDAE) В ЭСТУАРНЫХ ВОДАХ О. САХАЛИН (ЗАЛИВ АНИВА, ОХОТСКОЕ МОРЕ)

© 2024 Лабай В.С.*, Корнеев Е.С.**

Сахалинский филиал ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Южно-Сахалинск, 693023, Россия
e-mail: *v.labaj@yandex.ru, ORCID 0000-0002-0845-6059;
**Egorich96052@mail.ru, ORCID 0000-0002-7701-9979

Поступила в редакцию 07.06.2024. После доработки 02.08.2024. Принята к публикации 23.08.2024

В сентябре 2022 г. в эстуарии р. Сусуя (южный Сахалин) обнаружены кумовые раки, относящиеся к роду *Bodotria* (Bodotriidae, Cumacea). Материал собран в устье эстуария и в 400 м выше в зоне влияния морских приливных вод зал. Анива (Охотское море), на глубине от 0.25 до 0.75 м на мелком песке с галькой, реже – на мелком песке с илом и детритом. Особи, найденные в эстуарии, не принадлежат к известным из дальневосточных морей России видам *Bodotria furugelmiensis* Tzareva & Vassilenko, 2006 и *Bodotria ozolinshi* Tzareva & Vassilenko, 1993, но соответствуют морфологическим признакам *Bodotria parva* Calman, 1907. Природный ареал последнего расположен в прибрежных мелководьях тихоокеанского побережья Восточной Азии: Таиланд, Китай, Корея и Япония. Предположительно этот вид-вселенец случайно интродуцирован в акваторию Охотского моря с балластными водами. Важно отслеживать распространение данного вида с целью прогноза последствий для местных видов и экосистем.

Ключевые слова: биологические инвазии, интродукция, *Bodotria*, эстуарий, река Сусуя, остров Сахалин, залив Анива, Охотское море.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-145-157

Введение

Кумовые раки (Cumacea) обладают высоким расселительным потенциалом и часто являются инвазионными видами в морских и пресноводных экосистемах [Биологические инвазии..., 2004]. В России основными акваториями вселения кумовых раков являются Чёрное, Азовское, Балтийское и Белое моря, а также Волжский бассейн [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Мордухай-Болтовской, 1978; Kalayda, Yakovlev, 2001; Яковлев, Яковлева, 2004, 2007; Анцулевич, 2005; Литвиненко, Евченко, 2006; Яковлева и др., 2009; Berezina, Petryashev, 2012; Болтачева и др., 2022]. В дальневосточных морях России появление видов-вселенцев кумовых раков до настоящего времени отмечено не было [Ломакина, 1958; Царёва и др., 2013].

Эстуарии играют особую роль в качестве доноров и реципиентов антропогенного переселения видов в силу нестабильности, широкого диапазона изменчивости и простран-

ственной неоднородности физико-химических условий, усиливаемых тем обстоятельством, что в устьях рек располагаются наиболее крупные порты, через которые осуществляются транспортные потоки. Видам эстуарной фауны присущи эвригалинность, эвритермность, преобладание детритофагии и *r*-стратегии жизненных циклов, которые делают эти виды конкурентоспособными при инвазиях в другие водоёмы [Биологические инвазии..., 2004].

В эстуариях южных регионов Дальнего Востока России отмечается значительная сезонная и суточная изменчивость гидрологических и гидрохимических параметров среды: солёности, температуры, концентрации растворённого кислорода и др. Такой характер изменчивости абиотических характеристик делает эстуарии наиболее показательными участками акваторий с точки зрения адаптации гидробионтов к меняющимся условиям среды [Комендантов, Орлова, 1990, 2003; Колпаков, 2018].

В водах Дальнего Востока России до настоящего времени встречены два вида рода *Bodotria* Goodsir, 1843: *Bodotria furugelmiensis* Tsareva & Vassilenko, 2006 и *Bodotria ozolinshi* Tsareva & Vassilenko, 1993. Оба вида отмечены только для зал. Петра Великого Японского моря [Tsareva, Vassilenko, 1993, 2006; Petryashov et al, 2013; Царёва и др., 2013]. Ло-

макина [1971] указала для зал. Посыет Японского моря *Bodotria chinensis* Lomakina, 1960 (данный номен в настоящее время является младшим синонимом *Bodotria parva* Calman, 1907 [Harada 1967; Hays 2007]), однако Царёва с соавторами [2013] выразили мнение, что данная находка относится к *Bodotria ozolinshi*.

Цель настоящего исследования – описание морфологии и экологии представителя рода *Bodotria*, впервые обнаруженного в эстуарных водах южной части о. Сахалин (бассейн зал. Анива, Охотское море).

Материал и методика

Работа основана на материалах бентосной съёмки, выполненной в эстуарии р. Сусуя (южная часть о. Сахалин) на глубинах от 0.1 до 1.35 м (рис. 1). Отбор проб на глубине менее 0.3 м на галечно-гравийных грунтах осуществлялся складным бентометром (0.12 м²), на больших глубинах на мягких грунтах – малым дночерпателем Петерсена (0.025 м²) [Руководство..., 1983; Методические..., 2003] в сентябре 2022 г. Отобранные пробы промывались, фиксировались 4%-м нейтрализованным формалином и этикетировались. После

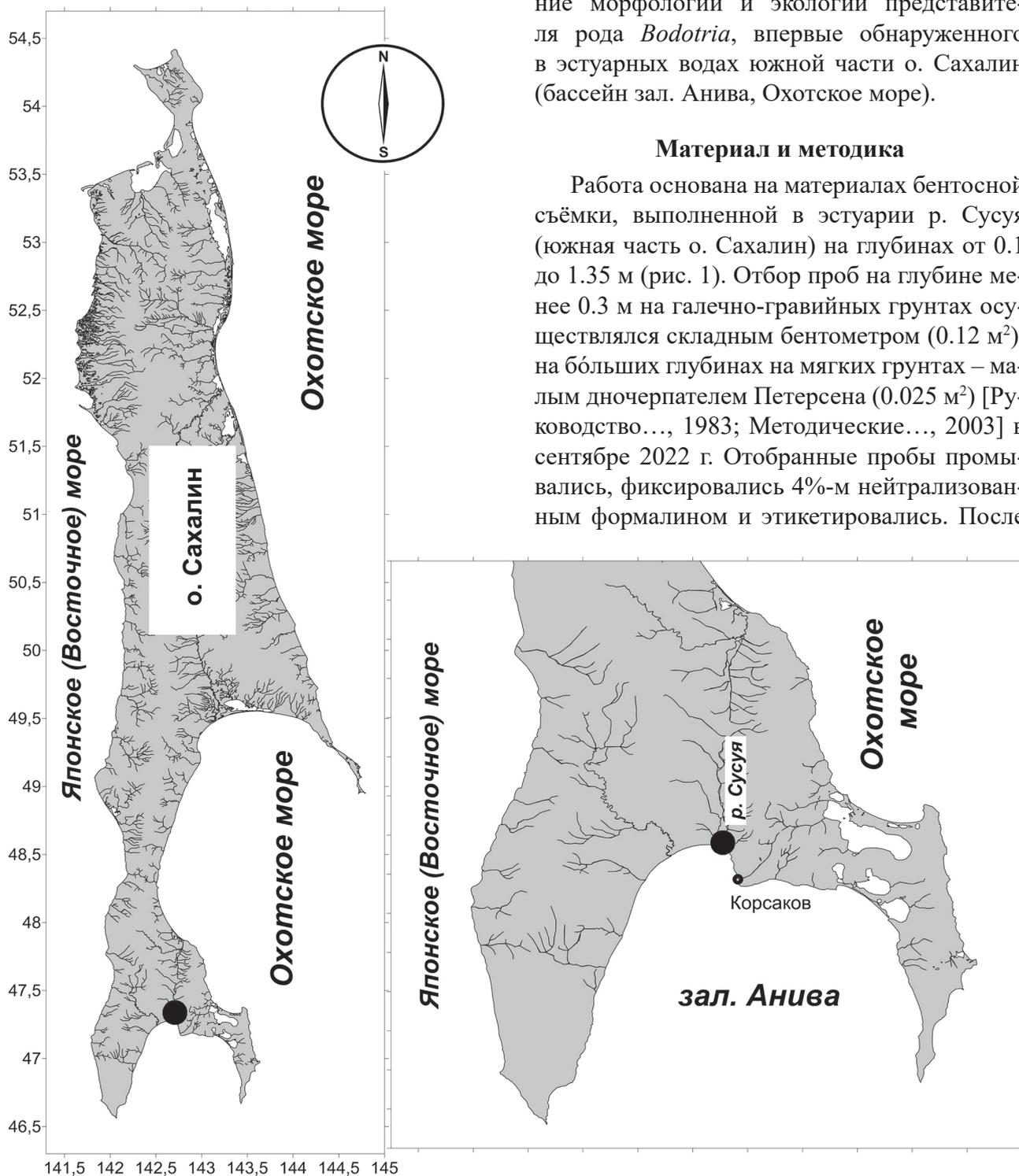


Рис. 1. Карта-схема встречаемости *Bodotria parva* Calman, 1907 на о. Сахалин.

первичной обработки (разборки по таксонам) извлечённые организмы фиксировались в 96%-м растворе этанола.

Выборка составила 48 экземпляров. Обнаруженные нами кумовые рачки, с характерными признаками вида *Bodotria parva* Calman, 1907, известного из прибрежных мелководных бухт Таиланда, Китая, Японии и Кореи, идентифицированы с помощью литературных источников [Calman, 1907; Lee, Lee, 1998].

Диссекция рачков проводилась под стереоскопическим микроскопом «Альтами SM0745». Из придатков тела и ротовых частей после диссекции изготавливались глицерин-желатиновые препараты. Фотографии препаратов производились на оптическом микроскопе «Микмед-5» с использованием цифровой фотокамеры DCM-500. Графические рисунки выполнялись в соответствии с протоколом Колемана [Coleman, 2003]. Весь

собранный материал помещён в 90%-й раствор этанола и хранится в коллекции ракообразных Зоологического музея Московского государственного университета.

Дифференциация щетинок основана на работах Уотлинга [Watling, 1989; Garm, Watling, 2013]. SEM изображения скульптуры покровов производились на сканирующем электронном микроскопе JEOL Neoscope JCM-5000 на предварительно обезвоженном спиртовой проводкой и покрытом золотом материале.

Результаты

Таксономическая, морфологическая и экологическая характеристика кумовых раков Bodotria parva из эстуария р. Сусуя

Bodotria Goodsir, 1843

Bodotria parva Calman, 1907 (рис. 1–6).

Bodotria parva Calman, 1907: 5, plate I, рис. 16–18. – Stebbing 1913: 28. – Harada 1967: 238,

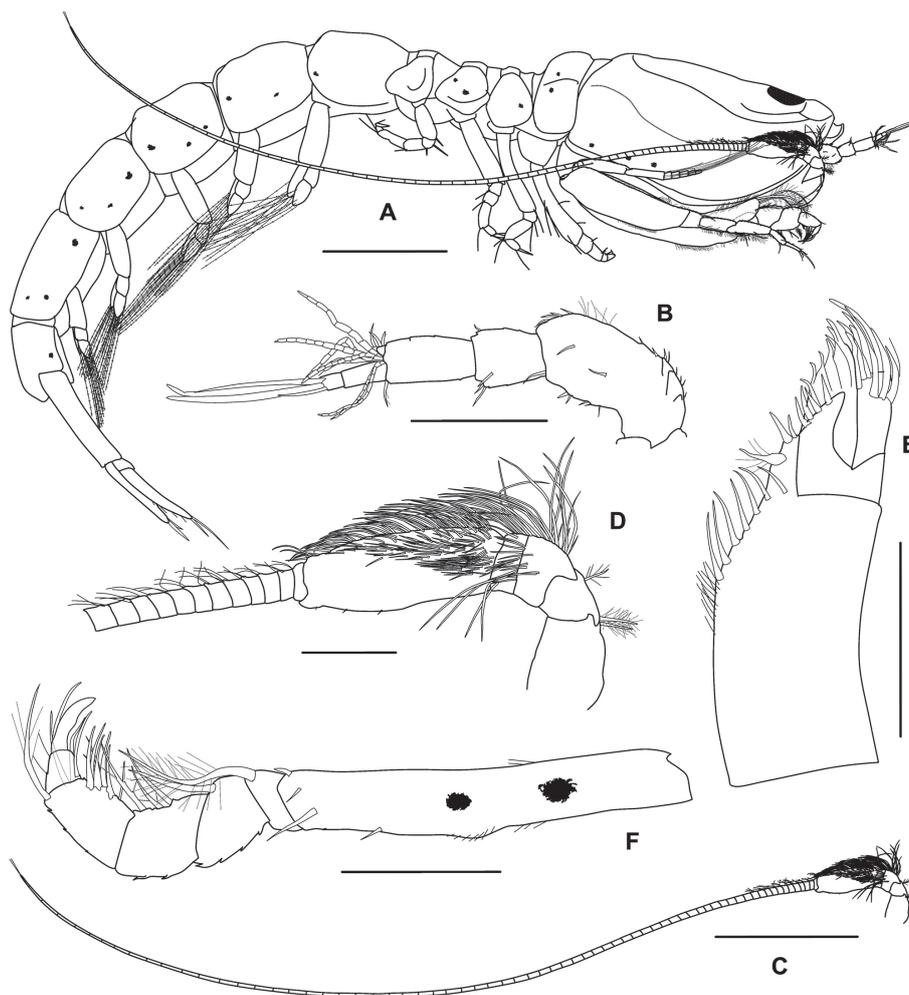


Рис. 2. *Bodotria parva* Calman, 1907, самец (3.1 мм): А – общий вид латерально, В – антенна 1, С, D – антенна 2, Е – максилла 2, F – максиллипед 2; шкалы: А, С – 0.5 мм, В, D, Е, F – 0.1 мм.

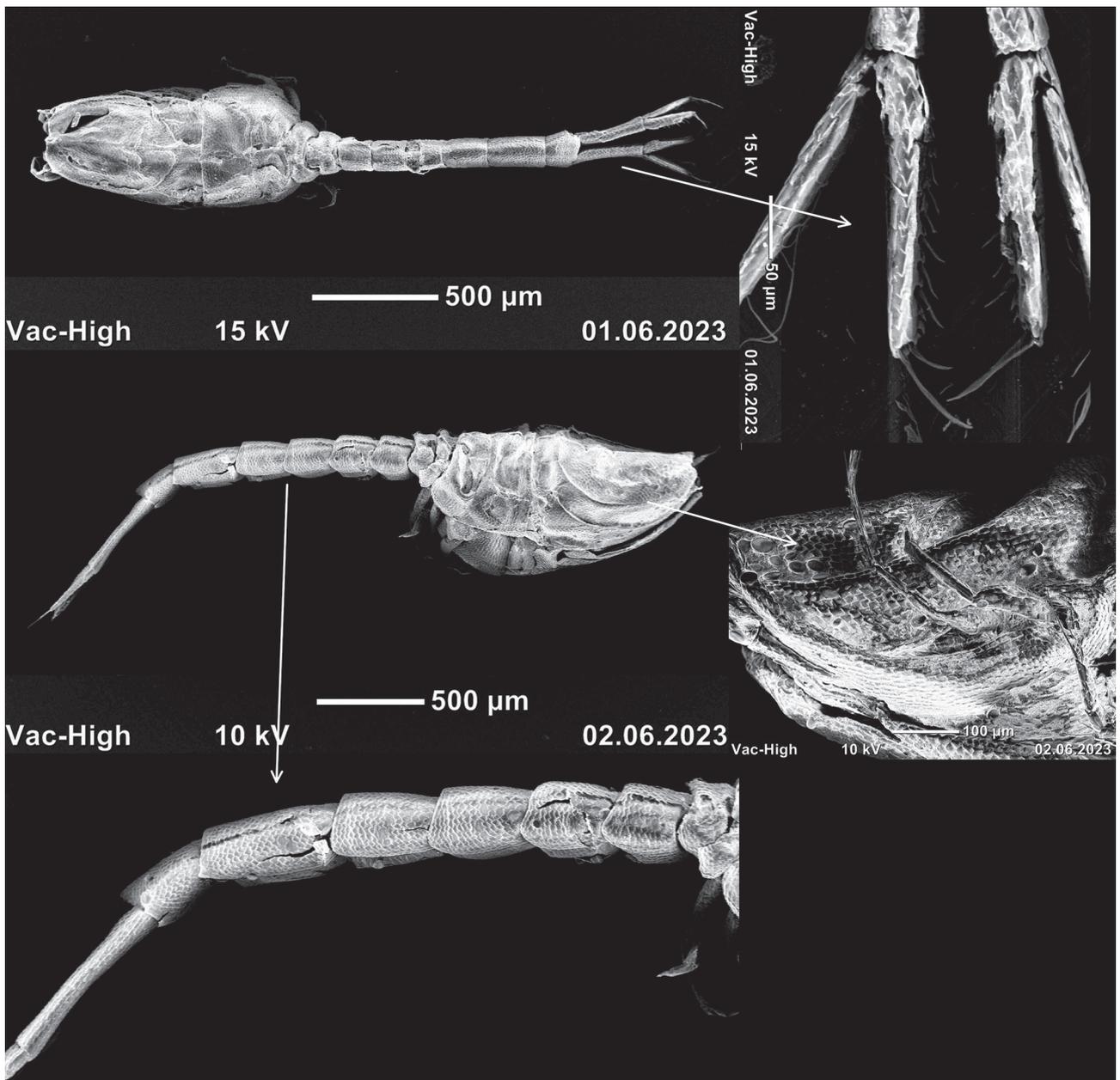


Рис. 3. *Bodotria parva* Calman, 1907 (СЭМ, самка из эстуария р. Сусуя).

рис. 7. – Vacescu 1988: 43. – Lee & Lee 1998: 78, рис. 4–7.

Bodotria chinensis Lomakina, 1960: 96–97, 107–108, рис. 3.

Материал. Самец, 3.3 мм, Мм-1, о. Сахалин, устье р. Сусуя (46°74047' с. ш., 142°72146' в. д., 0.075 м), мелкий песок с галькой, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г. Самец, 3.3 мм, Мм-2, там же, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г. Самка, 3.1 мм, Мм-3, там же, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г. Самка, 3.3 мм, там же, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г. Самка, 3.1 мм, Мм-4, там же, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г. 42 самки, Мм-5, о. Сахалин, устье р. Сусуя (46°74047' с. ш., 142°72146' в. д., 0.075

м), мелкий песок с галькой, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г. 1 самка, о. Сахалин, эстуарий р. Сусуя, 400 м выше устья (46°74371' с. ш., 142°72402' в. д., 0.05 м), ил, мелкий песок, Е.С. Корнеев, 01 сентября 2022 г.

Описание. Половозрелый самец. Длина около 3.3 мм, исключая псевдорострум и уроподы. Окраска тела (рис. 2А) – палевая с редкими чёрными меланоцитами по карапаксу, сегментам абдомена и конечностей. Микроструктура покровов формируется ромбовидными чешуйками, перекрывающими друг друга кзади (рис. 3).

Длина карапакса составляет около 0.26 длины тела (рис. 2А). Карапакс дорсально слегка

расширяется кзади. С дорсомедиальным килем, отчётливым по всей длине карапакса, с парой дорсолатеральных складок (верхних гребней), округло смыкающихся сзади, и с боковой продольной складкой (нижним гребнем) с каждой стороны. Антеннальный вырез и антеролатеральный угол развиты.

Совокупная длина свободных торакальных сегментов составляет $2/3$ длины карапакса. Каждый сегмент с развитым дорсомедиальным гребнем и с одной дорсолатеральной складкой с каждой стороны.

Антенна 1 (рис. 2B): первый членик стебелька немного длиннее, чем второй и третий членики вместе, последний членик с 7 сегментированными эстетасками на дистальном крае; жгутик 2-члениковый; второй членик с 3 длинными и одной короткой щетинками; дополнительный жгутик одночлениковый, крошечный, с 3 короткими щетинками.

Антенна 2 (рис. 2C, D): очень длинная, заходит за задний край четвёртого абдоминального сегмента, пятый членик стебелька длиннее первого, второго, третьего и четвёртого вместе взятых, первый членик по наружному краю с 2 крепкими перистыми щетинками, второй членик с одной крепкой перистой щетинкой, третий, четвёртый и пятый членики с густым опушением из тонких щетинок, прогрессивно уменьшающихся в длине от третьего членика к дистальному краю пятого; членики жгутика с рядом коротких щетинок вдоль наружного края.

Максилла 2 (рис. 2E): терминальные членики составляют $2/3$ длины протоподуса, вооружены длинными простыми изогнутыми крепкими щетинками, внутренний край протоподуса с 7 простыми крепкими щетинками, дистальный вырост с субапикальной крепкой перистой щетинкой и двумя апикальными крепкими (шипообразными) простыми щетинками.

Максиллипед 2 (рис. 2F): базис длинный, почти равен по длине остальным членикам вместе взятым; ишиум и мерус с длинной крепкой перистой щетинкой на внутреннем дистальном углу каждый; карпус с тремя перистыми щетинками вдоль внутреннего края; проподус с длинной перистой щетинкой на наружном дистальном углу и с 6 простыми

щетинками вдоль внутреннего края; дактилюс двураздельный, дистальная его часть более длинная, толстая, немного изогнутая внутрь.

Максиллипед 3 (рис. 4A): базис составляет 1.8 длины всех оставшихся дистальных сегментов вместе взятых, лопасть наружного края базиса достигает $1/4$ длины меруса, с 4 длинными перистыми щетинками; мерус равен карпусу по длине, каждый с длинной перистой щетинкой на наружном дистальном углу и несколькими короткими перистыми щетинками вдоль внутреннего края; проподус короче карпуса, с несколькими щетинками вдоль внутреннего края; дактилюс с крепкой простой щетинкой апикально.

Переопод 1 (рис. 4B): базис составляет 1.1 длины всех оставшихся дистальных сегментов вместе взятых; ишиум равен $1/2$ длины меруса, с одной короткой и одной длинной перистыми щетинками на дистальном крае; карпус в 1.2 раза длиннее меруса, с несколькими щетинками вдоль внутреннего края; проподус равен $1/2$ длины карпуса, с двумя субапикальными щетинками на внутреннем крае; дактилюс почти равен по длине проподусу, с тремя короткими и одной длинной терминальной щетинками, длинная щетинка составляет 1.3 длины дактилюса.

Переопод 2 (рис. 4C): первый членик образован слитыми вместе базисом и ишиумом, равен по длине остальным сегментам вместе взятым, с 3 длинными перистыми щетинками по наружному краю и 2 длинными перистыми щетинками по внутреннему краю; мерус немного короче карпуса, с одной короткой щетинкой на наружном дистальном углу и одной длинной щетинкой близ внутреннего дистального угла; карпус с группами из 2 щетинок на внутреннем и наружном дистальных углах каждый; проподус короткий, равен 0.44 длины как карпуса, так и дактилюса; дактилюс с 3 длинными крепкими и одной короткой щетинками терминально.

Переоподы 3–5 (рис. 4D, E, F) с прогрессивно укорачивающимся базисом, базис пятой пары составляет 0.6 длины базиса третьей пары; карпус в 1.5 раза длиннее меруса; дактилюс с короткой крепкой простой терминальной щетинкой.



Рис. 4. *Bodotria parva* Calman, 1907, самец (3.1 мм): А – максиллипед 3, В – переопод 1, С – переопод 2, D – переопод 3, E – переопод 4, F – переопод 5, G – плеопод 3, H – уropод; шкалы: А, В, H – 0.5 мм, С, D, E, F, G – 0.1 мм.

Плеопод 3 (рис. 4G): базис в 1.9 раза длиннее наружной ветви, внутренняя ветвь с небольшой дополнительной лопастью.

Уropод (рис. 4H): стебелёк с 5–6 перистыми щетинками в проксимальной части внутреннего края и с 12 гребенчатыми щетинками в дистальной части внутреннего края; внутренняя ветвь одночлениковая, внутренний край с короткими шипами, между кото-

рых поочередно расположены крепкие шиповидные гребенчатые щетинки, дистальные 0.15 длины с рядом из 3 шипиков, терминально с 2 крепкими щетинками; наружная ветвь двучлениковая, слегка длиннее внутренней ветви, второй членик в 4 раза длиннее первого, с рядом из 6 длинных перистых щетинок вдоль внутреннего края, апикально с 2 длинными крепкими простыми щетинками.

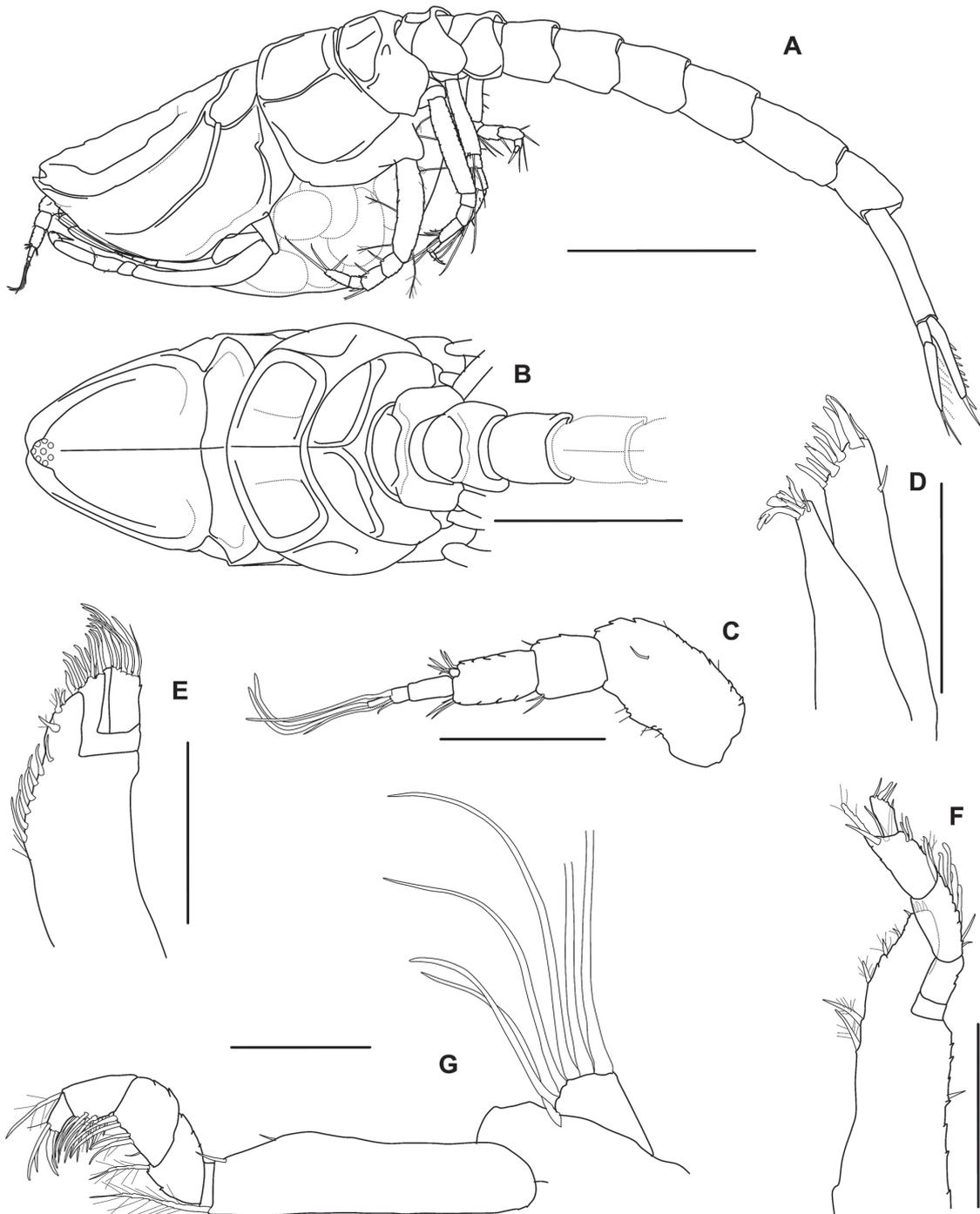


Рис. 5. *Bodotria parva* Calman, 1907, самка (3.1 мм): А – общий вид латерально, В – цефалоторакс дорсально, С – антенна 1, D – максилла 1 без щупика, E – максилла 2, F – максиллипед 1, G – максиллипед 2; шкалы: А, В – 0.5 мм; С, D, E, F, G – 0.1 мм.

Половозрелая самка. Длина около 3.1 мм, исключая псевдорострум и уроподы. Окраска тела – палевая. Микроструктура покровов – ромбовидно-чешуйчатая (рис. 3). Марсупиальная сумка с 4 эмбрионами.

Карапакс (рис. 5А, В) дорсально овальный, длина составляет 1.72 ширины; срединный спинной гребень отмечается вдоль всей длины карапакса; боковая поверхность

с двумя складками, дорсолатеральные складки смыкаются друг с другом в задней части карапакса; латеральные складки угловато изогнуты вверх в задней части и почти достигают заднего края карапакса, в месте изгиба соединены поперечной складкой с дорсолатеральными складками. Антеннальный вырез и антеролатеральный угол развиты.

Совокупная длина свободных торакальных сегментов почти равна длине карапакса. Каждый сегмент с развитым дорсомедиальным гребнем и с одной дорсолатеральной складкой с каждой стороны.

Сегменты abdomena уже последнего грудного сегмента, пятый сегмент самый длинный, в 1.4 раза длиннее шестого сегмента.

Антенна 1 (рис. 5C): первый членик стелька немного длиннее, чем второй и третий членики вместе взятые, третий членик с несколькими щетинками на дистальном крае; жгутик 3-члениковый; второй членик с 3 длинными и одной короткой щетинками; дополнительный жгутик одночлениковый, крошечный, с 3 короткими щетинками.

Максилла 1 (рис. 5D): наружная лопасть с короткой простой субапикальной щетинкой и 9 крепкими апикальными щетинками; внутренняя лопасть с одной короткой и 4 специфическими различной формы крепкими щетинками.

Максилла 2 (рис. 5E): как у самца.

Максиллипед 1 (рис. 5F): внутренний край базиса с 6 крепкими короткими перистыми щетинками; карпус немного длиннее проподуса, с 6 вздутыми длинными щетинками в дистальных 2/3 наружного края, с перистой вздутой длинной щетинкой на наружном дистальном углу; проподус с вздутой длинной перистой щетинкой и 2 простыми крепкими щетинками на внутреннем дистальном углу; дактилюс апикально с 2 простыми щетинками и одной крепкой простой (шиповидной) щетинкой.

Максиллипед 2 (рис. 5G): базис с мощной перистой щетинкой на внутреннем дистальном углу, аналогичная щетинка – на внутреннем крае меруса; карпус немного длиннее меруса, с 4 крепкими перистыми щетинками вдоль внутреннего края; проподус уже карпуса, с 2 крепкими перистыми щетинками на внутреннем крае и одной мощной перистой щетинкой на наружном дистальном углу; дактилюс с жёсткой щетинкой и несколькими простыми щетинками апикально.

Максиллипед 3 (рис. 6A): базис составляет 1.8 длины всех оставшихся дистальных сегментов вместе взятых, лопасть наружного края базиса достигает 1/2 длины меруса, с 5

длинными перистыми щетинками; мерус равен карпусу по длине, с длинной перистой щетинкой на наружном дистальном углу и с перистой щетинкой на внутреннем дистальном углу; карпус с крепкой перистой щетинкой на наружном дистальном углу и с несколькими короткими перистыми щетинками вдоль внутреннего края; проподус короче карпуса, с несколькими щетинками вдоль внутреннего края; дактилюс с крепкой простой щетинкой апикально.

Переопод 1 (рис. 6B): базис составляет 1.2 длины всех оставшихся дистальных сегментов вместе взятых, с перистой щетинкой на наружном дистальном углу; ишиум равен 1/2 длины меруса; мерус с одной короткой щетинкой на внутреннем крае; карпус в 1.5 раза длиннее меруса, с одной длинной и несколькими короткими щетинками вдоль внутреннего края; проподус равен 1/2 длины карпуса, с одной щетинкой на внутреннем дистальном углу; дактилюс почти равен по длине проподусу, с двумя короткими и одной длинной терминальной щетинками, длинная щетинка составляет 1.6 длины дактилюса.

Переопод 2 (рис. 6C): первый членик образован слитыми вместе базисом и ишиумом, в 1.2 раза длиннее остальных сегментов вместе взятых, с одной длинной перистой щетинкой на наружном крае и с 2 длинными перистыми щетинками по внутреннему краю; мерус немного короче карпуса, с одной длинной щетинкой близ внутреннего дистального угла; карпус с группами из 2 щетинок на внутреннем и наружном дистальных углах каждый; проподус короткий, равен 0.4 длины как карпуса, так и дактилюса; дактилюс с 3 крепкими щетинками терминально.

Переоподы 3–5 (рис. 6D, E, F) с прогрессивно укорачивающимся базисом, базис пятой пары составляет 0.53 длины базиса третьей пары, базис третьей пары с 3 длинными перистыми щетинками на внутреннем крае, внутренний край базиса четвёртой пары с одной длинной перистой щетинкой и одной короткой «шиповидной» щетинкой медиально, с двумя короткими «шиповидными» щетинками проксимально, базис пятой пары с 4 щетинками вдоль внутреннего края; карпус в 1.7–2 раза длиннее меруса; дактилюс с корот-

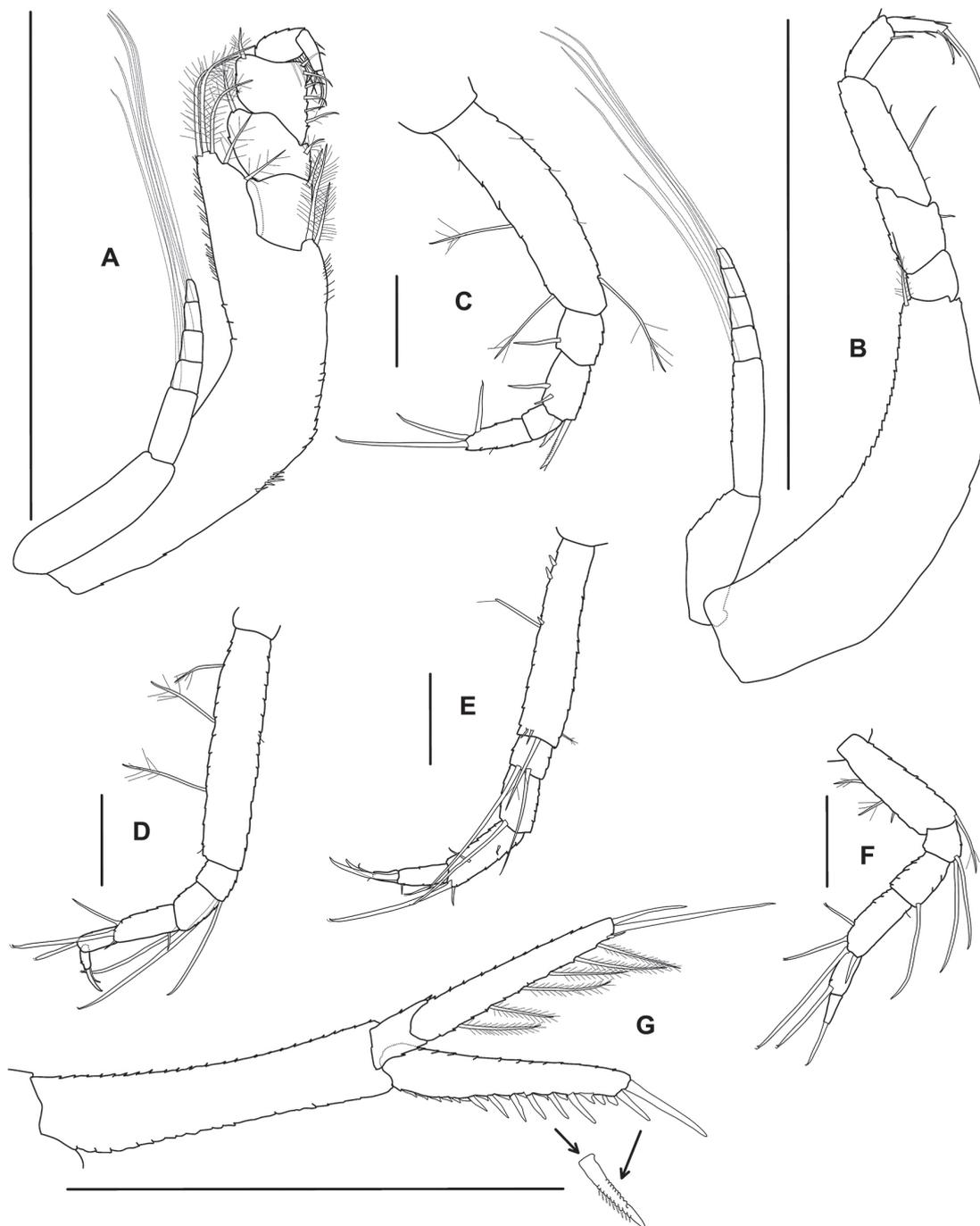


Рис. 6. *Bodotria parva* Calman, 1907, самка (3.1 мм): А – максиллипед 3, В – переопод 1, С – переопод 2, D – переопод 3, E – переопод 4, F – переопод 5, G – уropод; шкалы: А, В, G – 0.5 мм, С, D, E, F – 0.1 мм.

кой крепкой простой терминальной щетинкой.

Уropод (рис. 6G): стебелёк без щетинок; внутренняя ветвь одночлениковая, внутренний край с 6 крепкими шиповидными гребенчатыми щетинками, дистальные 0.15 длины с рядом из 3 шипиков, апикально с 2 крепкими гребенчатыми щетинками; наружная ветвь двучлениковая, слегка длиннее внутренней ветви, второй членик в 4 раза длиннее первого, с рядом из 6 длинных перистых щетинок

вдоль внутреннего края, апикально с 2 длинными крепкими простыми щетинками.

Вариации. Отмечаются некоторая изменчивость в вооружении внутренней ветви уropод; дистальная группа шипиков внутреннего края у просмотренных особей включает от 2 до 3 шипиков.

Замечания. Экземпляры *Bodotria parva* из эстуария р. Сусуя схожи с *Bodotria ozolinshi* Tsareva & Vassilenko, 1993 [Tsareva, Vassilenko 1993] из Японского моря (зал. Петра Великого)

Таблица. Отличительные признаки видов *Bodotria parva* Calman, 1907 и *Bodotria ozolinshi* Tsareva & Vassilenko, 1993

Признак	<i>Bodotria parva</i> Calman, 1907	<i>Bodotria ozolinshi</i> Tsareva & Vassilenko, 1993
Количество «шиповидных» гребнистых щетинок внутреннего края внутренней ветви уропода самца	10–12	4
Количество шипов в дистальных 0.15 внутреннего края внутренней ветви уропода самца	3	0
Количество «шиповидных» гребнистых щетинок внутреннего края внутренней ветви уропода самки	4–6	8
Количество шипов в дистальных 0.15 внутреннего края внутренней ветви уропода самки	2–3	0
Количество перистых щетинок на внутреннем крае второго членика наружной ветви уропода самки	6	4

по строению карапакса с двумя парами латеральных складок. *Bodotria parva* отличается от *Bodotria ozolinshi* по особенностям вооружения уропод как самцов, так и самок (таблица).

Распространение. Нативный ареал: Южно-Китайское море (залив Таиланд), Восточно-Китайское море, Жёлтое море, Японское море (прибрежье Южной Кореи) [Calman, 1907; Stebbing, 1913; Lomakina, 1960; Harada, 1967; Vacescu, 1988; Lee, Lee, 1998].

На о. Сахалин обнаружен в устье и в нижней части эстуария (в 400 м выше устья) р. Сусуя, впадающей в зал. Анива Охотского моря.

Экология. Температура воды в исследуемой акватории на момент сбора материала варьировала от 15.5 до 20.4 °С, солёность составила 15.2–22.3 psu, грунт дна изменялся от илистого с детритом и мелким песком до мелкого песка (80%) с галькой. Наибольшие скопления *Bodotria parva* (до 317 экз./м²) приурочены к мелкому песку с галькой. На данном участке эстуария по биомассе доминировали крабы *Eriochelone japonica* (De Haan, 1835) и *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005. Данный участок эстуария заполнен трансформированными морскими водами из зал. Анива (Охотское море) и служит местом обитания ряда морских прибрежных видов (кроме вышеперечисленных): полихеты *Eteone flava* (Fabricius, 1780), *Glycera capitata* Örsted, 1843, *Goniada maculata* Örsted, 1843, *Ophelia limacina* (Rathke, 1843),

двустворчатые моллюски *Macoma balthica* Linnaeus, 1758, *Nuculana pernula* (O. F. Müller, 1779), *Exolaternula liautaudi* (Mittre, 1844), гастроподы *Fluviocingula nipponica* Kuroda & Habe, 1954, *Assimineea lutea* A. Adams, 1861, *Batillaria attramentaria* (G. B. Sowerby II, 1855), амфиподы *Kamaka derzhavini* Gurjanova, 1951, *Melita shimizui sakhalinensis* Labay, 2016, *Ampithoe lacertosa* Spence Bate, 1858, *Caprella algaceus* Vassilenko, 1967, *Crassikorophium crassicorne* (Bruzelius, 1859), *Eogammarus possjeticus* (Tzvetkova, 1967), *Ischyrocerus elongatus* Gurjanova, 1938, крабы *Hemigrapsus longitarsis* (Miers, 1879) и рак-крот *Upogebia major* (De Haan, 1841).

Наличие самок с яйцами и размножающихся особей свидетельствует о возможности формирования самовоспроизводящейся популяции этого вида в эстуарии р. Сусуя и прилежащих мелководьях зал. Анива.

Обсуждение результатов

Bodotria parva, вероятно, является инвазивным видом, впервые проникшим в бассейн Охотского моря. Предыдущие исследования бентоса в зал. Анива показали полное отсутствие видов рода *Bodotria* [Голиков и др., 1985; Щукина и др., 2003; Лабай, Печенева, 2005; Petryashov et al, 2013]. В эстуарии р. Сусуя во время предыдущих исследований в августе 2014 г. данный вид также не был зарегистрирован (наши данные).

B. parva могла проникнуть в зал. Анива и эстуарий р. Сусуя двумя способами: (1) через естественное расширение ареала вида с морскими течениями и (2) путём антропогенного вселения с балластными водами судов.

1. Проникновение *B. parva* возможно с тёплыми водами течения Соя, которое представляет собой остаточную (30%) северную ветвь Цусимского течения. Данное течение через пр. Лаперуза, огибая м. Соя, входит в южную часть акватории Охотского моря, огибает северный берег Хоккайдо и устремляется в юго-восточную часть Охотского моря (одна ветвь) и к острову Кунашир (другая ветвь течения). Тёплые воды течения частично проникают в юго-западную часть зал. Анива вблизи м. Крильон, но дальнейшему их проникновению в залив препятствует встречный поток, формирующийся по прибрежным окраинам в противоток антициклоническому вихрю в центре залива в тёплый период и осенью [Budaeva, Makarov, 1996; Пищальник, Архипкин, 1999; Будаева и др., 2005; Шевченко и др., 2005]. Этот вариант наименее вероятен, так как проникновение *B. parva* в северную часть зал. Анива должно было осуществляться против течения, которое не благоприятствует пассивному расселению данного вида из юго-западной части на северо-восток. Его распространение таким способом более вероятно в восточном направлении к японскому побережью о. Хоккайдо и далее до о. Кунашир. Возможно, что *B. parva* уже распространилась в прибрежной акватории о. Кунашир, хотя пока не встречена по тем или иным причинам (отсутствие исследований в местах обитания, ошибочная идентификация и т. п.).

2. Антропогенное вселение вида с балластными водами судов. Предположительно этот вид случайно интродуцирован в воды зал. Анива Охотского моря в связи с расположенным рядом морским портом Корсаков. Появление *B. parva* в северо-восточной части зал. Анива вероятнее всего связано с транспортным потоком, поскольку точка сбора проб расположена вблизи рейдовой стоянки крупнотоннажных судов. Грузооборот порта ежегодно составляет более 1.5 млн т (около 80% всего грузопотока региона). Кроме того, Корсаковский морской торговый порт обе-

спечивает грузопассажирскую линию с Курильскими островами, постоянное линейное сообщение с Южной Кореей, Владивостоком, а также прямое сообщение с западным побережьем США и странами Азиатско-Тихоокеанского региона, паромную линию Вакканай (Япония) – Корсаков [Корсаковский..., 2024], что создаёт предпосылки для интродукции *B. parva* именно с балластными водами судов.

Обнаружение *B. parva* в эстуарных водах р. Сусуя не является единственным примером инвазии прибрежных видов ракообразных из стран Азиатско-Тихоокеанского региона. Ранее здесь впервые для России был описан краб *Deiratonotus cristatus* (De Man, 1895) – вероятный инвазивный вид из семейства Camptandriidae Stimpson, 1858 [Лабай, 2004; Marin, 2017; Labay, 2021].

Вывод

Можно заключить, что кумовые раки, обнаруженные в эстуарии р. Сусуя (о. Сахалин) на участке проникновения трансформированных морских вод, относятся к виду *Bodotria parva* (Cumacea: Bodotriidae). Вероятным путём проникновения вида является интродукция с балластными водами судов.

Благодарности

Авторы благодарны сотруднику Сахалинского отделения ФГБНУ ВНИРО К.М. Костюченко за помощь в сборе материала. Отдельную благодарность выражаем д. б. н., проф. ДВФУ (г. Владивосток) А.В. Чернышёву за помощь с подбором литературных источников.

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

- Анцулевич А.Е. Первое обнаружение кумовых раков (*Cumasea*) в Финском заливе // Вестник СПбГУ. 2005. Сер. 3. 1. С. 82–85.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущая. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Болтачева Н.А., Ревков Н.К., Надольный А.А., Аннинская И.Н. Донная фауна юго-западной части Азовского моря. Таксономический состав и биоценологическая организация макрозообентоса в 2016–2017 гг. // Морской биологический журнал. 2022. 7 (2). С. 3–22. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.01>
- Будаева В.Д., Макаров В.Г., Частиков В.Н. Результаты гидрологических исследований залива Анива в 2001–2003 гг. (структура и циркуляция вод) // Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2005. 7. С. 83–110.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа южного Сахалина и их распределение // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина. Л.: Наука, 1985. С. 4–71.
- Колпаков Н.В. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы. Владивосток: ТИНРО-центр, 2018. 428 с.
- Комедантов А.Ю., Орлова М.И. Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посыета, Японское море) // Систематика и экология беспозвоночных дальневосточных морей и эстуариев. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. 218. С. 161–174.
- Комедантов А.Ю., Орлова М.И. Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья. Серия: Исследования фауны морей. СПб., 2003. 52 (60). 164 с.
- Корсаковский морской торговый порт (Электронный ресурс) // (<https://kmp.ru/>). Проверено 12.02.2024.
- Лабай В.С. *Paracleistostoma cristatum* De Man, 1895 (Crustacea: Decapoda) – новый для России вид краба из эстуарных вод южного Сахалина // Биология моря. 2004. Т. 30. № 1. С. 72–75.
- Лабай В.С., Печенева Н.В. Сезонная динамика обилия макробентоса сублиторали залива Анива // Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2005. 7. С. 17–363.
- Литвиненко Н.М., Евченко О.В. Изменение качественного и количественного состава зообентоса Азовского моря после зарегулирования реки Дон // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: Мат. II Междунар. конф., Керчь, ЮгНИРО, 26–27 июня 2006 г. Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 2006. С. 36–41.
- Ломакина Н.Б. Кумовые раки (*Cumasea*) морей СССР. М.; Л., 1958. Т. 66. 303 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР).
- Ломакина Н.Б. Кумовые раки (*Cumasea*) зал. Посыета Японского моря // Исследования фауны морей. 1971. 8 (16). С. 182–184.
- Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: Методическое пособие / Отв.ред. Т.М. Тиунова. М.: ВНИРО, 2003. 95 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распространение каспийской фауны по современным данным // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 100–139.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–82.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С. Сезонные вариации циркуляции вод на охотоморском шельфе острова Сахалин // Гидрометеорологические и экологические условия Дальневосточных морей: оценка воздействия на морскую среду. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 84–95.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.
- Царёва Л.А., Василенко С.В., Чернышёв А.В. Биота российских вод Японского моря. Кумовые раки (*Cumasea*). Владивосток: Дальнаука, 2013. Т. 10. 274 с.
- Шевченко Г.В., Кантаков Г.А., Частиков В.Н. Экспериментальные исследования течений в заливе Анива осенью 2002 года // Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2005. 7. С. 224–244.
- Щукина Г.Ф., Галанин Д.А., Балконская Л.А., Шпакова Т.А., Яковлев А.А., Сергеев В.А., Чумаков А.А. Структура и распределение прибрежных донных сообществ залива Анива // Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2003. 5. С. 3–24.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Актуальные экологические проблемы РТ: Материалы V Республ. науч. конф. Казань: Отечество, 2004. С. 245–246.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современные инвазии бентосных вселенцев в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 342–343.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учёные записки Казанского гос. ун-та. Естественные науки. 2009. 151 (2). С. 231–243.
- Vacescu M. *Cumasea* I (Fam. Archaeocumatidae, Lampropidae, Bodotriidae, Leuconidae). 7. // *Crustaceorum Catalogus*. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, 1988. 173 p.

- Berezina N.A., Petryashev V.V. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in waters of the Gulf of Finland (Baltic Sea) // Russian journal of biological invasions. 2012. 3 (2). P. 81–91.
- Budaeva V.D., Makarov V.G. Modeling of the typical water circulations in the La Perouse Strait and Aniva Gulfregion // PICES Sci. Report. 1996. 6. P. 17–20.
- Calman W.T. On new and rare Crustacea of the order Cumacea from the collection of the Copenhagen Museum. Part I. // Transactions of the Zoological Society of London. 1907. 18. P. 1–58.
- Coleman C.O. “Digital inking”: How to make perfect line drawings on computers // Organisms, Diversity and Evolution. 2003. 3 (14). P. 1–14. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00081>
- Garm A., Watling L. 6. The Crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation // Functional Morphology and Diversity, Oxford University Press, 2013. P. 167–198. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780195398038.003.0006>
- Harada I. Cumacean fauna of Japan III, Family Bodotriidae Pt. 2, Genus *Bodotria* Goodsir 1843. // Japanese Journal of Zoology. 1967. 15. P. 221–248 (Plates I–IV).
- Haye P.A. Systematics of the genera of Bodotriidae (Crustacea: Cumacea). // Zoological Journal of the Linnean Society. 2007. 151. P. 1–58.
- Kalayda M.L., Yakovlev V.A. Ponto-caspian invaders in Kuybyshev reservoir (Volga River) // Biological Invasions in Holarctic. Intern. Conf. Borok: IEVB PAS, 2001. P. 74–76.
- Labay V.S. Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: the interaction of faunas of different origins. // Recent advances in freshwater crustacean biodiversity and conservation. CRC Press, 2021. P. 19–66. <https://doi.org/10.1201/9781003139560>
- Lee C.M., & Lee K.S. Three species of cumaceans (Crustacea, Cumacea) from Korean waters. // The Korean Journal of Systematic Zoology. 1998. 14 (2). P. 71–89.
- Lomakina N. К фауне Cumacea (Crustacea, Malacostraca) прибрежной зоны Жёлтого моря // Oceanologia et Limnologia Sinica = Hai Yang yu hu Zhao. 1960. 3 (2). P. 94–114 (in Chinese and Russian).
- Marin I.N. Estuarine crabs of the Okhotsk Sea and the Sea of Japan: rare species and new records // Ukrainian Journal of Ecology. 2017. Vol. 7 (4). P. 444–452. doi: 10.15421/2017_140
- Petryashov V.V., Vassilenko S.V., Tzareva L.A. Order Cumacea // Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas. Explorations of the fauna of the seas. St. Petersburg, 2013. 75 (83). P. 139–140.
- Stebbing T.R.R. Cumacea (Symphyla). // Das Tierreich. 1913. 39. P. 1–210.
- Tzareva L.A., Vassilenko S.V. Four new species of Cumacea from Peter the Great Bay, Sea of Japan // Asian Marine Biology. 1993. 10. P. 13–26.
- Tzareva L.A., Vassilenko S.V. Two new species of Cumacea (Malacostraca, Peracarida) from Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Zootaxa. 2006. 1174. P. 41–48.
- Watling L. A classification system for crustacean setae based on the homology concept // Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea. AA Balkema, Rotterdam, 1989. P. 15–26. <https://doi.org/10.1201/9781003079354-2>

THE FIRST RECORD OF *BODOTRIA PARVA* CALMAN, 1907 (CUMACEA: BODOTRIIDAE) IN THE ESTUARINE WATERS OF SAKHALIN ISLAND (ANIVA BAY, SEA OF OKHOTSK)

© 2024 Labay V.S.*, Korneev E.S.**

Sakhalin branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries & Oceanography (SakhNIRO),

Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

e-mail: *v.labaj@yandex.ru, ORCID 0000-0002-0845-6059;

**Egorich96052@mail.ru, ORCID 0000-0002-7701-9979

Cumacea of the genus *Bodotria* (Bodotriidae, Cumacea) were found in the estuary of Susuya River (southern Sakhalin Island) in September 2022. The material was collected in the river mouth and 400 m upstream in the zone of influence of tidal sea waters of Aniva Bay (Sea of Okhotsk), at a depth of 0.25 to 0.75 m on fine sand with pebbles, less often - on fine sand, sand with silt and detritus. The individuals found in this estuary do not belong to the species *Bodotria furugelmiensis* Tzareva & Vassilenko, 2006 and *Bodotria ozolinshi* Tzareva & Vassilenko, 1993 known from the Far Eastern seas of Russia, but they correspond to the morphological features of the species *Bodotria parva* Calman, 1907. The natural range of *Bodotria parva* is located in the shallow coastal waters of the Pacific Coast of East Asia: Thailand, China, Korea and Japan. The invasive range is unknown. Presumably, this invader was accidentally introduced into the Sea of Okhotsk with ballast waters. It is important to monitor the distribution of this amphipod in order to predict the consequences for endemic species and local ecosystems.

Key words: biological invasions, introduction, *Bodotria*, estuary, Susuya River, Sakhalin Island, Aniva Bay, Sea of Okhotsk.

ТУРКЕСТАНСКИЙ ТАРАКАН *PERIPLANETA LATERALIS* WALKER, 1868 – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2024 Петровский А.Б., Ралдугина А.О., Решетников А.Н.*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия
e-mail: *anreshetnikov@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.05.2024. После доработки 30.07.2024. Принята к публикации 19.08.2024

Туркестанский таракан, *Periplaneta lateralis*, – насекомое семейства Blattidae, способное к синантропии. С конца XX в. находки этого насекомого стали отмечать в городах России. В настоящей публикации проведён анализ доступной информации о географическом распространении туркестанского таракана на территории России. Впервые описаны находки этого насекомого вне помещений и технических коммуникаций в России. Находки самок с оотеками и нимф разных стадий позволяют утверждать, что на территории юга России существуют самовоспроизводящиеся популяции. Учитывая широкую географию экспансии и потенциальные угрозы для здоровья человека, обусловленные переносимыми туркестанским тараканом патогенами, может стать инвазионным для территории России.

Ключевые слова: синантропный вид, *Blatta lateralis*, *Blatta tartara*, *Periplaneta tartara*, *Shelfordella lateralis*, *Shelfordella tartara*.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-158-166

Введение

Наряду с хорошо известными и широко распространёнными видами синантропных тараканов, такими как рыжий таракан *Blattella germanica* (Linnaeus, 1767) и чёрный таракан *Blatta orientalis* Linnaeus, 1758, в XX в. также стали распространяться другие виды отряда таракановых (Blattodea), способные к синантропии. Один из таких видов – туркестанский таракан *Periplaneta lateralis* Walker, 1868. Это сравнительно некрупное, но весьма подвижное насекомое. Общая длина тела самцов с надкрыльями составляет 25–26 мм. Длина тела самок 22–25 мм, надкрылья короткие: 4.6–6.0 мм [Бей-Биенко, 1950]. Самцы рыжевато-жёлтые. Окраска самок от смоляно-бурого до смоляно-чёрного, почти одноцветная, тело блестящее. Для самок характерна жёлтая полоса в костальном поле переднего крыла. Нимфы младших стадий буровато-жёлтые, нимфы старших стадий каштаново-бурые. По бокам брюшка у нимф имеются округлые желтоватые пятна. Их передне-, средне- и заднеспинка более светлая, ноги имеют желтоватый оттенок [Бей-Биенко, 1950]. В населённых пунктах туркестан-

ский таракан обычно встречается в жилых домах с глиняным полом, но также занимает нижние этажи блочных домов, встречается в складских помещениях, в канализационных туннелях и на теплотрассах [Дремова, Алешо, 2011; Mullen, Durden, 2019]. Ранее этот вид упоминали в научной литературе как *Blatta lateralis* (Walker, 1868), *Periplaneta tartara* Saussure, 1874, *Shelfordella lateralis* (Walker, 1868), *Shelfordella tartara* (Saussure, 1874), поскольку его таксономический статус неоднократно пересматривали на основании морфологических признаков [Princis, 1954; Bohn, 1984] и, позже, на основании как морфологических, так и молекулярно-генетических особенностей [Legendre et al., 2015; Bourguignon et al., 2018; Arab et al., 2020; Liao et al., 2021; Djernæs, Murienne, 2022; Li et al., 2022; Deng et al., 2023].

Нативный ареал туркестанского таракана охватывает предположительно Египет и Судан до Хартума, прилегающую часть Ливии до Киренаики, Аравийский полуостров, Израиль, Ирак, Иран, Афганистан, Кашмир, а также все республики Средней Азии [Бей-Биенко, 1950; Mirzayans, 1986; Robinson, 2005;

Hashemi-Aghdam, Oshaghi, 2015; Temreshev, Esenbekova, 2017]. Северная граница нативного ареала проходит по отдельным территориям Азербайджана, Туркмении, Узбекистана, Таджикистана и Киргизии [Бей-Биенко, 1950]. Установление точных границ нативного ареала вида является затруднительным, поскольку предполагаемый нативный ареал расположен на территориях некогда существовавших ранних государств, и расселение таракана могло начаться тысячи лет назад вдоль торговых путей, пролегающих по этим государствам. Нативный ареал другого синантропного родственного вида того же семейства – чёрного таракана, *Blatta orientalis*, в районе Каспийского моря существенно перекрывается с предполагаемым нативным ареалом туркестанского таракана [Бей-Биенко, 1950; Alexander et al., 1991; Robinson, 2005]. Чёрный таракан начал своё расселение по странам Европы весьма давно вдоль торговых путей, о чём свидетельствуют археологические находки этого насекомого [Buckland, 1981; Panagiotakopulu, 2001; Kenward, 2009; Smith et al., 2024]. Туркестанский таракан не был зарегистрирован в археологических находках на территории Европы, несмотря на давние устойчивые торговые связи Европы со странами Ближнего Востока и сходство в биологии этих двух видов тараканов [Капанадзе, 1971; Kim, Rust, 2013], что может косвенно указывать на то, что экспансия туркестанского таракана началась сравнительно недавно.

С конца XX в. туркестанского таракана стали обнаруживать далеко за пределами его нативного ареала. Большинство новых точек находок этого вида расположены в США, где первые находки (в Калифорнии и Техасе) датированы 1978–1979 гг. [Kim, Rust, 2013], а в дальнейшем этого таракана стали отмечать также в других штатах США [Olson, 1985; Petersen, Cobb, 2009; Rios, Honda, 2013; Gaire, Romero, 2020]. По состоянию на начало 2024 г. в США было зафиксировано 1366 точек находок туркестанского таракана с тенденцией резкого роста числа находок после 2019 г. [GBIF, 2024a]. Считается, что для многих таракановых, таких как *Blatta orientalis*, *Blattella germanica* (Linnaeus, 1767), *Periplaneta*

americana (Linnaeus, 1758) и *P. australasiae* (Fabricius, 1775), современный транспорт (в том числе воздушный) является одним из способов расселения [Nentwig, 2007]. Попадание *Periplaneta lateralis* на территорию США связывают в первую очередь с интенсивными перевозками военных грузов между странами Среднего Востока и США [Kim, Rust, 2013]. Помимо южных штатов США, туркестанский таракан проник на территорию Мексики [Cueto-Medina et al., 2015]. Инвазионные популяции вида обнаружены также в некоторых государствах континентальной Европы (Испания, Италия), на островах Средиземного моря (Сардиния, Кипр), в турецкой провинции Анталья [Fois et al., 2009; Jordana, Carcereny, 2018; Davranoglou et al., 2020; Miralles-Núñez et al., 2020; Battiston et al., 2022; Demetriou et al., 2023]. Считается, что на о. Сардиния туркестанский таракан попал также, как и в США – с военными грузами из стран Среднего Востока [Fois et al., 2009]. В Японии в 2000-е гг. находки *P. lateralis* были зафиксированы на территории складских помещений городов Кобе и Каниэ, но современных находок нет, и считается, что вид не натурализовался [Kimura et al., 2003; Sumino et al., 2006].

В настоящей работе приведены результаты анализа современного распространения и инвазионного статуса туркестанского таракана (*P. lateralis*) на территории России.

Материалы и методы

Был проведён анализ литературных и собственных данных, а также находок, указанных в международных базах данных GBIF [2024b] и iNaturalist [2024]. Наблюдения на платформе iNaturalist, доступные по ссылкам <https://www.inaturalist.org/observations/x>, где x – id наблюдения в iNaturalist, приведены в тексте как источник информации сокращенно (в виде id). В коллекциях Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ЗММУ) и Зоологического института Российской академии наук (ЗИН) сборы с территории Российской Федерации отсутствуют (В.Ю. Савицкий, Л.Н. Анисюткин, персональные сообщения). Определение доступных экземпляров тараканов

нов было выполнено по Бей-Биенко [1950]. Сборы *P. lateralis*, выполненные авторами, переданы на хранение в коллекцию ЗИН (№ 140524/01 и № 140524/02). Карта распространения подготовлена с использованием программы QGIS 3.36.2.

Результаты и обсуждение

Из-за неточности перевода русскоязычного источника в англоязычной литературе «юг России» иногда указывают как часть нативного ареала [Kim, Rust, 2013]. Для устранения разночтений мы считаем необходимым привести точную цитату из работы Алешо [1997, с. 46], откуда изначально были взяты соответствующие данные: «...по наблюдениям Артюхиной (1971) туркестанский таракан *Shelfordella tartara* Sauss., эндемик аридной зоны России и сопредельных с ней территорий». Давраноглу и соавторы [Davranoglou et al., 2020] считают, что данные по нативному ареалу туркестанского таракана приведены в работе Алешо [1997] необоснованно. В более поздней работе Дремовой и Алешо [2011] приводится карта распространения синантропных тараканов на территории России и туркестанский таракан для территории страны как нативный вид не упоминается. *P. lateralis* также не упоминался для территории России при анализе нативных и приобретённых ареалов тараканов в более ранних источниках, относящихся к периоду Российской Империи [Якобсон, Бианки, 1905]. В коллекциях ЗММУ и ЗИН сборов туркестанского таракана с территории Российской Федерации по состоянию на май 2024 г. не было (В.Ю. Савицкий, Л.Н. Анисюткин, персональные сообщения). Таким образом, мы считаем, что территория России не является частью нативного ареала *P. lateralis*.

С конца XX в. стали появляться свидетельства находок туркестанского таракана на территории России. В г. Тверь (ранее г. Калинин) 15.07.1983 г. были обнаружены эти тараканы на базе Горплодоовощторга на свалке гнилых овощей и фруктов [Бенедиктов, 2009]. В 1990 г. *P. lateralis* был впервые обнаружен в сибирском г. Иркутск. Предполагают, что впервые он попал в Иркутск с грузом продуктов из Средней Азии [Шиленков, Суслов,

2009]. По состоянию на 2007 г. его популяция успешно существовала в городской канализации этого города [Шиленков, Суслов, 2009]. В последние годы этот вид обнаружен также во многих других российских городах (таблица; рис. 1). Согласно материалам Ростовского научно-исследовательского центра микробиологии и паразитологии, по состоянию на 2021 г. отсутствовала информация о наличии популяций туркестанского таракана в Краснодарском крае, при этом авторы отмечали риск завоза этого нежелательного насекомого из-за бурного развития туризма и роста грузоперевозок [Рославцева, 2021]. Однако по данным наблюдений на сайте iNaturalist на территории Краснодарского края зарегистрированы 19 находок *P. lateralis* в районе г. Сочи. Первые находки этого вида тараканов были сделаны в 2020 г., и позже его отмечали ежегодно, в том числе самок с оотеками и нимф различных стадий. Находки были сделаны вдоль прибрежной зоны от населённого пункта Лоо до Адлера [iNaturalist: 178252026; 122963411; 899193954; 161402646; 83832939; 128939121; 127199156; 185535022; 60219677; 83965676; 147108069; 166121473; 95688295; 163607068; 163769417; 102555624; 145567523; 210664694; 208642086]. Координаты этих находок: 43.675583° с. ш., 39.605194° в. д.; 43.599111° с. ш., 39.727750° в. д.; 43.587611° с. ш., 39.719806° в. д.; 43.587389° с. ш., 39.724500° в. д.; 43.496833° с. ш., 39.883833° в. д.; 43.432806° с. ш., 39.915528° в. д.; 43.419556° с. ш., 39.920306° в. д.; 43.410722° с. ш., 39.972167° в. д.; 43.399028° с. ш., 39.953139° в. д.; 43.399306° с. ш., 39.955528° в. д.; 43.399806° с. ш., 39.968361° в. д.; 43.401361° с. ш., 39.977889° в. д.; 43.401250° с. ш., 39.979444° в. д.; 43.396333° с. ш., 39.978167° в. д.; 43.395500° с. ш., 39.978694° в. д.; 43.395028° с. ш., 39.983222° в. д.; 43.417917° с. ш., 39.928139° в. д.; 43.431861° с. ш., 39.912667° в. д. В различных точках Адлера (район г. Сочи) 14 и 15 сентября 2023 г. авторами были пойманы две взрослые самки туркестанского таракана (рис. 2), при этом особи находились на пешеходной улице, вне жилых домов и были активны. У особей имелись светлые полосы в костальной зоне крыла – диагностический видовой признак [Бей-Биенко, 1950], что отличает их от других таракановых фауны Рос-

Таблица. Находки туркестанского таракана (*Periplaneta lateralis*) в городах России

№	Город	Годы находок	Источник	Координаты (°)	
				с. ш.	в. д.
1	Барнаул	2023	152613282	53.353639	83.762750
2	Волгодонск	2020	85464049	47.509472	42.204111
3	Волжский	2023	167271926	48.782472	44.784222
4	Воронеж	2023	170717709	51.673500	39.194389
5	Иркутск	1990-2007	Шиленков, Суслов, 2009	52.256139	104.356639
6	Ишимбай	2023	170245610	53.451917	56.034222
7	Новосибирск	<2011	Дремова, Алешо, 2011	54.994750	82.874750
8	Москва	2023	184099527	55.603833	37.283722
9	Набережные Челны	2023	164057555	55.764972	52.428306
10	Омск	2022	134274832	54.992250	73.303667
11	Оренбург	<2011	Дремова, Алешо, 2011	51.770250	55.100667
12	Северск	2016	137017400	56.597472	84.907639
13	Сочи	2020-2024	несколько, см. текст	несколько, см. текст	несколько, см. текст
14	Тверь	1983	Бенедиктов, 2009	43.431861	39.912667
15	Тольятти	2023	178418772	53.524528	49.308694
16	Улан-Удэ	2022	133070393	51.814028	107.622472
17	Челябинск	2022	116721624	55.177417	61.461472

сии [Мамаев и др., 1976]. Координаты этих находок: 43.395028° с. ш., 39.983222° в. д.; 43.417917° с. ш., 39.928139° в. д.

Таким образом, можно утверждать, что на территории России образовались инвазион-

ные популяции туркестанского таракана, которые можно разделить на две категории. К первой категории относятся изолированные популяции в северных регионах, ограниченные городскими коммунальными коммуника-

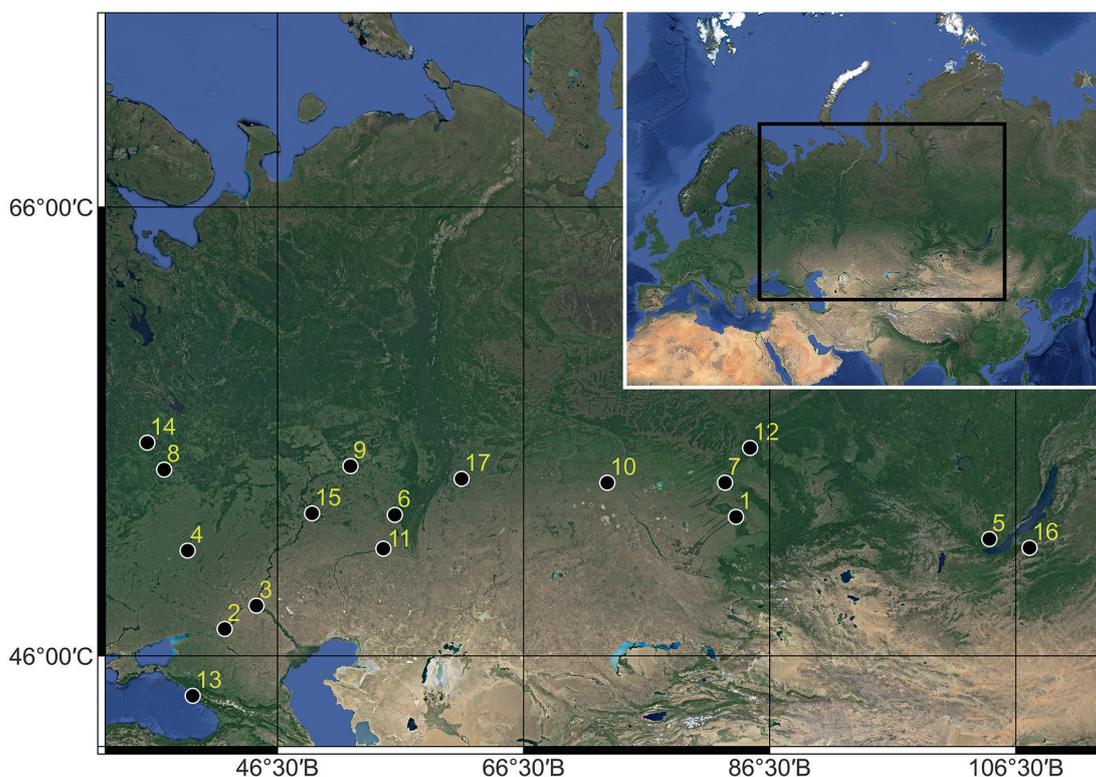


Рис. 1. Точки находок туркестанского таракана (*Periplaneta lateralis*) на территории России. Нумерация и координаты точек находок соответствуют таковым в таблице 1.



Рис. 2. Самка туркестанского таракана *Periplaneta lateralis*, Адлер, 15.09.2023 г. Видны светлые полосы в костальной зоне крыла – диагностический видовой признак [Бей-Биенко, 1950].

циями (шахты магистральных труб, подвальные помещения, коллекторы канализаций), не имеющие возможность расширить свой ареал в природе из-за неблагоприятных климатических условий вне вышеперечисленных местобитаний с подходящей температурой и стабильным температурным режимом. Однако нельзя исключать, что глобальные изменения климата могут позволить некоторым популяциям в будущем распространиться за пределы построек и городских коммуникаций. Ко второй категории могут быть отнесены популяции, которые существуют в черте города, но способные к обитанию вне построек, коммунальных сетей и коллекторов, тем самым демонстрируя потенциал освоения прилегающих природных биотопов и последующего расширения своего инвазионного ареала. Подобная популяция выявлена нами в районе г. Сочи Краснодарского края России.

Стоит обратить внимание на то, что большинство вышеперечисленных наблюдений было сделано после 2021 г. Число новых находок растёт, что может свидетельствовать о начале активного расселения туркестанского таракана в городах России. К настоящему времени Россия является второй страной по количеству находок *P. lateralis* в инвазионной части ареала, однако в абсолютных значени-

ях число находок значительно меньше, чем в США [GBIF, 2024a].

Туркестанский таракан является популярным объектом для кормления различных экзотических насекомоядных животных, содержащихся в неволе [Matushkina et al., 2020; Schwerdt et al., 2021]. Кроме того, данный вид рассматривают как один из источников животного белка для птицеводства [Józefiak et al., 2016]. В последние годы отмечают всё растущую роль зооторговых фирм как вектора расселения различных инвазионных видов животных, в то время как эффективность ограничения оборота нежелательных животных низка [Patoka et al., 2018]. Предполагается, что убегание кормовых животных, разводимых зооторговыми фирмами, является дополнительным фактором расселения туркестанского таракана и расширения его инвазионного ареала [Levine, D'Antonio, 2003; Kim, Rust, 2013]. Использование этого насекомого в качестве альтернативного источника белка требует тщательной проработки, в первую очередь, с целью исключения возможности побега животных за пределы ферм, которые могут стать центрами расселения тараканов в новых местах. Усиление торговых связей со странами Среднего Востока может способствовать распространению *P. lateralis*, случайно интродуцированного с грузами из этих стран. Нельзя исключить, что распространение этого вида отчасти обусловлено ростом миграционных потоков населения из государств Средней Азии.

Черноморское побережье Кавказа, где были обнаружены самки с оотеками (95688295) и нимфы разных возрастов (122963411, 161402646), расположено в зоне субтропического климата. Ряд инвазионных для России южных видов, климатические условия для которых неблагоприятны в более северных районах страны, нашли здесь подходящие условия для размножения и продемонстрировали признаки натурализации [Карпин и др., 2017; Tuniyev, Timukhin, 2017; Забалуев и др., 2020; Bienkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2020; Tuniyev et al., 2023]. Оптимальная температура развития туркестанского таракана во внешней среде аридной зоны составляет 30 °С, по результатам, полученным в искус-

ственных условиях, 27 °С [Капанадзе, 1971; Дремова, Алешо, 2011]. Развитие оотеки при такой температуре проходит в среднем за 40 дней [Kim, Rust, 2013]. Минимальная температура, при которой самки начинают откладывать оотеки, составляет 23–25 °С. Личиночное развитие при 27±2 °С составляет для самцов и самок в среднем 222 и 224 дня, соответственно [Kim, Rust, 2013]. При температуре воздуха –1 °С тараканы впадают в анабиоз, гибель наступает спустя 53 часа [Капанадзе, 1971].

По сравнению с другим синантропным видом – чёрным тараканом *Blatta orientalis*, встречающимся в России уже более 300 лет [Якобсон, Бианки, 1905; Дремова, Алешо, 2011], туркестанский таракан имеет более быстрое личиночное развитие, большую продолжительность жизни имаго, что позволяет откладывать большее число оотек [Капанадзе, 1971]. Однако к настоящему времени недостаточно данных для выводов о возможной конкуренции и других взаимодействиях этих двух синантропных насекомых в зоне симпатрии.

Как и многие другие таракановые, туркестанский таракан является переносчиком возбудителей большого количества болезней, опасных, в том числе для человека. В природных условиях у тараканов обнаружены около 40 различных бактерий, являющихся патогенными для позвоночных [Хрусталёва, 1993]. В Пакистане у некоторых видов тараканов, включая туркестанского таракана, отловленных в больницах, были обнаружены резистентные к лекарствам штаммы возбудителей сальмонеллёза *Salmonella* spp. [Fathpour et al., 2003; Schauer et al., 2012] и бактериальной дизентерии *Shigella dysenteriae* (Shiga 1897) Castellani and Chalmers 1919 [Mullen, Durden, 2019]. Бактерией *S. dysenteriae* туркестанский таракан может заражать конспецификов [Fathpour et al., 2003]. Вместе с *P. lateralis* могут расселяться грибы рода *Herpomyces*, которые являются специфическими эктопаразитами отряда Blattodea [Pfliegler et al., 2018]. В трупах туркестанских тараканов были обнаружены грибы *Microascus brevicaulis* Abbott 1998 (*Scopulariopsis brevicaulis*), считающиеся условно-патогенными, что может считать-

ся дополнительным фактором риска развития микотоксикозов и микогенной аллергии у человека [Чикин, Лукьянцев, 2004, 2008].

Заключение

Итак, туркестанский таракан в последние годы освоил многие города в европейской и азиатской частях России, имеются доказательства натурализации и существования популяций в течение многих лет. Важно, что в районе г. Сочи этот вид встречается вне построек человека. Учитывая сравнительно быструю недавнюю географическую экспансию и потенциальную опасность, которую *P. lateralis* представляет из-за переносимых им возбудителей заболеваний, опасных для человека, вид может стать инвазионным для России. Необходимо предпринять незамедлительные меры по контролю популяций туркестанского таракана на территории России.

Благодарности

Авторы благодарны Л.Н. Анисюткину, А.О. Беньковскому, М.Г. Зибровой, Д.А. Милько и Ю.А. Титовой за ценные замечания, которые были учтены при подготовке текста рукописи; Ю.Г. Никонорову за разрешение использовать его данные о находке в г. Волгодонск, В.Ю. Савицкому и Л.Н. Анисюткину за предоставление информации по коллекциям тараканов в ЗММУ и ЗИН, соответственно.

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках государственного задания № FFER-2024-0013.

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

Алешо Н.А. Синантропные тараканы России // Материалы Международных коллоквиумов по общественным насекомым. 1997. Т. 3–4. С. 45–50.

- Бей-Биенко Г.Я. Насекомые. Таракановые. 1950. С. 130–134.
- Бенедиктов А.А. Взгляд биолога на «Тараканью проблему» // Инженерные технологии и системы. 2009 (1). С. 9–11.
- Дремова В.П., Алешо Н.А. Тараканы. Биология, экология, санитарно-эпидемиологическое значение, контроль численности синантропных тараканов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. С. 9–33.
- Забалуев И.А., Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. Первая находка потенциального вредителя капусты *Aulacobaris cuprirostris* (Fabricus, 1787) (Coleoptera, Curculionidae) в России // Российский журнал биологических инвазий, 2020. Т. 3. С. 17–21.
- Капанадзе Э.И. Биология туркестанских тараканов (*Shelfordella tartara* Sauss) в условиях инсектария // В кн.: Медицинская паразитология и паразитарные болезни. М.: Медицина, 1971. С. 595–600.
- Карпин Н.Н., Журавлёва Ю.Н., Волкович М.Г., Проценко В.Ю., Мусолин Д.Л. К фауне и биологии новых чужеродных насекомых вредителей древесных растений во влажных субтропиках России // Известия Санкт-Петербургской Лесотехнической академии. 2017. Т. 220. С. 169–185.
- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение, 1976. С. 43–44. 304 с.
- Рославцева С.А. Распространение в России инвазивных видов насекомых, имеющих медицинское значение // Современные проблемы общей и прикладной паразитологии. 2021. С. 63.
- Хрусталёва Н.А. Бытовые насекомые как санитарно-эпидемиологический фактор внутрижилищной среды: Обзор // Гигиена и санитария. 1993. № 12. С. 51–53.
- Чикин Ю.А., Лукьянцев С.В. Возможности переноса и накопления синантропными тараканами условно-патогенных и аллергенных для человека грибов // Успехи медицинской микологии. 2004. Т. 4. С. 44–47.
- Чикин Ю.А., Лукьянцев С.В. Распространение условно-патогенных грибов синантропными тараканами // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008 (3–4). С. 55–61.
- Шиленков В.Г., Суслов А.В. Новый вид синантропного таракана *Shelfordella tartara* Sauss., 1874 в фауне Иркутска // Байкальский центр полевых исследований «Дикая природа Азии». 2009. С. 36.
- Якобсон Г.Г., Бианки В.Л. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб.: Издание А.Ф. Деврена, 1905. С. 130–131.
- Alexander J.B., Newton J., Crowe G.A. Distribution of Oriental and German cockroaches, *Blatta orientalis* and *Blattella germanica* (Dictyoptera), in the United Kingdom // Medical and veterinary entomology. 1991. Vol. 5 (4). P. 395–402. doi: 10.1111/j.1365-2915.1991.tb00567.x
- Arab D.A., Bourguignon T., Wang Z., Ho S.Y.W., Lo N. Evolutionary rates are correlated between cockroach symbionts and mitochondrial genomes // Biology letters. 2020. Vol. 16 (1). P. 20190702. doi: 10.1098/rsbl.2019.0702
- Battiston R., Fontana P., Vicariotto M. Primi dati sulla presenza di *Shelfordella lateralis* (Walker, 1868) (Blattodea: Blattidae) nell'Italia continentale e possibili scenari di espansione futura in Europa // Montecchio Maggiore (Vicenza). 2022. Vol. 29. P. 43–47. doi: 10.3897/BDJ.8.e50779
- Bienkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.J. Invasive agricultural pest *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae) appeared in the Russian Caucasus // Insects, 2020. Vol. 11. P. 826. doi:10.3390/insects11110826
- Bohn H. *Blatta forcats* (Karny), the nearest relative of the oriental cockroach (*Blatta orientalis* L.) (Insecta: Blattodea: Blattidae) // Israel journal of zoology. 1984. Vol. 33 (1–2). P. 39–50.
- Bourguignon T., Tang Q., Ho S.Y.W., Juna F., Wang Z., Arab D.A., Cameron S.L., Walker J., et al. Transoceanic Dispersal and Plate Tectonics Shaped Global Cockroach Distributions: Evidence from Mitochondrial Phylogenomics // Molecular biology and evolution. 2018. Vol. 35 (4). P. 970–983. doi: 10.1093/molbev/msy013
- Buckland P.C. The early dispersal of insect pests of stored products as indicated by archaeological records // Journal of Stored Products Research. 1981. Vol. 17 (1). P. 1–12. doi: 10.1016/0022-474X(81)90025-4
- Cueto-Medina S.M., Castillo-Martínez A., Hernández-Rodríguez S., López R.M., Sánchez-Ramos F.J., Ortega-Morales A.I. Atlas fotográfico de las cucarachas del semidesierto coahuilense, México // Entomología Mexicana. 2015. Vol. 2. P. 767–775.
- Davranoglou L.-R., Hadjiconstantis M., Mann D.J. First record of the Turkestan cockroach (*Shelfordella lateralis*) from Cyprus and Turkey (Dictyoptera: Blattidae) // Israel Journal of entomology. 2020. Vol. 50 (1). P. 1–8. doi: 10.5281/ZENODO.3635796
- Demetriou J., Radea C., Peyton J.M., Groom Q., Roques A., Rabitsch W., Seraphides N., Arianoutsou M., et al. The Alien to Cyprus Entomofauna (ACE) database: a review of the current status of alien insects (Arthropoda, Insecta) including an updated species checklist, discussion on impacts and recommendations for informing management // NeoBiota. 2023. Vol. 83. P. 11–42.
- Deng W., Luo X., Ho S.Y.W., Liao S., Wang Z., Che Y. Inclusion of rare taxa from Blattidae and Anaplectidae improves phylogenetic resolution in the cockroach superfamily Blattoidea // Systematic Entomology. 2023. Vol. 48 (1). P. 23–39. doi: 10.1111/syen.12560
- Djernæs M., Murienne J. Phylogeny of Blattoidea (Dictyoptera: Blattodea) with a revised classification of Blattidae // Arthropod Systematics & Phylogeny. 2022. Vol. 80 (7). P. 209–228. doi: 10.3897/asp.80.e75819
- Fathpour H., Emtiazi G., Ghasemi E. Cockroaches as reservoirs and vectors of drug resistant *Salmonella* spp. // Iranian Biomedical Journal. 2003. Vol. 7 (1). P. 35–38.
- Fois F., Cillo D., Piras P., Scano G., Deiana A.M. Note sulla recente introduzione di *Shelfordella lateralis* (Blattaria, Blattidae) in Sardegna: attuale distribuzione e considerazioni bio-ecologiche // In.: Poster, XXII Congresso Nazionale Italiano di Entomologia. Ancona. 2009. P. 1.

- Gaire S., Romero A. Comparative Efficacy of Residual Insecticides against the Turkestan Cockroach, *Blatta lateralis*, (Blattodea: Blattidae) on Different Substrates // *Insects*. 2020. Vol. 11 (8). doi: 10.3390/insects11080477 GBIF // (<https://10.15468/dl.p43uxb>). Accessed 07.02.2024a. GBIF // (www.gbif.org). Accessed 07.02.2024b.
- Hashemi-Aghdam S.S., Oshaghi M.A. A checklist of Iranian cockroaches (Blattodea) with description of Polyphaga sp as a new species in Iran // *Journal of arthropod-borne diseases*. 2015. Vol. 9 (2). P. 161–175. iNaturalist // (www.iNaturalist.org). Accessed 07.02.2024.
- Jordana C.P., Carcereny A. Primera cita de dues noves espècies exòtiques de paneroles (Insecta: Blattodea) per a la península Ibèrica: *Pycnoscelus surinamensis* (Linnaeus, 1758) i *Blatta lateralis* (Walker, 1868) // *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*. 2018. P. 23–24.
- Józefiak D., Józefiak A., Kierończyk B., Rawski M., Świątkiewicz S., Długosz J., Engberg R.M. Insects – A Natural Nutrient Source for Poultry – A Review // *Annals of Animal Science*. 2016. Vol. 16 (2). P. 297–313. doi: 10.1515/aas-2016-0010
- Kenward H.K. Northern Regional Review of Environmental Archaeology: Invertebrates in Archaeology in the North of England. Portsmouth: English Heritage, 2009. 643 p.
- Kim T., Rust M.K. Life history and biology of the invasive Turkestan cockroach (Dictyoptera: Blattidae) // *Journal of economic entomology*. 2013. Vol. 106 (6). P. 2428–2432. doi: 10.1603/ec13052
- Kimura H., Nagano H., Amada T., Ariyoshi R. On the Turkestan Cockroach, *Blatta (Shelfordella) lateralis* (Walker), Found in Kobe Japan // *House and household insect pests*. 2003. Vol. 25 (2). P. 97–100.
- Legendre F., Nel A., Svenson G.J., Robillard T., Pellens R., Grandcolas P. Phylogeny of Dictyoptera: Dating the Origin of Cockroaches, Praying Mantises and Termites with Molecular Data and Controlled Fossil Evidence // *PloS one*. 2015. Vol. 10 (7). P. e0130127. doi: 10.1371/journal.pone.0130127
- Levine J.M., D'Antonio C.M. Forecasting Biological Invasions with Increasing International Trade // *Conservation Biology*. 2003. Vol. 17 (1). P. 322–326. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.02038.x
- Li Y., Luo X., Zhang J., Wang Z., Che Y. A new species of *Bundoksia* Lucañas, 2021 with comments on its subfamilial placement, based on morphological and molecular data // *ZooKeys*. 2022. Vol. 1085. P. 145–163. doi: 10.3897/zookeys.1085.72927
- Liao S., Wang Y., Jin D., Chen R., Wang Z., Che Y. Exploring the relationship of *Homalosilpha* and *Mimosilpha* (Blattodea, Blattidae, Blattinae) from a morphological and molecular perspective, including a description of four new species // *PeerJ*. 2021. Vol. 9. P. e10618. doi: 10.7717/peerj.10618
- Matushkina K.A., Kidov A.A., Litvinchuk S.N. Keeping, Breeding, and Maintenance of Zooculture of the Ladakh Toad, *Bufo lateralis* (Boulenger, 1882) // *Russian Journal of Herpetology*. 2020. Vol. 27 (5). P. 284–290. doi: 10.30906/1026-2296-2020-27-5-284-290
- Miralles-Núñez A., Pradera C., Pérez-Gómez A. New exotic cockroach established in the Iberian Peninsula? Confirmation of the presence of *Shelfordella lateralis* (Walker, 1868) (Blattodea: Blattidae) in the Iberian Peninsula and first records for Catalonia // *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*. 2020. Vol. 84. P. 203–205. doi: 10.2436/20.1502.01.52
- Mirzayans H. Fauna of Iranian cockroaches (Orthopteroidea: Blattaria) // *Journal of the Entomological Society of Iran*. 1986. P. 1–134.
- Mullen G.R., Durden L.A. Medical and veterinary entomology. London: Academic Press an imprint of Elsevier, 2019, xxi, 769 p.
- Nentwig W. Biological invasions. Berlin: Springer, 2007. 441 p.
- Olson C.A. *Blatta (Shelfordella) lateralis*, the Turkestan cockroach (Blattoidea: Blattidae) recorded from Arizona // *Bulletin of the ESA*. 1985. Vol. 31 (2). P. 30.
- Panagiotakopulu E. New Records for Ancient Pests: Archaeoentomology in Egypt // *Journal of Archaeological Science*. 2001. Vol. 28 (11). P. 1235–1246. doi: 10.1006/jasc.2001.0697
- Patoka J., Magalhães A.L.B., Kouba A., Faulkes Z., Jerikho R., Vitule J.R.S. Invasive aquatic pets: failed policies increase risks of harmful invasions // *Biodiversity and Conservation*. 2018. Vol. 27 (11). P. 3037–3046. doi: 10.1007/s10531-018-1581-3
- Petersen W., Cobb K. First record of the Turkestan cockroach, *Blatta lateralis* (Walker), in Georgia (USA) // *Journal of Entomological Science*. 2009. Vol. 44 (4). P. 415–416.
- Pfliegler W.P., Báthori F., Wang T.W., Tartally A., Haelewaters D. Herpomyces ectoparasitic fungi (Ascomycota, Laboulbeniales) are globally distributed by their invasive cockroach hosts and through the pet trade industry // *Mycologia*. 2018. Vol. 110 (1). P. 39–46. doi: 10.1080/00275514.2017.1418567
- Princis K. Wo ist die Urheimat von *Blatta orientalis* L. zu suchen // *Opuscula Entomologica*. 1954. Vol. 19. P. 202–204.
- Rios L.A., Honda J.Y. New records for *Blatta lateralis* (Walker 1868) (Blattaria: Blattidae) in California // *The Pan-Pacific Entomologist*. 2013. Vol. 89 (2). P. 120–121. doi: 10.3956/2012-57.1
- Robinson W.H. Handbook of urban insects and arachnids. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 472 p.
- Schauer C., Thompson C.L., Brune A. The bacterial community in the gut of the Cockroach *Shelfordella lateralis* reflects the close evolutionary relatedness of cockroaches and termites // *Applied and environmental microbiology*. 2012. Vol. 78 (8). P. 2758–2767. doi: 10.1128/AEM.07788-11
- Schwerdt L., Villalobos A.E. de, Ferretti N., Pérez-Miles F. Development, growth and allometry in a cohort of the tarantula *Grammostola vachoni* (Araneae: Theraphosidae) // *Zoologischer Anzeiger*. 2021. Vol. 293. P. 37–45. doi: 10.1016/j.jcz.2021.05.005
- Smith D., Stewart K., Goddard E. The Oriental Cockroach *Blatta orientalis* L. Recovered from Early Roman London: Implications for Past Distribution and Roman Trade // *Environmental Archaeology*. 2024. Vol. 29 (1). P. 63–70. doi: 10.1080/14614103.2023.2199235

Sumino T., Saito H., Ichioka H. Observance of the Turkistan cockroach, *Blatta lateralis* in a multi-floor warehouse in Aichi prefecture // *Pestology*. 2006. Vol. 21 (1). P. 13–15.
Temreshev I.I., Esenbekova P.A. Orthopteroid insects (Insecta, Orthopteroidea) of the Tasotkel water reservoir area (Kazakhstan) // *Acta Biologica Sibirica*. 2017. Vol. 3 (1). P. 13–22.
Tuniyev B.S., Shagarov L.M., Olkhovsky D.A. Trends in the transition of alien Herpetofauna species to the status

of invasive in the Krasnodar Kray // *Russian Journal of Herpetology*. 2023. Vol. 30 (1). P. 20–26.
Tuniyev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea Coast (Russia) // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. 2017. Vol. 2 (4). P. 2–25.

TURKESTAN COCKROACH *PERIPLANETA LATERALIS* WALKER, 1868 – A NEW ALIEN SPECIES IN RUSSIA

© 2024 Petrovskiy A.B., Raldugina A.O., Reshetnikov A.N.*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, 119071, Russia
e-mail: *anreshetnikov@yandex.ru

The Turkistan cockroach, *Periplaneta lateralis*, is an insect of the family Blattidae, capable of synanthropy. Since the end of the 20th century, records of this insect have been reported in Russian cities. This publication analyses the available information on the geographical distribution of the Turkistan cockroach in Russia. Records of this insect outside buildings in Russia are described for the first time. Records of females with oothecae and nymphs of different stages allow us to consider that self-sustaining populations exist in southern Russia. Taking into account the wide geography of expansion and potential threats to human health caused by pathogens carried by the Turkistan cockroach, may become invasive for the territory of Russia.

Key words: Synanthropic species, *Blatta lateralis*, *Blatta tartara*, *Periplaneta tartara*, *Shelfordella lateralis*, *Shelfordella tartara*.

ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ ИНВАЗИОННЫХ НАСЕКОМЫХ – КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* (SAY, 1824) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) И КАРТОФЕЛЬНОЙ МОЛИ *PHTHORIMAEA OPERCULELLA* (ZELLER, 1873) (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

© 2024 Петросян В.Г.^{а, *, #}, Кривошеина М.Г.^а, Озерова Н.А.^б, Дергунова Н.Н.^а, Осипов Ф.А.^{а, #}

^а Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

^б Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва, 125315, Россия

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Эти авторы внесли равный вклад в работу

Поступила в редакцию 21.05.2024. После доработки 28.07.2024. Принята к публикации 06.08.2024

Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata*) и картофельная моль (*Phthorimaea operculella*) относятся к глобальному списку наиболее опасных инвазионных видов в мире, которые наносят значительный ущерб сельскому хозяйству. Однако сведения о характере их пространственного распространения в условиях текущего климата, экономического воздействия в России и будущих сдвигов ареалов в условиях глобального изменения климата до сих пор отсутствуют. На территории России эти два вида *L. decemlineata* и *P. operculella* были впервые обнаружены в 1960 г. и 1980 г., соответственно. В этом исследовании мы использовали методы ансамблевого моделирования (eSDM) для прогнозирования потенциального распространения насекомых-вредителей в России и обнаружили, что с глобальным изменением климата в будущем будет наблюдаться тенденция к расширению ареала в двух направлениях – с юга на север и с запада на восток. Представлены сценарии распространения видов в мире, современный и потенциальные ареалы с 2020 до 2100 г. с шагом 20 лет при реализации различных моделей и сценариев изменения климата в России. Приведены сведения о нативных ареалах, особенностях биологии, признаках поражения растения-хозяина и вредоносности, методах идентификации видов, векторах инвазии и оценки экономических ущербов. Прогнозные ареалы видов важны для разработки мер по минимизации будущих инвазий *L. decemlineata* и *P. operculella* и их отрицательных последствий.

Ключевые слова: модели и сценарии изменения климата, инвазионный вид, модели распространения вида, iSDM, eSDM, экологическая ниша, экономические потери.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-167-203

ВВЕДЕНИЕ

Биологические инвазии в условиях изменения климата признаны глобальной угрозой для биоразнообразия, функционирования экосистем и экономического развития во всём мире [Vitousek et al., 1997; Pimentel et al., 2000; Hulme, 2017]. Глобализация и происходящие преобразования окружающей среды, связанные с изменением климата и антропогенными факторами, повлияли на характер распределения организмов и изменение границ территорий, пригодных для обитания видов. Оценки влияния изменения климата на темпы и направления изменения ареалов инвазионных

насекомых особенно важны, поскольку они могут дать информацию для контроля и ограничения распространения насекомых-вредителей. Глобализация экономики также ускорила распространение инвазионных видов, что привело к серьёзным экономическим потерям. К наиболее опасным вредителям картофеля, имеющим глобальный инвазионный статус, относятся колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) и картофельная моль *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873) (Lepidoptera, Gelechiidae). В настоящее время эти два вида встречаются в тропических и

субтропических странах Южной, Центральной и Северной Америки, Африки, Австралии и Азии [Giordanengo et al., 2013; Самые опасные..., 2018]. Они обнаружены практически во всех районах производства картофеля по всему миру в более чем 40 странах [Flint, 1986; Rothschild, 1986; Kroschel, Koch, 1994; Giordanengo et al., 2013]. Картофель в мировом производстве продукции растениеводства (376 120 тысяч тонн) занимает одно из ведущих мест наравне с рисом (787 294 тысяч тонн) и пшеницей (770 877 тысяч тонн) [FAO, 2023]. По производству картофеля (18 296 тысяч тонн) Россия разделяет третье и четвертое места с США (18 582 тысяч тонн) после Китая (94 362 тысяч тонн) и Индии (54 230 тысяч тонн) [FAO, 2023].

Общая характеристика колорадского картофеля жука: диагностика, жизненный цикл, нативные и инвазионные ареалы, векторы инвазии, вредоносность

Колорадский картофельный жук *Leptotarsa decemlineata* (Say, 1824) является одним из ста самых опасных инвазионных видов на территории России и наносит значительный ущерб сельскому хозяйству, снижая урожай одной из самых востребованных культур – картофеля [Самые опасные..., 2018].

Диагностика и жизненный цикл. Колорадский жук имеет очень характерный облик, позволяющий легко отличить его от всех других представителей нашей фауны. Это жуки с длиной тела от 9 до 12 мм. Они имеют рыжую или бледно-жёлтую окраску; голова, передне-спинка, нижняя сторона тела и ноги покрыты чёрными пятнами, надкрылья с чёрным швом, каждое из них – с 5 чёрными продольными полосами [Giordanengo et al., 2013].

Колорадский жук зимует на стадии имаго. Весной жуки выходят из почвы и после недолгого питания через несколько дней могут откладывать яйца на растения. Жуки активны при температуре +14...+15 °С, для спаривания желательна температура не ниже +18 °С [Ушатинская, Пирковский, 1976; Giordanengo et al., 2013].

Колорадский жук характеризуется несколькими особенностями развития, которые

обеспечили ему успех в наращивании численности и расширении ареала. Имаго являются «долгожителями»: продолжительность жизни составляет от 1 года до 2–3 лет (в климатических зонах с одной генерацией в сезон). Самки отличаются высокой плодовитостью, они откладывают за сезон в среднем 300–400 яиц, но отдельные особи могут откладывать от 1000 до 3382 яиц [Kowalska, 1969]. Скорость развития яиц составляет около 5 суток. На стадии личинки у колорадского жука выделяют 4 личиночных возраста, в конце каждого возраста происходит линька. При температуре +18...+20 °С личиночное развитие завершается за 24 дня, а при более высоких температурах (+25°...+28 °С) оно происходит за 10–11 суток [Ушатинская, Кочетова, 1981]. Личинки 4-го возраста зарываются в почву на глубину 5–12 см, где жук проходит стадию предкуколки и куколки, которые делятся, соответственно, 3–15 и 8–15 суток. Хитиновые покровы взрослых жуков затвердевают через 4–7 дней после вылупления. Таким образом, средняя продолжительность жизненного цикла составляет от 33 суток до 76 суток в зависимости от климатических условий. Важной особенностью жизненного цикла бивольтинной части популяции является их способность впадать в диапаузу в середине лета в жаркий или сухой периоды. В это время взрослые жуки находятся в глубине почвы и борьба с ними затруднена.

Пищевая специализация жуков также сыграла заметную роль в его успешной инвазии. Имаго и личинки могут питаться не только на картофеле, но также и на многих видах растений семейства паслёновые (баклажаны, томаты, паслён сладко-горький, белена чёрная, белладонна, дурман и др.). Таким образом, колорадский жук способен осуществлять непрерывное развитие и завершать жизненный цикл в отсутствие картофеля на других культурных или диких видах паслёновых, что нивелирует положительный результат введения севооборота как меры профилактики по снижению численности вредителя.

Нативный ареал. Родиной фитофага является Сонорская зоогеографическая подобласть на севере Мексики и юге США. На этой территории на восточных склонах Скалистых

гор обитают несколько десятков видов жуков рода *Leptinotarsa*, питающихся на паслёне рогатом *Solanum rostratum*, паслёне каролинском *S. carolinense* и паслёне колючем *S. cornutum* [Say, 1824; Hsiao, 1978; Neck, 1983]. В нативном ареале насекомые редко достигают высокой численности из-за непродолжительности вегетационного периода в аридной климатической зоне [Balachowsky, Mesnil, 1936].

Инвазионный ареал в Северной Америке. История инвазии этого вида на территории Северной Америки, а впоследствии Евразии является одним из самых ярких примеров результатов интенсификации хозяйственной деятельности человека и развития международных торговых связей [Giordanengo et al., 2013]. Пути расселения жука на Североамериканском континенте описаны в работах многих авторов [Riley, 1876; Tower, 1900; Chittenden, 1907; Johnson, Ballinger, 1916; Strickland, 1937]. Известно, что жуки рода *Leptinotarsa* начали активно распространяться в начале XIX в., так как развитие торговли и перегоны скота способствовали расселению растений семейства паслёновые, а вместе с ними и питающихся на них насекомых. Вид *L. decemlineata* оказался наиболее устойчивым в новых условиях и стал распространяться по торговым путям. До 1840-х гг. его ареал оставался ограниченным; наиболее предпочитаемыми кормовыми растениями из диких паслёновых являлись *Solanum rostratum* и *S. cornutum*, но в 1840-е гг. в западной части Североамериканского континента получило широкое распространение земледелие и возделывание чилийского картофеля *Solanum tuberosum* на плантациях. Переход жука на питание культурным картофелем способствовал интенсивному размножению насекомых. Жук стал опустошать картофельные поля и стремительно продвигаться на восток со скоростью около 185 км в год, чему в определённой степени способствовали господствующие ветра, и освоил территорию США, а затем и Канады между 30° и 50° с. ш. Название «картофельный» и «колорадский» этот жук получил после того, как полностью опустошил картофельные поля в этом американском штате [Chittenden, 1907]. В 1874 г. колорадский жук достиг побережья Атлан-

тического океана и, поскольку картофель имел важное продовольственное значение и экспортировался, возникла угроза его завоза в Европу. Особую опасность вредитель представлял для стран Европы, на территории которых широко возделывался картофель. Был установлен строгий карантинный досмотр кораблей, прибывающих в Европу, что позволило отсрочить появление колорадского картофельного жука примерно на 2 года. Уже с 1876 г. отдельные особи вредителя были найдены в портах Германии, Англии и Голландии. Примерно до 1916 г. шла успешная работа по выявлению и ликвидации обнаруженных очагов [Chittenden, 1907; Иванчик, Ижевский, 1981; Колорадский картофельный жук..., 1981; Casagrande, 1985].

Инвазионный ареал в Европе. Первый очаг вредителя на территории Европы был выявлен в 1877 г. в окрестностях г. Мюльхайма (Германия, земля Северный Рейн-Вестфалия). В том же году ещё 16 очагов было обнаружено вблизи г. Торгау (Германия, земля Саксония) [Schwartz, 1932, 1936; Колорадский картофельный жук..., 1981]. Благодаря небольшим территориям, заражённым вредителем (4–5 га), очаги удалось успешно ликвидировать. В это же время очаги колорадского жука стали появляться и в других странах Европы, таких как Англия, Голландия, Польша. В результате проводимых карантинных и истребительных мероприятий жук не мог натурализоваться на территории Европы более 40 лет, с 1876 по 1916 г. Однако сдержать распространение вредителя не удалось. Первый незамеченный очаг колорадского жука появился в 1916–1918 гг. во Франции, как предполагают, в результате непреднамеренной интродукции на американских судах в порт Бордо [Feytaud, 1950]. Вредитель начал расселяться, и был замечен только после того, как оккупировал сотни квадратных километров. Несмотря на меры по ликвидации вредителя, полностью его уничтожить не удалось.

К 1930 г. ареал жука увеличился в 4 раза, по сравнению с 1922 г. Наиболее быстро в 1931–1935 гг. распространение происходило на север и восток в направлении господствующих ветров. К 1935 г. вид достиг и успешно преодолел границы смежных с Франци-

ей государств и расселился на территории Испании, Бельгии, Люксембурга, Германии, Швейцарии, Голландии. От появления первых очагов до сплошного заселения территории обычно проходило менее двух лет [Schwartz, 1939; Богданов-Катьков, 1947].

Расширение ареала происходило особенно быстро в годы Второй мировой войны в отсутствие действенного контроля. За годы войны жук расселился в Германии до р. Одер. В Италии и Португалии он появился в 1943 г.

Во второй половине 1940-х гг. *L. decemlineata* был обнаружен в Венгрии, из Польши и Венгрии проник в Чехословакию, а из Италии попал в Югославию. Вредитель проник почти во все страны, граничащие с Францией и Германией, а также в Швецию [Wegorek, 1957]. Очаги вредителя были зарегистрированы в Финляндии, Швеции, Ирландии, Норвегии, Великобритании. К началу 1950-х гг. ареал жука приблизился к западным границам СССР [Колорадский картофельный жук..., 1981].

Формирование инвазионного ареала в России и сопредельных государствах. Первые очаги вредителя, обнаруженные в Львовской обл. Украинской ССР в 1949 г., были успешно ликвидированы [Масляков, Ижевский, 2010]. Но с 1953 г. колорадский жук стал перелетать в Калининградскую обл. из Польши по воздуху. В 1954–1956 гг. насекомые неоднократно в большом количестве выбрасывались волнами на побережье Балтийского моря, заносились ураганами в Латвию, Литву, а также в Гродненскую и Брестскую области Белоруссии, их обнаруживали в Молдавии и Закарпатской обл. Украины. В итоге к 1960 г. вредитель успешно натурализовался во всех западных республиках СССР, а в 1980-е гг. проник в Закавказье, Казахстан и Узбекистан [Иванчик, Ижевский, 1981].

Временем появления колорадского жука на территории России считается вторая половина 1960-х гг., когда он был впервые обнаружен в Брянской и Смоленской областях. В течение 15 лет он полностью натурализовался во всех возделывающих картофель районах европейской части России. Особенно интенсивное расширение ареала наблюдалось в 1975 г., когда вместе с вагонами, гружёнными соломой,

он попал на Южный Урал. К 1980 г. отдельные очаги были отмечены в Челябинской, Кемеровской, Омской и Новосибирской областях [Лебедев, 1980]. С 2000 г. жук встречается в Приморском крае. Также известны факты проникновения вредителя в Хабаровский край, Амурскую обл. и на о. Сахалин [Мацшина, Рогатных, 2013]. Очаги вредителя регистрируются в Северной Осетии, Башкортостане, Свердловской обл. К настоящему времени ареал стабилизировался, и на территории России жук встречается во всей зоне возделывания картофеля между 33° и 60° с. ш.

Таким образом, за 170 лет *L. decemlineata* превратился из безобидного жука-листоеда, питавшегося дикими растениями семейства паслёновых в горах Колорадо в Северной Америке, в главного вредителя окультуренного картофеля и стал одним из наиболее опасных факторов сельского хозяйства XX в., в значительной степени снижающих урожай картофеля.

Векторы инвазии. В распространении жука на территории континентов большую роль сыграли антропогенные факторы. Вид повсеместно следовал за картофелем – излюбленной кормовой культурой. Насекомые перемещались на кораблях, по железным и автомобильным дорогам вместе с картофелем или случайно попадая с другими грузами.

Природные факторы тоже имеют большое значение в расселении вредителя. При попадании насекомых в морскую воду они успешно выживали и, выбрасываемые на берег, расселялись на новых территориях. Интродукция имаго происходит также с воздушными потоками: в воздухе жуки подхватываются ветром и переносятся на большие расстояния – до 350 км во время ураганов [Иванчик, Ижевский, 1981]. В штиль жуки способны пролетать до 1 км в сутки [Чигарёв, Молчанова, 1967]. На территории России в 1969–1970-е гг. скорость естественного продвижения жука составляла от 78 до 174 км в год [Иванчик, Ижевский, 1981].

Вредоносность вида. Колорадский жук наносит вред картофелю на личиночной стадии. Личинки жука ведут открытый образ жизни, являются фитофагами и питаются листьями картофеля. Личинки I и II возраст-

та питаются группами на верхушках побегов. Личинки III и IV возраста расползаются по растению, на котором они вылупились, а также переходят на соседние растения, продолжая активно поедать листья. При температуре +20 °С одна личинка от момента выхода из яйца до окончания питания обычно потребляет около 1.3 г листьев [Ушатинская, Кочетова, 1981]. Такая интенсивность питания в некоторых случаях приводила к полному уничтожению надземной части растений.

На основании многолетних исследований были установлены основные экологические требования колорадского жука к условиям размножения, развития и зимовки. Это позволило выделить 3 зоны возможного распространения и различной вредоносности жука на территории России [Санин, 1976; Будин, Власова, 1977, Фасулати, 2005].

Зона 1. Территории с условиями, наиболее благоприятными для развития, где жук может развиваться в 2–3 поколениях в год. Численность популяций вредителя в этой зоне может резко возрастать и обуславливать как высокую вредоносность в данной зоне, так и служить источником заражения соседних зон при разлёте насекомых. К этой зоне относятся Астраханская, Волгоградская, Белгородская, Воронежская, Самарская, Курская, Орловская, Пензенская, Ростовская, Тамбовская, Саратовская, Самарская области, Краснодарский и Ставропольский края, республики Калмыкия, Дагестан, Кабардино-Балкария, Северная Осетия – Алания. Численность вредителя в этой зоне за сезон может возрастать в 200 раз.

Зона 2. Территории с относительно благоприятными условиями развития, где вредитель развивается в одном поколении и успешно зимует. В эту зону входят Владимирская, Ивановская, Калининградская, Калужская, Костромская, Липецкая, Новгородская, Нижегородская, Московская, Оренбургская, Псковская, Рязанская, Смоленская, Тульская, Ярославская, Ульяновская области, южная часть Тверской обл., юг Свердловской и Челябинской областей, республики Марий Эл, Башкортостан, Мордовия, Чувашия, Татарстан, Еврейская автономная область, юг Амурской обл., юг Хабаровского края, Приморский край, юго-запад о. Сахалина.

Зона 3. С неблагоприятными условиями для развития, где колорадский жук может размножаться в летний период, но полностью отмирает в зимний период из-за низких температур почвы. В этой зоне возможно существование отдельных очагов вредителя в летний период в результате интродукции с транспортом, при разлёте из южных районов. Считается, что в данной зоне вредоносность не может достигать хозяйственно ощутимого уровня. В эту зону входят южные районы Архангельской, Вологодской, Ленинградской, Мурманской областей, республики Коми, Карелия, северная часть Пермской и Тверской областей, северная часть Свердловской обл., Тюменская, Кемеровская, Новосибирская, Омская, Томская, Иркутская, Читинская, Камчатская, Магаданская области, Алтайский край, Красноярский край, Бурятия, Тыва, Якутия, большая часть Хабаровского края и Сахалинской обл.

Общая характеристика картофельной моли: диагностика, жизненный цикл, нативный и инвазионный ареалы, векторы инвазии, вредоносность

Картофельная моль *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873) – серьёзный вредитель паслёновых, наносящий урон таким культурам, как картофель, баклажаны, томаты, перец, физалис, табак [Жимерикин, Дудов, 2009; Giordanengo et al., 2013].

Диагностика и жизненный цикл. Картофельная моль – это мелкая бабочка светло-серого цвета с крыльями, сложенными кровлеобразно. Передние крылья широколанцетовидные, в размахе 12–15 мм. Яйцо овальной формы, длиной 0.4–0.6 мм, шириной до 0.4 мм, вначале жемчужно-белое, затем желтеет и темнеет. Взрослая гусеница желтовато-розовая или желтовато-зелёная с бледной продольной полосой посередине спины, длиной 10–13 мм. Куколка коричневая, длиной 5.5–6.5 мм. Развивается в шелковистом коконе серовато-серебристого цвета, длиной до 10 мм [Giordanengo et al., 2013; Самые опасные..., 2018; Krivosheina, Ozerova, 2021].

Жизненный цикл от яйца до имаго длится 22–30 дней летом и до 2–4 месяцев зимой. Летальными температурами для всех стадий

вредителя являются температуры воздуха ниже $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ и выше $+36\text{ }^{\circ}\text{C}$. Оптимальные условия: температура $+22\dots+26\text{ }^{\circ}\text{C}$ при влажности воздуха 70–80%. В природных условиях моль встречается на территориях, где средняя годовая температура не опускается ниже $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$. [Broodryk, 1971; Rondon, 2010]. В Краснодарском крае развивается в 3–4 генерациях, а на юге Украины – 4–5, в тропиках за год может развиваться до 14 поколений.

Так как у этого вида отсутствует диапауза, картофельная моль способна размножаться без перерывов при подходящих температурах и наличии корма. Такие условия гарантированы в овощехранилищах, где насекомые развиваются и размножаются зимой, если температура выше $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Симчук, Сметник, 1984; Львовский, Пискунов, 1999; Dogramaci et al., 2008].

В природных условиях зимуют закончившие развитие гусеницы или куколки в коконах в поверхностном слое почвы на глубине 3–5 см или на поражённых клубнях. Бабочки вылетают в конце апреля – мае и встречаются до конца октября и живут около 10 дней. Они активны не только в ночное, но и в дневное время. Для своевременного их обнаружения используют феромонные ловушки. Самки откладывают яйца, по 2–3, на нижнюю поверхность листьев, в хранилищах – кучками на глазки клубней. Одна самка может отложить от 150 до 290 яиц. В зависимости от окружающей температуры яйца развиваются 5–30 дней. При постоянной неблагоприятной температуре от $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ при сроке более 4 месяцев яйца погибают. Гусеницы питаются листьями и клубнями, реже – стеблями. В листьях они выедают ткани под эпидермисом, а в клубнях проделывают извилистые ходы, которые постепенно заполняются экскрементами. Поверхность клубней при этом покрывается рубцами, деформируется и гнивет.

Гусеницы могут переходить с картофеля на другие растения семейства паслёновые, в том числе на сорные, и наоборот. Они могут повреждать плоды томатов, баклажанов и других паслёновых. В одном плоде может питаться несколько гусениц. Листья табака сильно повреждаются в период сушки,

а клубни картофеля – в период хранения на складах.

Развитие гусениц продолжается 10–14 дней. Окукливание происходит внутри малозаметных коконов длиной около 1 см, расположенных в различных укрытиях (под мусором, на мешках, в щелях полов) или в поверхностном слое почвы на глубине 3–5 см, а также в клубнях картофеля. Стадия куколки летом продолжается 4–6 дней, а развитие одного поколения длится 3–4 недели. Большое число поколений приводит к их перекрыванию по времени, так что в природе во время вегетационного периода можно встретить одновременно все стадии развития вредителя. Весной при посадке картофеля вредитель вместе с клубнями вновь попадает на поля. В целом вред, наносимый этой молью в полевых условиях, значительно меньше того, который она причиняет в хранилищах, где она способна размножаться беспрерывно [Rondon, 2010].

Нативный ареал. Родиной картофельной моли является Южная и Центральная Америка. Большая часть ареала вида приходится на экваториальный и тропический климатические пояса [Graft, 1917; Самые опасные ..., 2018].

Инвазионный ареал. В Южной и Центральной Америке картофельная моль вредила табаку и картофелю ещё во времена древних индейских цивилизаций. В 1856 г. она была обнаружена в Калифорнии, затем в Орегоне. С XIX в. она стала распространяться по всему миру [Самые опасные..., 2018].

История проникновения моли в Европу не совсем ясна. Самые ранние упоминания о вредителе относятся к 1906 г., когда он был обнаружен в Италии. Следующее упоминание о картофельной моли относится к Испании (1926). В других странах Европы вредитель обнаружен позднее: Франция (1933), Болгария (1950), Румыния (1958), Италия (Сардиния, 1961; Сицилия, 1961), Нидерланды (1968), Албания (1968). Примерно в то же время вредитель зарегистрирован в Азии – в Китае (1937), Грузии (1938), Японии (1957), Иордании (1965) и Ираке (1970). В 1980–1990-е гг. ареал моли в Европе и Азии расширился. Она проникла на Украину (1980), в Турцию (1987), Португалию (1978), Великобританию

(1983), Грецию (1992), Иран (1992), на Кипр (1993), Мальту (1994), в Сербию (1994), Данию (1994), Израиль (1995), Австрию (1995), Исландию (1996), Хорватию (1996), Азербайджан (2003), Узбекистан (2009), Туркменистан (2009), Словению (2010), Македонию (2015), Молдову (2017) и Венгрию (2017) [ЕРРО, 2014; Horváth et al., 2017; Самые опасные ..., 2018; Krivosheina, Ozerova, 2021]. Известны очаги вредителя в странах Африки, в Новой Зеландии и Австралии. Таким образом, картофельную моль можно считать настоящим космополитом, успевшим распространиться по всем населенным материкам планеты. Однако в настоящее время во многих странах Европы очаги вредителя считаются локализованными или уничтоженными [IPPC, 2013].

Инвазионный ареал в России. Картофельная моль в России и сопредельных странах была долгое время карантинным объектом. После интродукции моли в г. Поти (Грузия) в 1938 г. были отмечены многочисленные случаи завоза вредителя с клубнями картофеля, листьями табака и другой растительной продукцией, а также в ручной клади пассажиров. Особенно много заражённых грузов было отмечено в портах Черноморского побережья. В 1980 г. вредитель был обнаружен в Крыму, в 1981 г. – в Краснодарском крае, в 1996 г. – в Республике Адыгея. В Ростовской обл. моль была зарегистрирована в 2002 г., в Ставропольском крае – в 2006 г. К настоящему времени в естественных условиях отмечена в Астраханской, Ростовской, Волгоградской областях, Ставропольском крае, республиках Крым, Адыгея, Башкортостан и Карачаево-Черкесия. Многократная интродукция вредителя с 1999 г. происходила на территорию Южного Приморья, однако вплоть до 2008 г. моль выявляли только в хранилищах [Sinev, 2019]. По неподтверждённым данным, вредитель мог быть интродуцирован на территорию Саратовской обл. и Республики Калмыкия [Лебедев, 2016; Мамедова, Гусейнов, 2011; Обиджанов, Ходжаев, 2014].

Векторы инвазии. Естественное распространение картофельной моли ограничивается её невысокой способностью к разлёту. Основной путь инвазии – непреднамеренная интродукция человеком при перевозке

клубней картофеля, свежих плодов томатов и баклажанов, табака и другой сельскохозяйственной продукции, заражённой вредителем, а также случайные перемещения имаго при транспортировке, в том числе с тарой и в ручной клади пассажиров [Самые опасные..., 2018; Krivosheina, Ozerova, 2021].

Вредоносность. Гусеницы серьёзно повреждают растения из семейства паслёновые: картофель, баклажаны, табак, томаты, перец, физалис. Из дикорастущих паслёновых отмечены на дурмане, никандре, паслёне, белене, дерезе и др. Известно, что в США в полевых условиях повреждение картофеля молью достигало 25%, а томатов – 57% [Симчук, Сметник, 1984; Масляков, Ижевский, 2010]. В Японии и Индии вредитель уничтожает 60–80% табака в поле и картофеля в неохлаждаемых хранилищах. На юге Украины на летней посадке картофеля заселённость растений вредителем достигает 75%, а повреждённость клубней – 60% [Масляков, Ижевский, 2010]. Повреждённые листья табака непригодны для изготовления сигар. Клубни картофеля с ходами и экскрементами гусениц под кожей плохо хранятся, загнивают, теряют товарный вид и качество [Мельникова, 1984].

По данным 2010 г. северная граница потенциального ареала картофельной моли на территории России проходила по линии: г. Астрахань – центральная часть Цимлянско-го вдхр. – г. Каменец-Шахтинский (Ростовская обл.) [Масляков, Ижевский, 2010]. Для картофельной моли, как и для колорадского жука, выделены три зоны (постоянной, периодической и низкой) вредоносности. В постоянной зоне (I) вредитель не вымерзает во время зимовки, и южная граница зоны совпадает с изотермой средней температуры января на поверхности почвы, превышающей 0 °С. В зоне (II) периодической вредоносности средняя температура января на поверхности почвы колеблется в пределах 0–4 °С, и вредитель периодически вымерзает. В зоне низкой вредоносности (III) основная часть популяции вредителя за зиму вымерзает, а северная граница зоны совпадает с границей потенциального ареала вредителя.

В результате многолетних исследований на территории России в период 1980–2022

гг. были очерчены географические границы трёх зон по степени вредоносности двух видов вредителей, которые были определены, исходя из оптимальных физиологических потребностей для размножения (температура, влажность, холодоустойчивость и др.) и распространения. Эти данные на многие годы определили разную стратегию борьбы с вредителем в этих зонах [Самые опасные..., 2018]. Однако наблюдающиеся в настоящее время глобальные изменения климата на планете привели к необходимости перепроверки и корректировки границ зон распространения и, как результат, возможной вредоносности жука и моли на территории России. Широкое распространение вредителей картофеля на территории России и наличие факторов, способствующих будущему распространению, в значительной степени объясняется особенностью выращивания. Например, производство картофеля в России, по-прежнему, в значительной степени концентрируется в частном секторе: в личных подсобных хозяйствах (ЛПХ) и в фермерских, крестьянских хозяйствах [Приданников и др., 2022]. Низкая урожайность (9.4–11.1 т/га) картофеля объясняется тем, что в ЛПХ картофель выращивается в монокультуре, игнорируется систематическая борьба с вредителями и болезнями. Это не только сказывается на урожайности и качестве выращиваемой продукции, но подобные посадки картофеля могут являться потенциальными очагами накопления и распространения вредных инвазионных видов. Если история их распространения и встречаемость в России хорошо описаны [Самые опасные..., 2018], то экономическое их воздействие и скорости и направления изменения ареалов в России в условиях изменения климата до сих пор недостаточно изучены.

Цель исследования – предсказать регионы, подходящие для будущих вторжений вредителей картофеля – колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* и картофельной моли *Phthorimaea operculella* на территории России с 2020 до 2100 г. с шагом 20 лет при реализации различных моделей и сценариев изменения климата, и оценить потенциальный экономический ущерб от этих вредителей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа данных мы использовали два блока моделей: модели пространственного распространения видов (блок 1) и модели оценки экономического ущерба (блок 2).

БЛОК 1. Модели пространственного распространения видов

Для построения моделей пространственного распространения видов *L. decemlineata* и *P. operculella* был использован комплексный подход, состоящий из шести этапов: (1) анализ глобальных моделей и сценариев изменения климата Шестой генерации CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) [IPCC, 2021] для выбора альтернативных будущих тенденцией их изменений с 2020 до 2100 г.; (2) выбор набора проксимальных биоклиматических переменных, определяющих пространственное распространение видов в условиях текущего и будущего климата; (3) проверка автокоррелированности точек находок с учётом выбранных предикторных переменных; (4) построение индивидуальных моделей (iSDM) с использованием набора альтернативных методов моделирования и оценка их производительности; (5) построение ансамблевых моделей (eSDM) в условиях текущего климата и при различных сценариях изменения климата; (6) оценка динамики ареала видов при реализации различных моделей и альтернативных сценариях изменения климата.

Выбор альтернативных моделей и сценариев будущих изменений климата в период с 2021 до 2100 г.

Для оценки влияния глобальных изменений климата на динамику ареала видов был выбран набор 12 из 40 глобальных климатических моделей Шестой генерации CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) [IPCC, 2021], которые охватывают весь диапазон изменения показателя долгосрочной равновесной чувствительности климата (ECS) от 1.8 до 5.6 [Meehl et al., 2020]. Равновесная чувствительность климата определяется как изменения глобальной средней температуры приземного воздуха в результате удвоения concentra-

ции углекислого газа (CO₂), после которого система океан – атмосфера – морской лёд достигнет равновесия. Отобранные нами модели в зависимости от показателя ECS разделены на три группы: высокочувствительные модели (Hsens): CanESM5 [Swart et al., 2019], CNRM-CM6 [Voldoire et al., 2019], CNRM-ESM2-1 [Séférian et al., 2019], IPSL-CM6A-LR [Boucher et al., 2020] (диапазон изменения ECS от 4.6 до 5.6); умеренночувствительные модели (Msens): CNRM-CM6-1-HR [Saint-Martin et al., 2021], EC-Earth3-Veg [Döscher et al., 2021], MRI ESM2-0 [Kawai et al., 2019], BCC-CSM2-MR [Sun et al., 2021] (диапазон изменения ESM от 3.0 до 4.3) и низкочувствительные модели (Lsens): MIROC-ES2L [Hajima et al., 2020], MIROC6 [Michibata et al., 2019], GISS-E2.1 [Kelley et al., 2020], INM-CM4.8 [Volodin et al., 2018] (диапазон изменения ESM от 1.8 до 2.7). Для всех 12 моделей были созданы растровые слои для различных сценариев изменения климата SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 (SSPx-y) (Shared Socioeconomic Pathway – SSP) [IPCC, 2021] с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) для периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет. Для получения основных тенденций изменения ареалов видов в рамках трёх групп моделей изменения климата использовались усреднённые (Hsens, Msens, Lsens) модели изменения климата с 2020 по 2100 г. с шагом 20 лет.

Выбор набора проксимальных биоклиматических переменных, определяющих пространственное распространение видов

Для выбора переменных текущего климата из набора WorldClim 2.1 (<http://worldclim.org/version2>) [Fick, Hijmans, 2017] с разрешением 2.5 arc minute (~ 5000 м) была использована двухэтапная процедура. Описание двухэтапной процедуры отбора переменных приведено в литературе [Petrosyan et al., 2023a]. На первом этапе, из климатических переменных Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_02 (средняя суточная амплитуда температуры, °C), Bio_03 (изотермичность (=Bio_02/Bio_07 (x100)), %), Bio_04 (стандартное отклонение температуры *100,

%), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_06 (минимальная температура самого холодного месяца года, °C), Bio_07 (годовая амплитуда температуры (=Bio_05-Bio_06), °C), Bio_08 (средняя температура самой влажной четверти года, °C), Bio_09 (средняя температура самой сухой четверти года, °C), Bio_10 (средняя температура самой тёплой четверти года, °C), Bio_11 (средняя температура самой холодной четверти года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, mm), Bio_13 (сумма осадков в самом влажном месяце года, mm), Bio_14 (сумма осадков в самом сухом месяце года, mm), Bio_15 (коэффициент вариации осадков, %), Bio_16 (сумма осадков во влажной четверти года, mm), Bio_17 (сумма осадков в сухой четверти года, mm), Bio_18 (сумма осадков в самой тёплой четверти года, mm), Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, mm) [Fick, Hijmans, 2017] выбирались первые две проксимальные переменные с помощью метода анализа главных компонент (PCA), далее из набора были исключены те переменные, между которыми парный коэффициент корреляции Спирмана был больше 0.72 по абсолютному значению [Bellard et al., 2013] с помощью R-пакета ENMTools [Warren et al., 2010]. На втором этапе мультиколлинеарность оценивали по показателю VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета usdm. Предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели, если VIF >5 [Guisan et al., 2017].

Проверка автокоррелированности точек находок с учётом выбранных предикторных переменных

Данные по распространению вредителей были получены из публикаций, включающих присутствия видов с указанными точными географическими координатами [Самые опасные..., 2018]. При создании набора точек находок (ТН) также были использованы записи из международных баз данных CAB International (Centre for Agriculture and Bioscience International) [CABI..., 2024], EPPO European and Mediterranean Plant Protection Organization [EPPO..., 2024], GBIF (Global Biodiversity Information Facility [GBIF..., 2024], которые

были дополнены сведениями по распространению вредителей на территории России и сопредельных стран на основании материалов, отобранных из коллекций Зоологического института РАН. Наборы точек находки из разных источников, включая записи из GBIF, ранее были опубликованы в работе [Petrosyan et al., 2023b]. Объединённые записи из различных источников для двух видов *L. decemlineata*, *P. operculella* включали 544 (404 нативной и 140 инвазионной частей ареала) и 52 (31 нативной и 21 инвазионной частей ареала) точки находки видов, соответственно. В настоящее время не существует установленной методологии оценки пространственной автокорреляции точек находок с использованием данных только о присутствии [Guisan et al., 2017], поэтому для разреживания ТН мы использовали подход, который успешно применяется в других исследованиях [Václavík et al., 2012; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2023a].

Построение индивидуальных моделей (iSDM) с использованием набора альтернативных методов и оценка их производительности

Для получения более точных моделей мы использовали ансамблевый подход, который отличается от применения простых индивидуальных моделей как высокой точностью, так и меньшей дисперсией. Преимущество использования ансамблевых моделей достаточно хорошо представлено в литературе [Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2023a]. Хотя в литературе существуют споры относительно эффективности ансамблевых моделей, тем не менее, последние специальные исследования показали, что ансамблевое моделирование с настроенными оптимальными параметрами индивидуальных моделей показывают наиболее высокую производительность [Valavi et al., 2022]. Ансамблевые модели в нашей работе построены с использованием семи индивидуальных моделей (iSDM): GLM – обобщённая линейная модель; GAM – обобщённая аддитивная модель; GBM – обобщённая бустинг модель; RF – модель случайного леса; FDA – модель гибкого дискриминантного анализа; ANN – модель искусственной нейронной сети;

MaxEnt – модель максимальной энтропии, которые реализованы в R-пакете *Biomod v.2.0* [Thuiller et al., 2009].

Прогностическая эффективность каждой модели оценена путём многократной разбивки выборок ТН на две части: модели были откалиброваны с использованием 80% ТН, а оценка точности проведена с использованием оставшихся 20% ТН. Эта процедура повторялась десять раз. Поскольку все модели требовали точки присутствия (ТН) и псевдо-отсутствия (ПО), поэтому для каждой реализации были сгенерированы 1000 случайных точек. При построении этих iSDM равные веса были присвоены ТН и ПО. Оценка пригодности индивидуальных моделей проводилась с помощью индекса Бойса [Petrosyan et al., 2019, 2020].

Построение ансамблевых моделей (eSDM) в условиях текущего климата и его изменения

Для создания ансамблевой модели (eSDM) мы использовали подход ансамблевого прогноза с использованием семи индивидуальных iSDM. Ансамблевые модели были созданы для трёх групп усреднённых моделей изменения климата (Hsens, Msens, Lsens) и каждого из 4 сценариев (SSPx-y), чтобы получить центральную тенденцию изменения ареала вида в период 2021–2100 гг. с шагом 20 лет. При создании ансамблевых моделей мы исключали те прогнозные индивидуальные модели (iSDM), у которых оценка качества модели была низкой, т. е. $TSS \leq 0.8$ [Bellard et al., 2013; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023a]. Существует ряд способов объединения нескольких моделей iSDM. В нашей работе используется два релевантных варианта объединения в ансамбль – усреднение по комитету (committee averaging – CA) и взвешенное среднее (weighted mean – WM). Если при создании ансамблевой модели в пакете *Biomod2* выбрана опция CA, то вероятности модели пригодности сначала преобразуются в бинарные карты качественные/некачественные, используя порог, определяемый max TSS [Petrosyan et al., 2023a]. Далее оценка ансамбля определяется средним значением

бинарных прогнозов. Если прогноз близок к 0 или 1, то все модели согласованно прогнозируют 0 или 1, соответственно. Если прогноз составляет около 0.5, то половина моделей предсказывает 1, а другая половина 0. Интересной особенностью меры CA является то, что она даёт как прогноз, так и меру неопределённости. Если в Biomod2 выбрана опция WM, тогда пакет возвращает средневзвешенные (точнее, взвешенную сумму) значения оценок вероятности пригодности каждого локалитета ансамблевой модели, т. е. чем лучше модель, тем большее значение она имеет в ансамбле. Поскольку заранее не известно, какой способ объединения iSDM при построении eSDM лучше, мы сначала строили модели двух типов eSDM (CA) и eSDM (WM). Затем для получения результирующей eSDM мы оценивали качество модели каждого из типов объединения iSDM, используя метрики KAPPA, TSS, AUC, и выбирали лучший вариант.

Эти процедуры привели к созданию одной карты eSDM в условиях текущего климата и 48 eSDM карт для каждого вида в условиях будущих изменений климата (поскольку мы использовали три группы моделей глобального изменения климата, 4 сценария и 4 периода динамики). Для окончательной проверки качества eSDM моделей использовали индекс Бойса (Bind) [Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006]. У индекса Бойса отсутствуют некоторые недостатки, имеющиеся у индекса AUC [Lobo et al., 2008]. Метрики KAPPA и TSS не имеют таких ограничений, как AUC, однако для их оценки необходима случайная генерация точек ПО, что уменьшает точность этих метрик. Преимущество Bind по сравнению с AUC, KAPPA и TSS заключается в том, что для его расчёта необходимы данные только о ТН, поэтому он оценивает качество моделей более корректно. Преимущества использования этого индекса были показаны в предыдущих исследованиях [Hirzel et al., 2006; Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2023a, 2023b]. Мы рассчитали Bind для каждого из 10 запусков eSDM, а затем усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки качества моделей.

Оценка динамики ареалов видов при реализации различных моделей и альтернативных сценариях изменения климата

Оценка динамики ареала вида при реализации конкретной модели и сценария изменения климата для конкретного периода времени производилась на основе сравнения бинарной eSDM в условиях текущего климата (2020 г.) с бинарной eSDM, полученной для конкретного периода (2040, ..., 2100 гг.) с использованием трёх индексов – приобретения (Gain), потери (Loss), изменения (Change). Индекс Gain оценивает процент приобретения местообитаний, которые не использовались в условиях текущего климата. Индекс Loss характеризует процент потери местообитаний в условиях нового климата. Индекс Change по величине равен разнице Gain – Loss и характеризует процент изменения ареала в условиях нового климата. Эти оценки производились с помощью специальной функции RangeChange пакета Biomod2. Сравнительный анализ индексов Gain, Loss, Change для различных типов моделей (Hsens, Msens, Lsens), сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) (SSPx-y) и периодов времени (2040, 2060, 2080, 2100) проводили с помощью трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Эти 4 сценария (SSPx-y) характеризуются разным уровнем увеличения солнечной радиации 2.6 Вт/м², 4.5 Вт/м², 7.0 Вт/м² и 8.5 Вт/м², соответственно, при глобальном потеплении климата.

БЛОК 2. Модель оценки экономического ущерба

Хотя картофель повреждают свыше 60 видов вредителей, однако среди них наиболее вредоносными и распространёнными являются – колорадский жук, золотистая картофельная нематода (*Globodera rostochiensis*) и картофельная моль [Анисимов и др., 2009; Приданников и др., 2022]. Остальные вредители многоядны и имеют сравнительно ограниченное распространение, но в годы, благоприятные для их развития, также могут вызывать значительные потери урожая картофеля. Эко-

номические потери, вызванные *L. decemlineata* ($i=1$) и *P. operculella* ($i=2$) определяются с помощью следующей общей модели:

$$D = \sum_{i=1}^2 \left(\sum_{j=1}^3 A_{ij} + \sum_{j=1}^3 B_{ij} + \sum_{j=1}^3 C_j \right),$$

где D – общий годовой экономический ущерб от двух вредителей; A_{ij} – годовые экономические затраты на пестициды для j -й культуры ($j = 1$ – картофель, $j = 2$ – баклажан, $j = 3$ – томат) против i -го вида вредителя; B_{ij} – годовые экономические затраты на выполнение защитных мероприятий для j -й культуры для i -го вида вредителя, C_j – годовой экономический ущерб, связанный с потерями урожайности i -й культуры.

Для определения A_{ij} использовалась следующая формула

$$A_{ij} = S_{ij} \times Z_{ij},$$

где S_{ij} – общая площадь (га) обработки пестицидами для j -й культуры от i -го вида вредителя; Z_{ij} – удельная затрата на обработку пестицидами (руб./га). Справочная информация по затратам обработки пестицидами были получены из обзорных публикаций [Говоров и др., 2015; Захаренко, 2021]. Общая площадь возделывания различных культур в России получена из Федеральной службы государственной статистики [Росстат..., 2023a].

Годовые экономические затраты на выполнение защитных мероприятий для j -й культуры для i -го вида вредителя определяется по формуле

$$B_{ij} = S_{ij} \times (Y_{ij} + G_{ij} + R_{ij} + M_{ij} + P_{ij}),$$

где S_{ij} – площадь проводимых защитных мероприятий для j -й культуры для i -го вида вредителя; Y_{ij} – затраты средств на оплату труда обслуживающего персонала, руб./ед. наработки (на 1 га) для j -й культуры для i -го вида вредителя; G_{ij} – затраты средств на горюче-смазочные материалы работающей техники (руб./га) для j -й культуры для i -го вида вредителя; R_{ij} – затраты средств на ремонт и техническое обслуживание (руб./га) для j -й культуры для i -го вида вредителя; M_{ij} – затраты средств на амортизацию (руб./га) техники для j -й культуры для i -го вида вредителя; P_{ij} – прочие прямые затраты средств на основные и вспомогательные материалы (руб./га) для

j -й культуры для i -го вида вредителя. Нормативные показатели издержек представлены в работе [Захаренко, 2021].

Годовой экономический ущерб, связанный с потерями урожайности i -й культуры определяется по формуле:

$$C_j = S_j \times K_j \times L_j \times N_j,$$

где S_j – площадь возделывания j -й культуры (га), K_j – урожайность культуры j (ц/га), L_j – потери урожая j -й культуры от вредителей при проведении защитных мероприятий (%), N_j – цены производителей сельскохозяйственной продукции j . Площади возделывания, урожайность, потери урожайности и средние цены были получены из Федеральной службы государственной статистики и литературы [Пуздря, Исаева, 2023; Росстат..., 2023b].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Разреживание предикторных переменных для построения индивидуальных моделей

После выполнения процедуры разреживания и случайного отбора точек присутствия (ТН) для моделирования был проведён анализ характера распределения ТН (см. методику, шаг 2) с помощью среднего индекса ближайшего соседа (ANNI). Для каждого вида были отобраны подвыборки, которые различались по количеству ТН (n) и минимальными расстояниями между ними (Dpt). Для всех подвыборок индекс ANNI примерно равен 1, т. е. имелось случайное распределение. Индексы ANNI для ТН *L. decemlineata* в нативной и инвазионной частях ареала равны: ANNI=0.99 ($z=0.06$; $P=0.94$, $n=39$, $Dpt=144$ км для нативной части ареала в Северной Америке); ANNI=0.9 ($z=1.69$; $P=0.09$, $n=110$, $Dpt=175$ км для инвазионной части ареала в Северной Америке); ANNI= 0.92 ($z=0.96$; $P=0.33$, $n=38$, $Dpt=313$ км для инвазионной части ареала в России (рис. 1). Индексы ANNI для ТН *P. operculella* в нативной и инвазионной частях ареала равны: ANNI=0.89 ($z=1.37$; $P=0.17$, $n=29$, $Dpt=172$ км для нативной части ареала в Южной Америке); ANNI=0.86 ($z=1.6$; $P=0.11$, $n=38$, $Dpt=190$ км для инвазионной части ареала в Северной Америке); ANNI=

0.76 ($z=1.17$; $P=0.08$, $n=15$, $D_{pt}=204$ км для инвазионной части ареала в России (рис. 1). Отобранные таким образом два сокращённых набора ТН (DS_{Ld} , DS_{Po}) включали данные о местах находок *L. decemlineata* и *P. operculella* в нативной и инвазионной частях их ареала и содержали 187 и 82 ТН, соответственно. Сокращённые наборы ТН, включённые в DS_{Ld} , DS_{Po} , DS_{Nv} , составляли 3.5% и 10% от полного набора точек 5309 и 813, соответственно. Размещение отобранных ТН для двух видов представлено на карте (рис. 1).

Диаграммы PCA анализа точек находок (DS_{Ld} , DS_{Po}) и фоновых точек из области обучения с использованием предикторных переменных Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19 представлены в экологическом пространстве, которое задано первыми двумя осями PCA (рис. 2).

Из рисунка видно, что большая ось эллипсоида (рис. 2 В) приблизительно параллельна к Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм) (рис. 2 А, Б) и меньшая – Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C) (рис. 2 А, Б). По этой причине первые две предикторные переменные для двух видов выбраны Bio_19 и Bio_05. Эти переменные на рисунке 2 В выделены синим цветом. В набор предикторных переменных для видов также были включены Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_02 (средняя суточная амплитуда температуры, °C), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм). Для выбранных переменных все парные ранговые коэффициенты корреляции Спирмана меньше 0.72 по

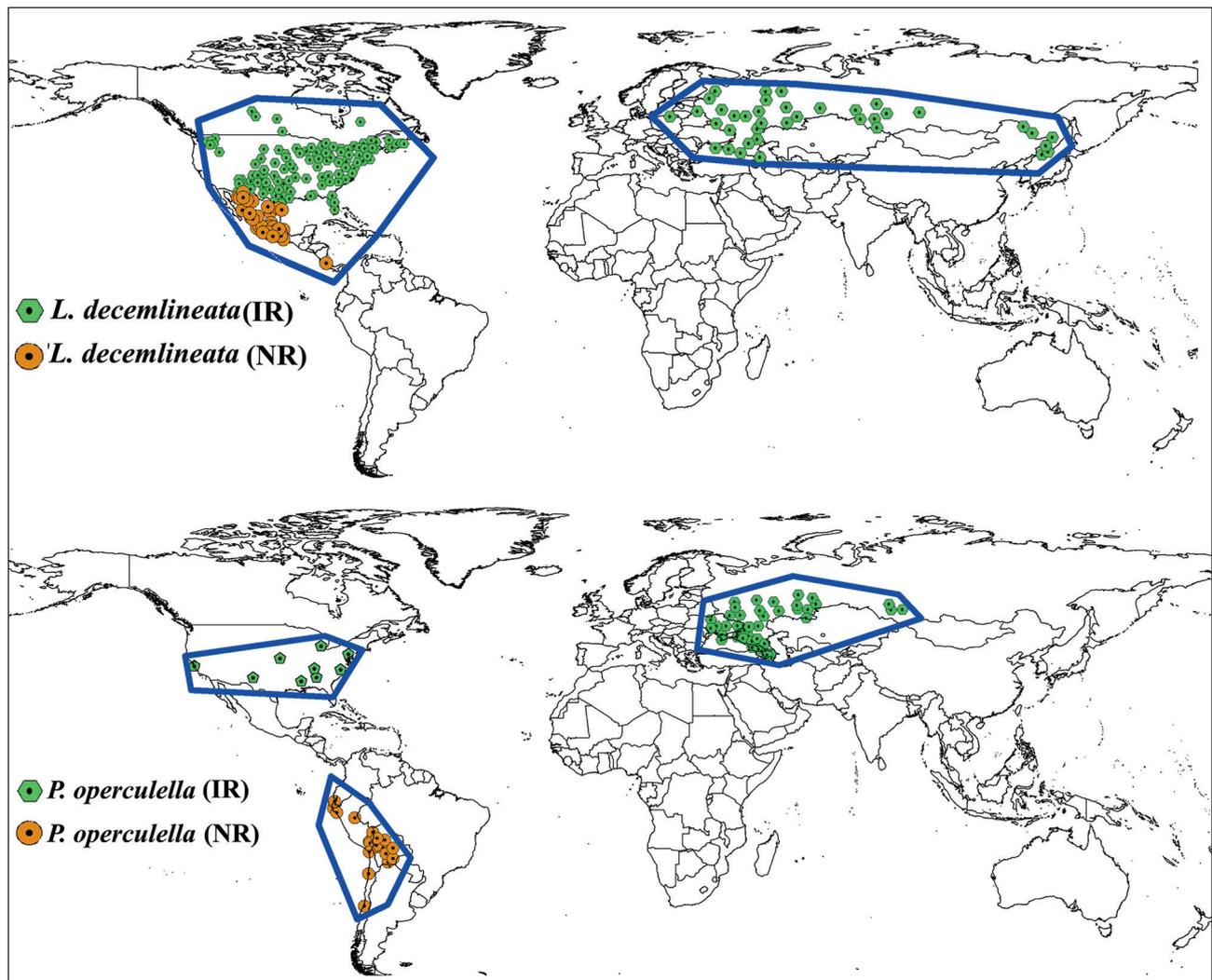


Рис. 1. Точки находок насекомых (*L. decemlineata*, *P. operculella*), использованные для создания SDM с указанием областей обучения моделей. Синие линии – области обучения моделей SDM, NR и IR – нативная и инвазионная части ареала, соответственно.

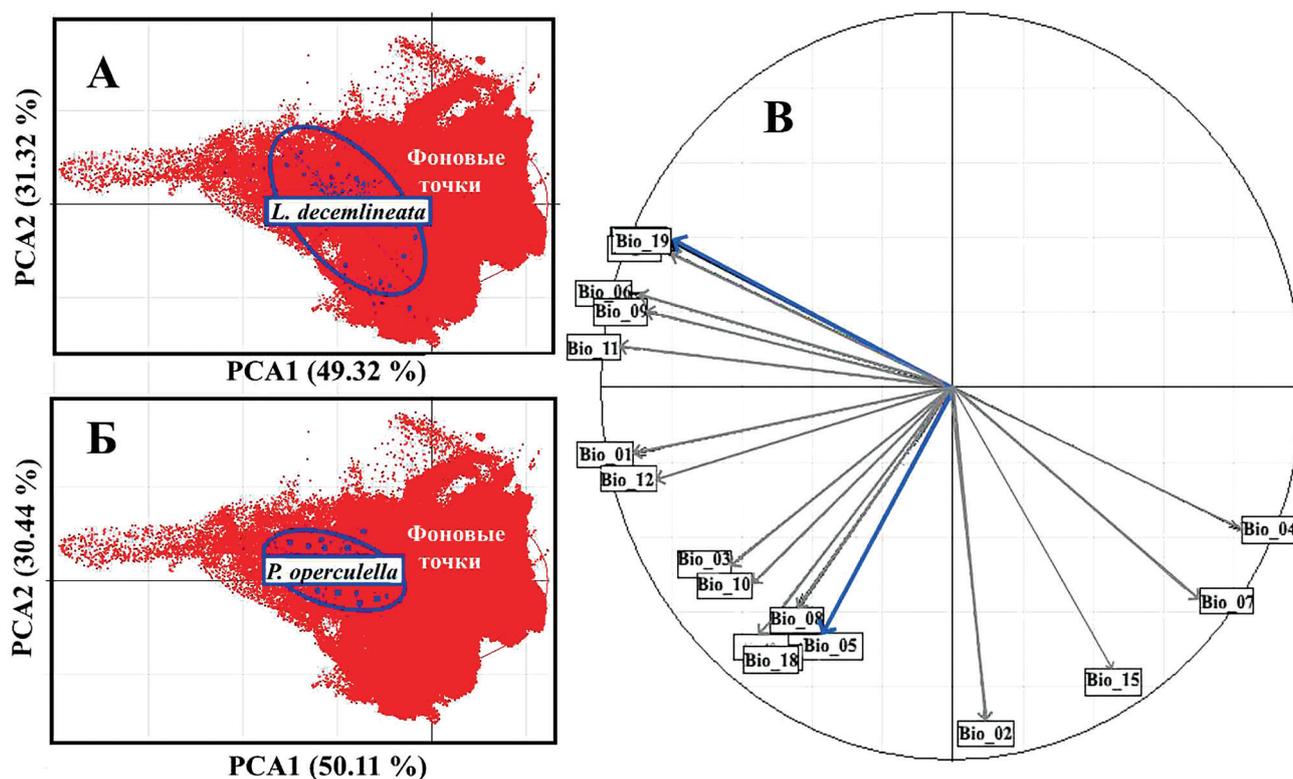


Рис. 2. Распределение точек находок (ТН) *L. decemlineata* и *P. operculella* в экологическом пространстве, определяемом первыми двумя осями PCA (А, Б) и корреляционным кругом (В) выбранных биоклиматических переменных. На А, Б: красным указаны фоновые точки, синим – ТН. На В: синим выделены переменные, отобранные для построения моделей.

абсолютному значению и коэффициенты VIF для переменных меньше 5.

Определение оптимальных параметров индивидуальных моделей

Оптимальные параметры для построения семи индивидуальных моделей (iSDM), определялись с помощью пакета Biomod2 (таблица 1). Из таблицы видно, что для построения GLM моделей для обоих видов используются полиномиальные (**type** = 'polynomial') модели. Однако они различаются степенями полиномов, а именно: при построении GLM для *L. decemlineata* допускаются полиномы третьей степени без взаимодействия переменных, а для *P. operculella* допускаются полиномы первого порядка.

При построении модели GAM для *L. decemlineata* и *P. operculella* процесс сглаживания не контролируется, т. е. **select** = False, но они отличаются по параметру **k**. Этот параметр **k** – размерность базиса, используемого для представления сглаженного члена.

При построении GBM для *L. decemlineata* требуется большее количество «деревьев –

n.trees» 2000 (в том числе и итераций), чем для *P. operculella* (1250). Для *L. decemlineata* также требуется больше количество узлов (9) чем для «деревьев» *P. operculella* (8). Тот факт, что GBM для *L. decemlineata* обучаются медленнее, чем для *P. operculella*, виден из значений параметра **shrinkage**, который для *L. decemlineata* равен 0.001, а для *P. operculella* **shrinkage** = 0.05. Другими словами, GBM для *P. operculella* обучается быстрее и менее сложная модель, чем для *L. decemlineata*.

Из оптимальных параметров моделей FDA следует, что степени взаимодействия предикторных переменных, которые определяются параметром **degree**, для этих моделей различаются: *L. decemlineata* – **degree**=2, *P. operculella* – **degree**=1. Если **degree**=1, то взаимодействие переменных не допускается. Параметр **nprune** – это максимальное количество членов в сокращённой модели, т. е. указывает на количество кусочно-линейных (шарнирных) функций, необходимых для построения модели. Этот параметр используется для установки верхнего предела на размер модели и сокращения времени поис-

ка. Этот параметр указывает, что для *L. decemlineata* используется большее количество кусочно-линейных функций (11), чем для *P. operculella*.

Оптимальные параметры модели «случайного леса» (RF) для видов различаются только по параметру **mtry**. Параметр **mtry** – количество переменных, случайно выбранных в качестве кандидатов предикторов при каждом разбиении, для *L. decemlineata* составляет 4, а для *P. operculella* принимает значения 2. Здесь можно заметить, что если значение **mtry** для *P. operculella* не сильно отличается от значения по умолчанию, то для *L. decemlineata* этот параметр существенно отличается от значения по умолчанию.

Модели, построенные с помощью искусственных нейронных сетей (ANN) для двух видов, различаются как по количеству нейронов в скрытом слое, так и по величине весов

ослабления (**weight_decay**). Количество нейронов в скрытом слое для *L. decemlineata* равно 6, а *P. operculella* – 8. Веса ослабления для *L. decemlineata* также отличаются от аналогичного параметра для *P. operculella* (табл. 1).

Оценки оптимальных параметров моделей MaxEnt наглядно показывают, что параметр регуляризации RM существенно отличается от значения по умолчанию 1. Значения RM MaxEnt моделей для видов не отличаются RM=3, однако набор классов функций преобразований, используемый для построения моделей SDM, существенно различается (табл. 1). Если для моделей *L. decemlineata* используются два типа преобразований (**Linear, Quadratic**), то для *P. operculella* используется полный набор функций преобразований, доступных в MaxEnt (**Linear, Quadratic, Product, Threshold, Hinge**).

Таблица 1. Оптимальные параметры индивидуальных моделей, определённые с помощью функции тонкой настройки параметров `Biomod2.tuning*` с использованием предикторных переменных `Bio_01, Bio_02, Bio_05, Bio_12, Bio_19**`

Название iSDM	Оптимальные параметры
<i>L. decemlineata</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 0; myFormula = <i>L. decemlineata</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + I(Bio_01^3) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + I(Bio_02^3) + Bio_05 + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + Bio_12 + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + I(Bio_19^3)
GAM	type = 's_smoother', k = -1, select = FALSE
GBM	n.trees = 2000; interaction.depth = 9; shrinkage = 0.001; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 2; nprune = 11
RF	ntree = 500; mtry = 4, nodesize = 5, maxnodes = NULL
ANN	size = 6; weight decay = 0.05
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = FALSE, RM = 3
<i>P. operculella</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 0; myFormula = <i>P. operculella</i> ~ Bio_01 + Bio_02 + Bio_12 + Bio_01×Bio_02 + Bio_01×Bio_05 + Bio_01×Bio_12 + Bio_01×Bio_19 + Bio_02×Bio_05 + Bio_02×Bio_12 + Bio_05×Bio_12 + Bio_05×Bio_19
GAM	type = 's_smoother', k = 3, select = FALSE
GBM	n.trees = 1250; interaction.depth = 8; shrinkage = 0.05; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 1; nprune = 4
RF	ntree = 500; mtry = 2; nodesize = 5; maxnodes = NULL
ANN	size = 8; weight decay = 0.1
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = TRUE; Threshold = TRUE; Hinge = TRUE, RM = 3

*Оценка качества индивидуальных и ансамблевых моделей с оптимальными параметрами приведена в специальном разделе (см. ниже); ** Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_02 (средняя суточная амплитуда температуры, °C), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм).

Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных и ансамблевых моделей

Столбиковые диаграммы важности переменных, построенных на основе десяти реализаций для двух видов представлены на рисунке 3. Из рис. 3 видно, что для индивидуальных моделей iSDM обоих видов наиболее важной переменной ($VarI_1$) является Bio_01 (средняя годовая температура, °C): в iSDM для *L. decemlineata* и *P. operculella* значения важности составляют $VarI_1 = 0.88 \pm 0.09$ и $VarI_1 = 0.73 \pm 0.09$, соответственно. Второй важной переменной для моделей iSDM обоих видов является переменная Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца

года, °C) ($VarI_5$): для *L. decemlineata* – $VarI_5 = 0.34 \pm 0.1$ и для *P. operculella* – $VarI_5 = 0.52 \pm 0.2$. Третьей важной переменной для iSDM обоих видов является Bio_12 (годовая сумма осадков, мм) ($VarI_{12}$). Причём в iSDM для обоих видов средние значения относительной важности переменной Bio_12 не различаются *L. decemlineata* – $VarI_{12} = 0.28 \pm 0.09$ и *P. operculella* – $VarI_{12} = 0.28 \pm 0.2$. Для ансамблевых (результатирующих) моделей eSDM первой важной переменной является Bio_01, мера важности этой переменной составляет *P. operculella* – $VarI_1 = 0.81 \pm 0.09$ и *L. Decemlineata* – $VarI_1 = 0.75 \pm 0.14$. Вторая важная переменная для ансамблевых моделей различается (рис. 3).

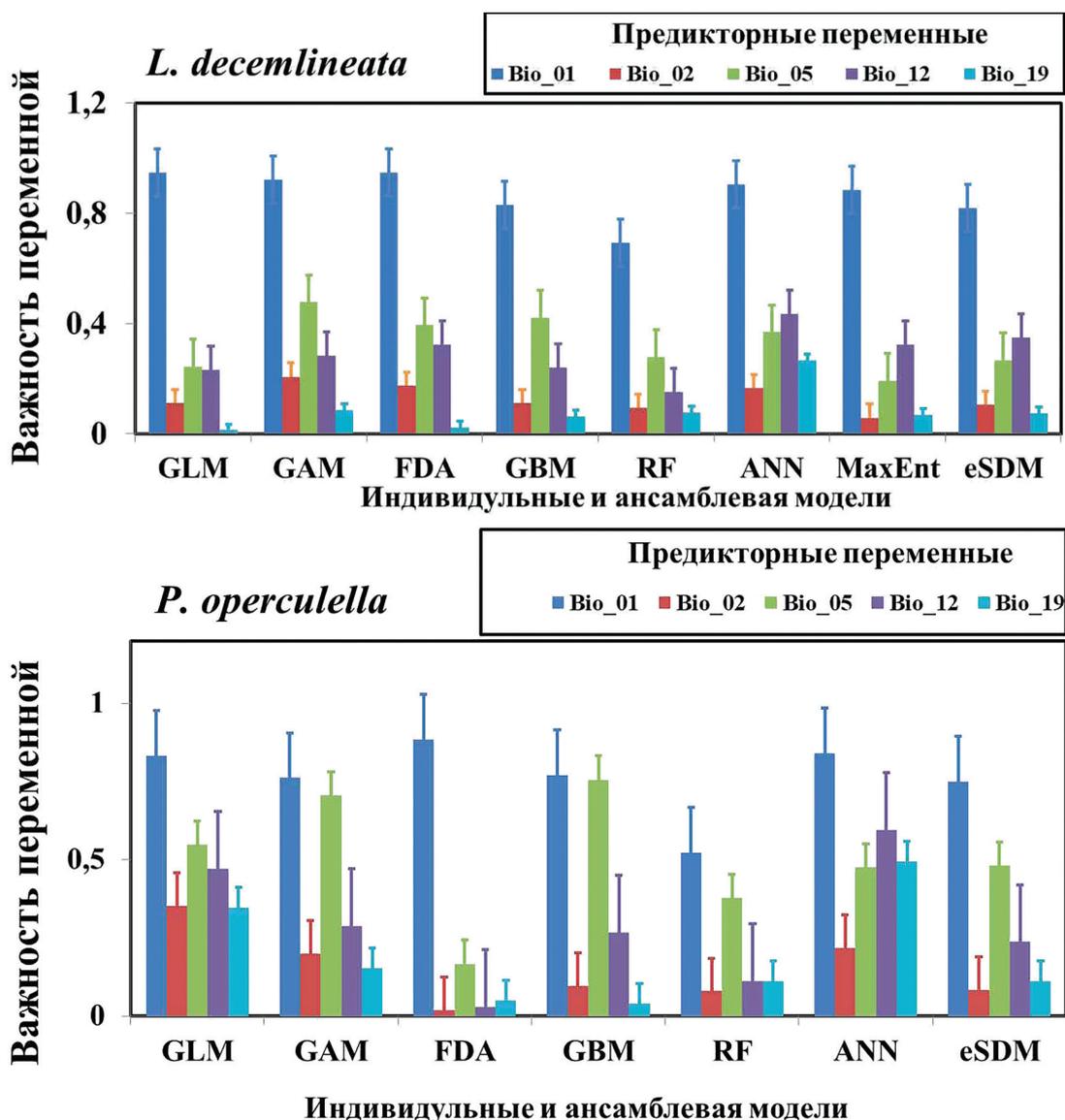


Рис. 3. Относительная важность переменных в созданных индивидуальных (iSDM) и ансамблевых (eSDM) моделях; описание переменных Bio_01, Bio_02, Bio_05, Bio_12, Bio_19 представлено в табл. 1.

Если для eSDM *L. decemlineata* второй важной переменной является Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), то для eSDM *P. operculella* второй важной переменной является Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), как для индивидуальных моделей iSDM этого вида (рис. 3). Из этого можно утверждать, что для *P. operculella* максимальная температура самого тёплого месяца года, важнее годовой суммы осадков.

Хотя мы приводим сравнительный анализ относительной важности различных переменных в ансамблевых моделях, тем не менее, из рис. 3 видно, что мера важности переменных существенно больше нуля, т. е. для построения адекватных моделей распространения видов рекомендуется использовать весь набор выбранных переменных.

Сравнительный анализ ниш видов

Биоклиматические ниши видов представлены зонами толерантности видов к абиотическим факторам окружающей среды (рис. 4). Толерантность видов к каждой предикторной переменной была оценена с использованием полного набора ТН из нативной и инвазивной частей ареала. Центроиды ниш *L. decemlineata* и *P. operculella* по среднегодовой температуре существенно отличаются друг от друга ($t=23.6$, $P \ll 0.01$). Среднегодовая температура (Bio_01) для *L. decemlineata* и *P. operculella* составляет 9.3 ± 4.0 °C и 21.3 ± 3.3 °C, соответственно. Сдвиг центроида ниш по средней суточной амплитуде температуры (Bio_02) для видов *L. decemlineata* и *P. operculella* составляет 11.4 ± 2.8 °C и 13.9 ± 2.7 °C, соответственно ($t=6.7$; $P \ll 0.01$). Существенный сдвиг центроидов ниш *L. decemlineata* (28.6 ± 4.4) и *P. operculella* (34.4 ± 3.1) также выполняется для максимальной температуры самого тёплого месяца (Bio_05) года ($t=10.8$, $P \ll 0.01$). Данные реализованных ниш видов показывают, что также существует различие между суммарными осадками (Bio_12) ($t = 4.22$, $P \ll 0.01$). Однако местообитания не различаются суммарными осадками в самой холодной четверти года (Bio_19) ($t = -0.27$, $P = 0.79$). Хотя графики кривых отклика для пяти переменных в моделях GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN и MaxEnt были

построены на основе сокращённого набора ТН, они правильно определяют зоны толерантности видов к факторам среды. Из проведённых оценок реализованных экологических ниш видов следует, что местообитания *P. operculella* характеризуются более тёплым и влажным климатом, чем *L. decemlineata*.

Оценка качества индивидуальных и ансамблевых моделей, построенных с помощью различных стратегий объединения индивидуальных моделей

Оценка качества индивидуальных моделей и ансамблевых моделей, выполненная с помощью трёх метрик TSS, AUC, KAPPA, представлена на рис. 5. Проведённые оценки показывают, что качество индивидуальных iSDM для *L. decemlineata* в терминах метрик TSS, AUC и KAPPA принимают достаточно высокие значения: TSS варьирует от 0.87 до 0.93, AUC – от 0.95 до 0.98, KAPPA – от 0.71 до 0.83. Если принимать во внимание существующие пороговые значения для «хороших» (TSS=0.6–0.8, AUC=0.8–0.9, KAPPA=0.4–0.75) и «отличных» (TSS=0.8–1.0, AUC=0.9–1.0, KAPPA>0.75) iSDM [Allouche et al., 2006; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023a], то можно утверждать, что модели iSDM по TSS и AUC относятся к «отличным» моделям, а по KAPPA две модели относятся к «отличным» и пять к «хорошим» моделям. Созданные ансамблевые модели по двум стратегиям объединения (eSDM (WM) и eSDM (CA)) также относятся к «хорошим» и «отличным» моделям. Однако WM-стратегия объединения iSDM показала лучшие результаты в терминах трёх метрик. При стратегии объединения WM все показатели качества моделей соответствовали «отличным» моделям. Поэтому стратегия объединения WM была выбрана для построения результирующих ансамблевых моделей. Для этой стратегии объединения метрики качества моделей равны: TSS=0.97, AUC=0.998, KAPPA=0.8.

Оценки метрик iSDM показывают, что качество индивидуальных моделей для *P. operculella* в терминах метрик TSS, AUC и KAPPA также принимают достаточно высокие значения: TSS варьирует от 0.90 до 0.96, AUC – от 0.96 до 0.99, KAPPA – от 0.72 до 0.89. Можно утверждать,

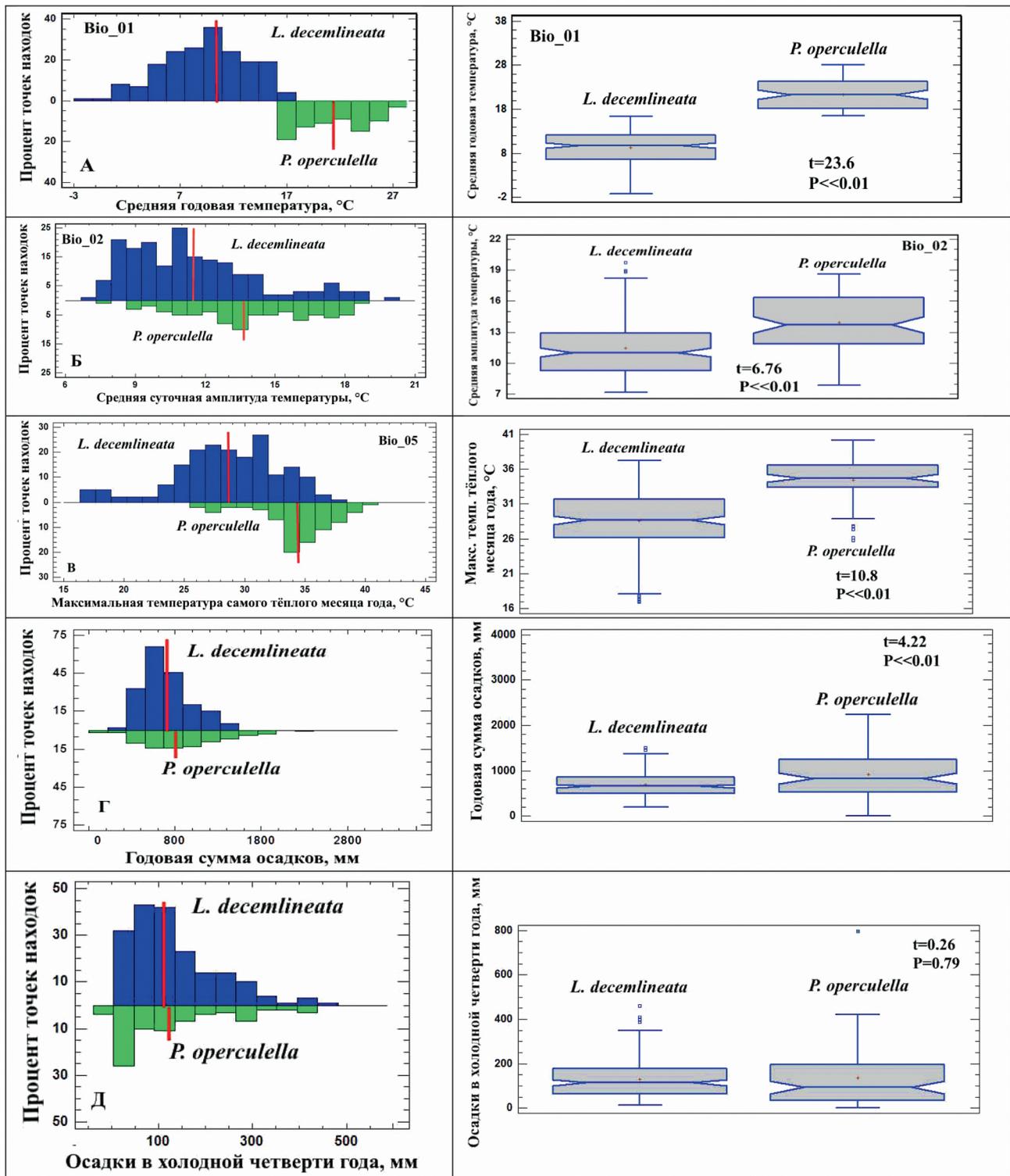


Рис. 4. Гистограммы распределения видов вдоль градиентов окружающей среды; описание переменных Bio_01, Bio_02, Bio_05, Bio_12, Bio_19 представлено в табл. 1.

что модели iSDM по TSS и AUC относятся к «отличным» моделям, а по KAPPA две модели относятся к «отличным» и пять к «хорошим» моделям. Для *P. operculella* созданные ансамблевые модели по двум стратегиям объединения eSDM (WM) и eSDM (CA) относятся к «отличным» моделям. Для этого вида также WM-стратегия объединения iSDM показала

лучшие результаты в терминах трёх метрик. При WM-стратегии объединения метрики качества моделей равны: TSS=0.99, AUC=0.999, KAPPA=0.84, а для CA-стратегии объединения – TSS=0.985, AUC=0.998, KAPPA=0.80. Поэтому стратегия объединения WM была выбрана для построения результирующих ансамблевых моделей.

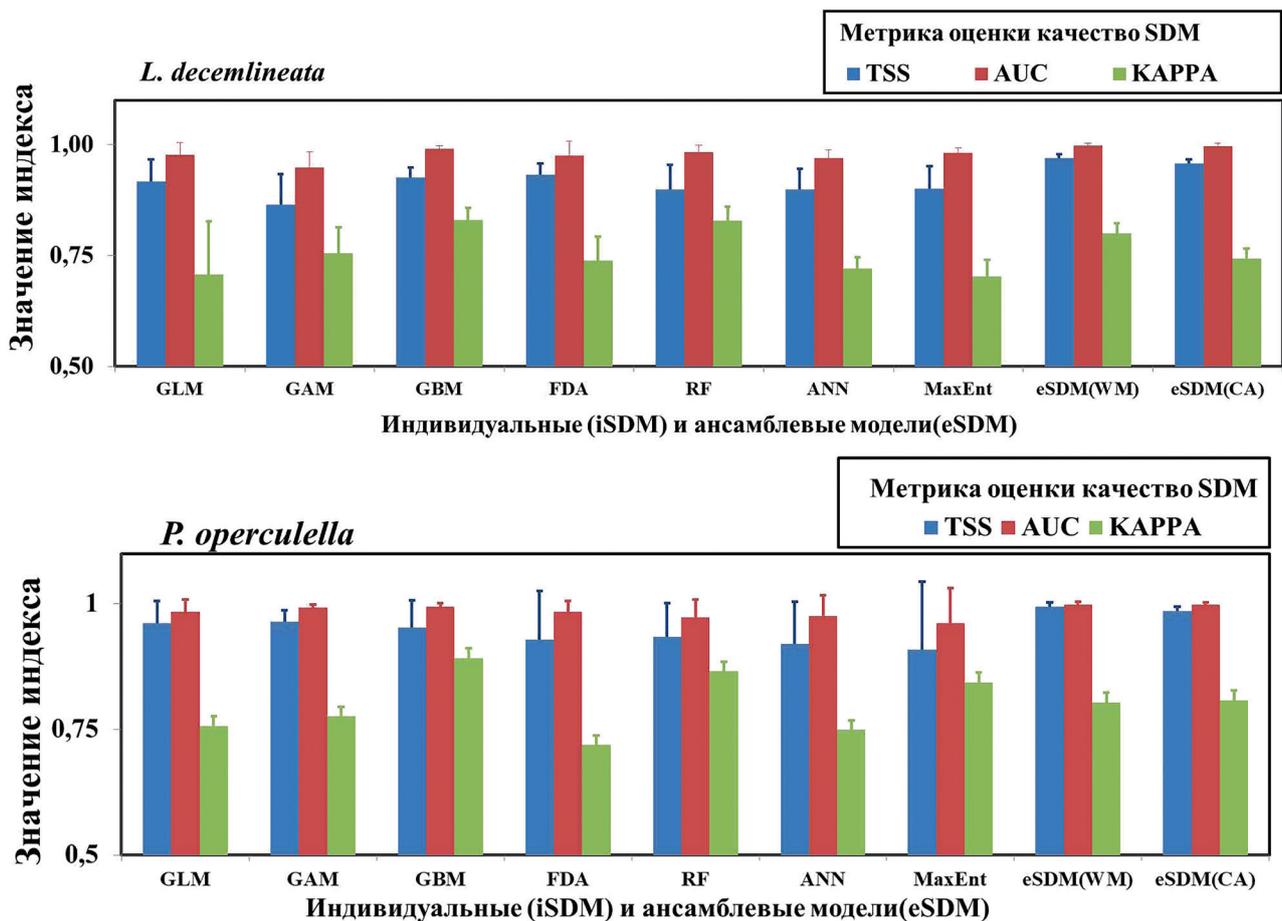


Рис. 5. Столбиковые диаграммы оценок качества индивидуальных и ансамблевых моделей по трём метрикам: AUC, TSS, KAPPA.

Для надёжности проецирования моделей, построенных в условиях текущего климата в новые климатические условия, проводили дополнительную проверку качества моделей с помощью индекса Бойса (Bind) (см. методику). Мы получили приемлемые оценки индексов пригодности eSDM для видов: *L. decemlineata* ($Bind = 0.88 \pm 0.09$) и *P. operculella* ($Bind = 0.98 \pm 0.02$).

Модели потенциального пространственного распространения видов на территории России в условиях текущего климата

Карта пригодности местообитаний колорадского жука, построенная с применением ансамблевого моделирования (рис. 6 А), и её сравнение с современными известными местами обитания жука на территории России [Самые опасные..., 2018] показывает, что в настоящее время все климатически пригодные местообитания в значительной степени расположены в европейской части России и

на юге азиатской части России. Достаточно наглядно видно, что существуют ограниченные локалитеты вида на Дальнем Востоке (Приморский край и Сахалинская обл.). На карте также отмечены климатически подходящие местообитания на юге Камчатки, хотя этот вид в этом регионе пока не обнаружен.

Сравнение карты потенциального ареала картофельной моли, построенной с помощью ансамблевой модели (рис. 6 Б), с имеющимися картами ареала вида [Самые опасные..., 2018] показывает, что климатически пригодные местообитания намного шире, чем это представлено в литературе. При сравнении потенциальных ареалов этих двух видов (рис. 6 А и 6 Б) можно обнаружить, что ареал картофельной моли сдвинут на юг, по сравнению с колорадским жуком. Из рис. 6 Б видно, что высоко климатически пригодные местообитания *P. operculella* в основном расположены в южных и центральных регионах европейской части России и нескольких регионах азиатской части.

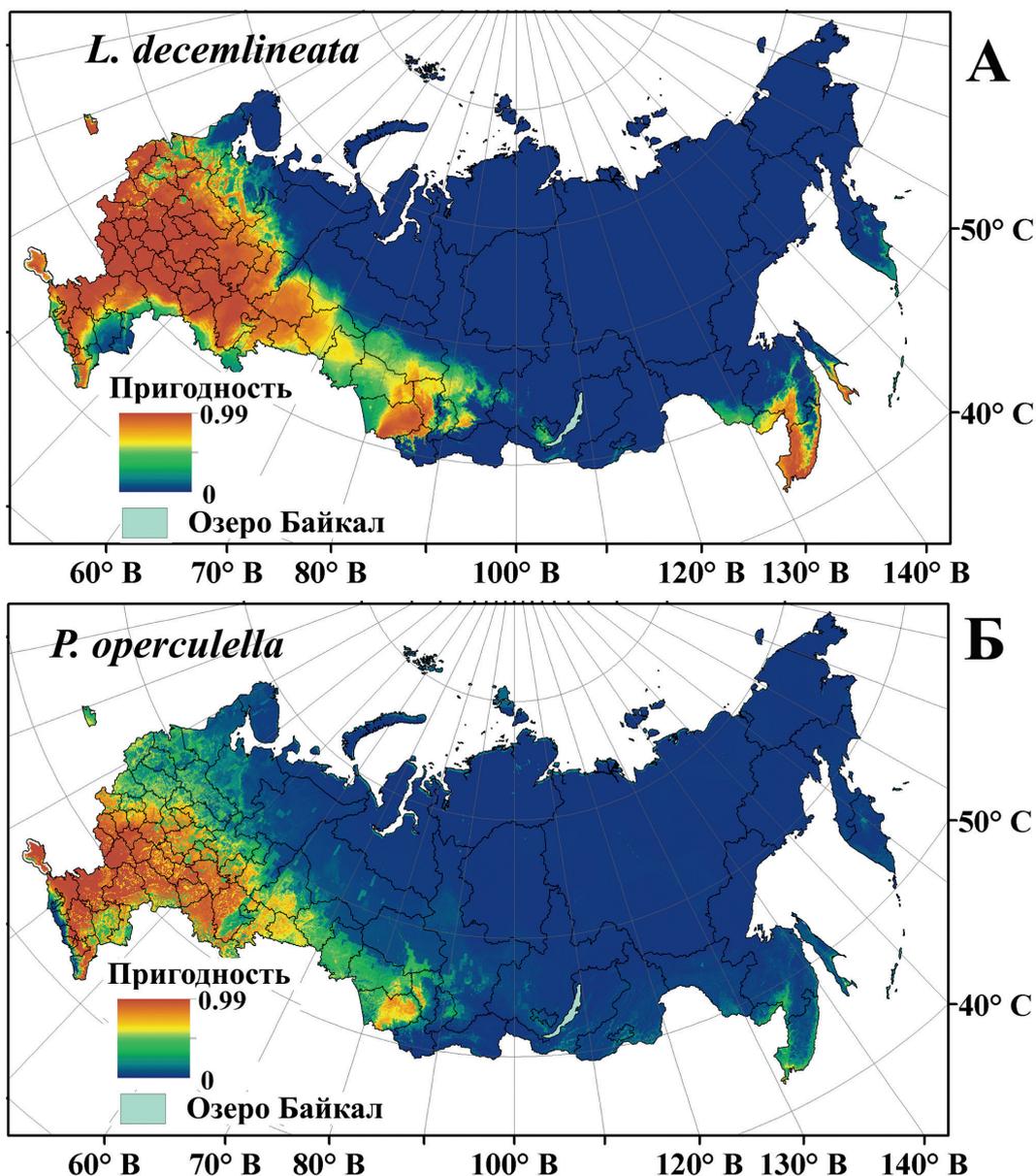


Рис. 6. Потенциальные ареалы двух видов в условиях текущего климата. Коричневая окраска указывает территорию с высокой прогнозируемой пригодностью среды обитания (пригодность ≥ 0.6), более тёмная коричневая окраска – территорию с самой высокой пригодностью среды обитания (пригодность ≥ 0.8), жёлтый цвет – умеренную пригодность среды обитания (пригодность = 0.4–0.6), зелёная окраска – низкую пригодность среды обитания (пригодность = 0.2–0.4), а светло-голубой и тёмно-синий цвет – крайне низкую пригодность среды обитания (пригодность = 0.0–0.2).

Оценки изменения ареалов видов под влиянием глобальных изменений климата

Сравнительный анализ оценок изменения (Change=Gain-Loss) пригодных местобитаний видов показывает, что значения этой метрики по времени зависит как от чувствительности моделей (Hsens, Msens, Lsens), так и от сценария (SSPx-y) изменения климата (таблица 2). Из этой таблицы следует, что модели дисперсионного анализа достаточно хорошо описывают (*L. decemlineata* – $R^2=99.6\%$; *P. operculella* – $R^2=97.2\%$) влияние

основных факторов и их взаимодействие на метрику изменения пригодных территорий. Кроме высоких показателей R^2 также не наблюдается серийная корреляция между остатками по статистике Дурбина – Ватсона ($Pdw > 0.06$).

Изменения площадей пригодных территорий *L. decemlineata* и *P. operculella* под влиянием глобального изменения климата в зависимости от чувствительности моделей (GCM – Hsens, Msens, Lsens) и сценариев (SSPx-y) во времени представлены в рис. 7.

Таблица 2. Трёхфакторный дисперсионный анализ (GLM ANOVA) изменения площади ареалов видов в зависимости от основных факторов – типа Модели (GCM), Сценариев (SSPx-y), Периода, и взаимодействия факторов

Источник	DF	<i>L. decemlineata</i>		<i>P. operculella</i>	
		F	P	F	P
Модель (GCM)	2	114	<<0.01	100	<<0.01
Сценарии (SSPx-y)	3	323	<<0.01	45	<<0.01
Период (P)	3	759	<<0.01	147	<<0.01
Модель × Период	6	12	<<0.01	2.6	<<0.01
Сценарии × Период	9	71	<<0.01	5.6	<<0.01
Модель × Сценарии	6	4.4	0.01	3.5	0.02
		R ² =99.6%, DW=1.9; Pdw=0.06		R ² =97.2%, DW=2.2; Pdw=0.3	

Примечание. DF – степень свободы, F – отношение, P – уровень значимости, R² – мера адекватности, DW – статистика Дурбина – Ватсона, Pdw – значимость серийной корреляции остатков.

Карты, показывающие пространственное распространение видов и изменения площа-

дей климатически пригодных территорий показаны на рисунках 8–13.

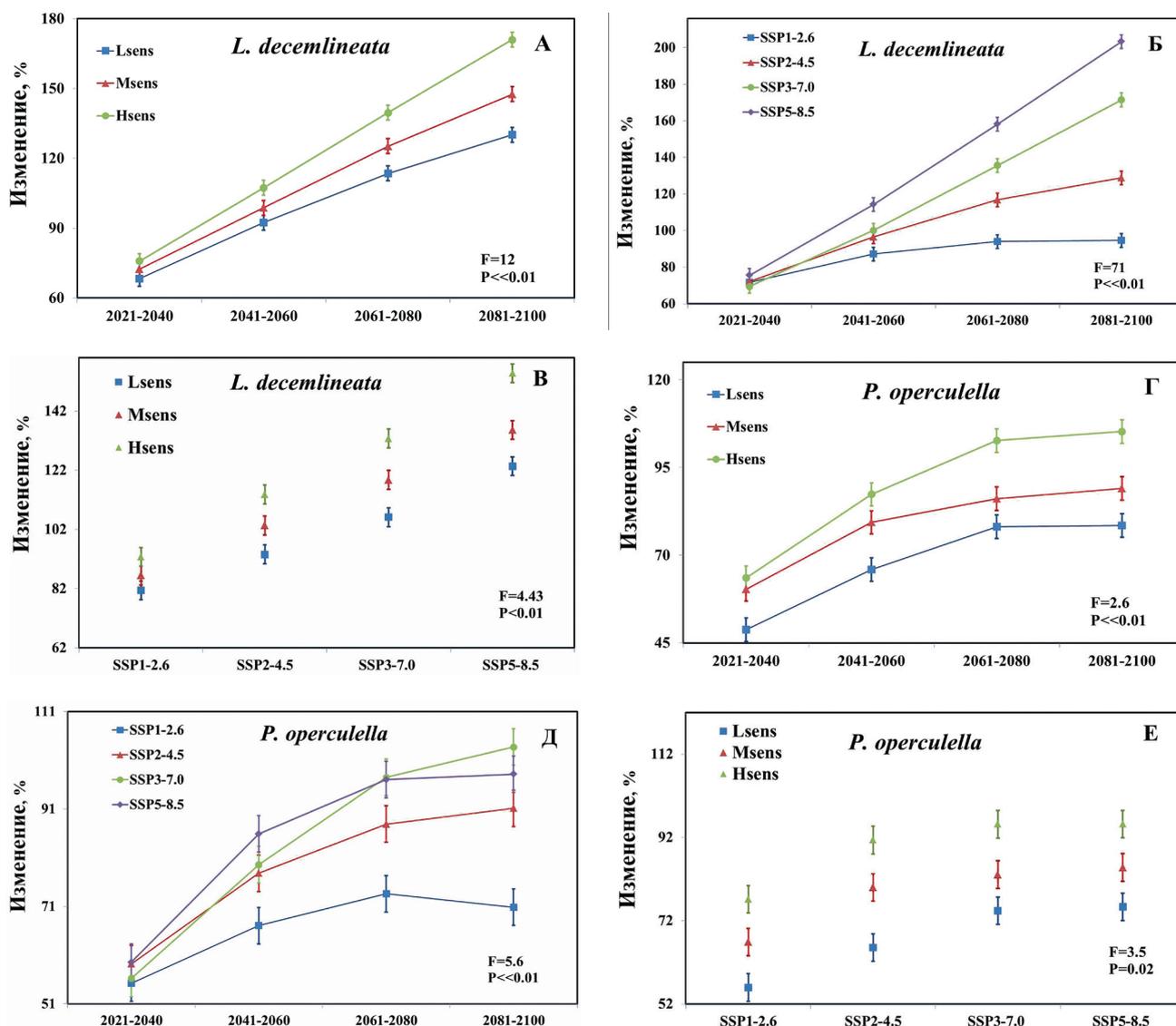


Рис. 7. Сравнительный анализ изменения площадей ареалов *L. decemlineata* и *P. operculella* в рамках трёх групп моделей и четырёх сценариев глобального изменения климата с применением трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Средние значения представлены с 95-процентными доверительными интервалами Тьюки.

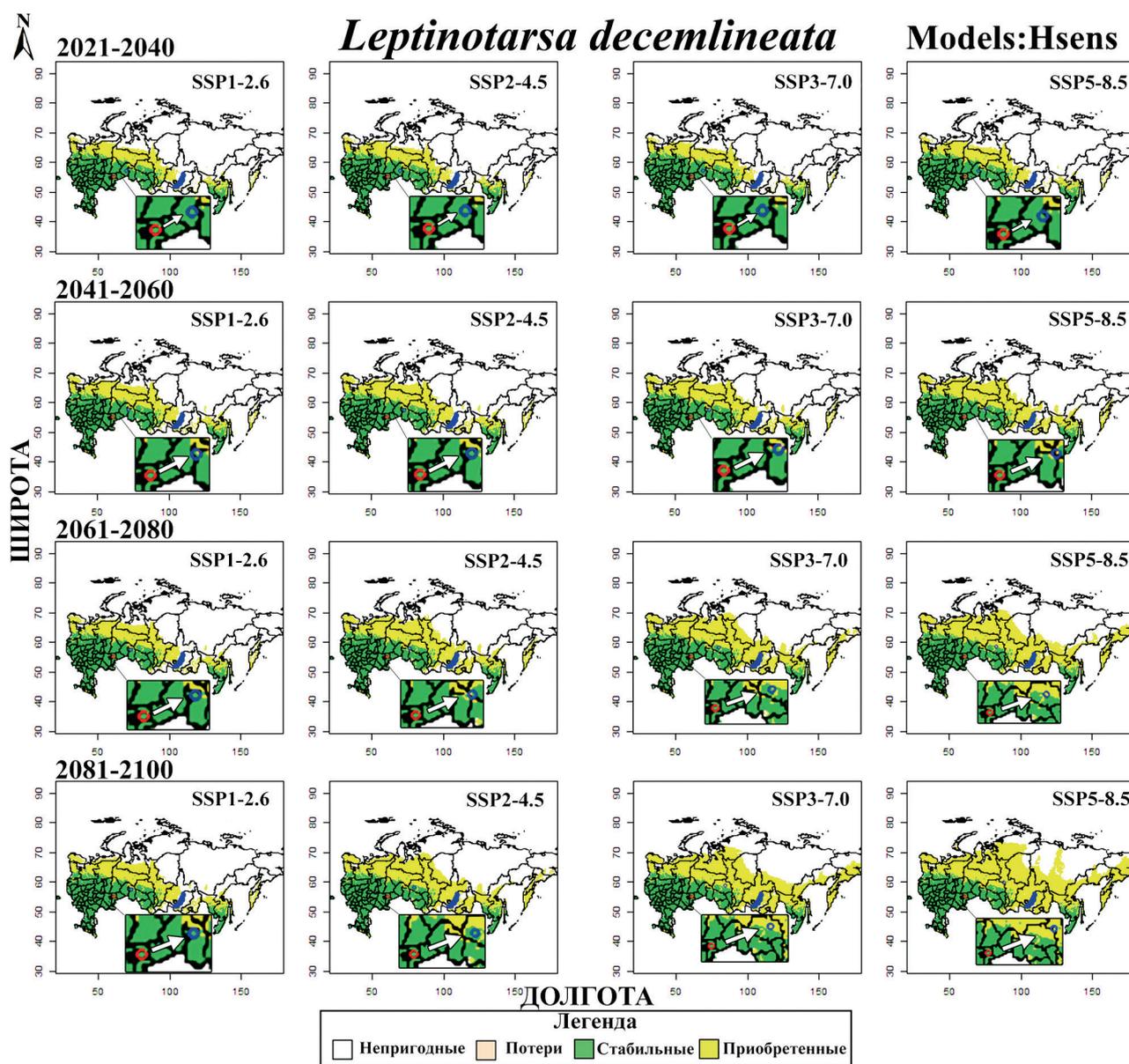


Рис. 8. Динамика изменения потенциального ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации высокочувствительных (Hsens) моделей и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Красные и синие точки показывают расположение центроидов современного ареала и при реализации сценариев изменения климата, белая стрелка указывает направление смещения центроидов.

Из рис. 7 и табл. 2 следует, что статистически значимые различия выявляются как по основным факторам (*L. decemlineata* – Модель: $F = 114$, $P \ll 0.01$, Сценарии: $F = 323$, $P \ll 0.01$; Период: $F = 759$, $P \ll 0.01$; *P. operculella* – Модель: $F = 100$, $P \ll 0.01$, Сценарии: $F = 45$, $P \ll 0.01$; Период: $F = 147$, $P \ll 0.01$), так и по взаимодействиям факторов (*L. decemlineata*: Модель \times Период: $F = 12$, $P \ll 0.01$, Сценарии \times Период: $F = 71$, $P \ll 0.01$, Модель \times Сценарии: $F = 4.4$, $P \ll 0.01$; *P. operculella* – Модель \times Период: $F = 2.6$, $P \ll 0.01$, Сценарии \times Период: $F = 5.6$, $P \ll 0.01$, Модель \times Сценарии: $F = 3.5$, $P = 0.02$).

Средние значения изменения площади ареала *L. decemlineata* по всем моделям и сценариям в России к 2100 г. составляют 149.6% (± 8.1). Для группы моделей Lsens, Msens, Hsens изменения площади ареала этого вида к 2100 г. составляют 130.1% (± 14.2), 147.6% (± 14.2) и 171.8% (± 1.6), соответственно (рис. 7А). Эти же показатели для другого вида значительно ниже. Например, средние значения изменения площади ареала *P. operculella* по всем моделям и сценариям в России к 2100 г. составляют 90.9% (± 3.1). Для группы моделей Lsens, Msens, Hsens изменения площади ареала этого вида к 2100 г. составляют 78.5%

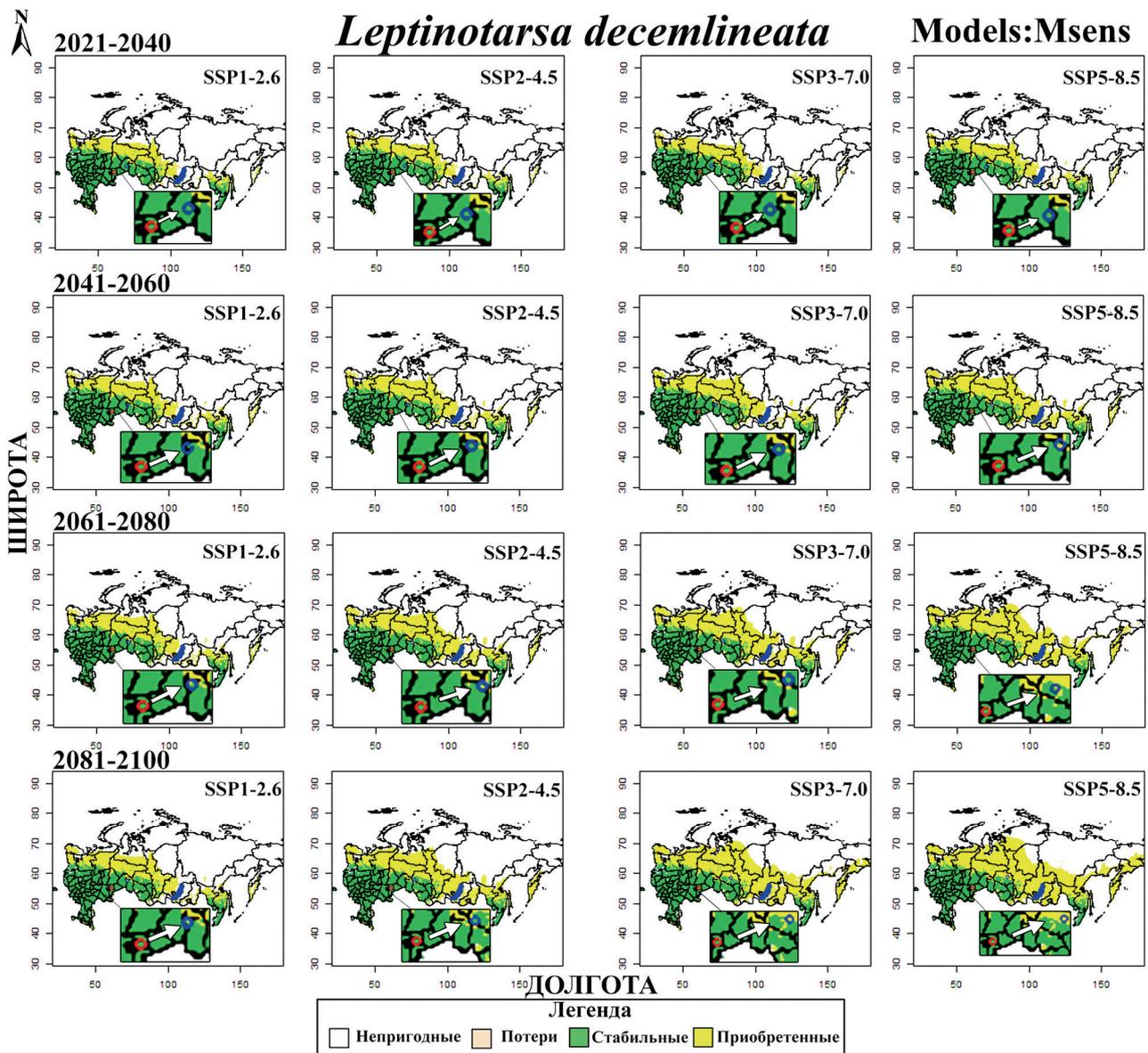


Рис. 9. Динамика изменения потенциального ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации умеренно чувствительных (Msens) моделей и сценариев SSPx-у изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

(± 5.2), 89.1% (± 5.2) и 105.3% (± 5.2), соответственно (рис. 7 Г).

Изменения площади ареалов двух видов по сценариям SSPx-у (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) показывают, что наибольшее значение достигается к 2100 г. для SSP5-8.5 (*L. decemlineata* – 203%; *P. operculella* – 98.2%), а наименьшее для SSP1-2.6 (*L. decemlineata* – 94.6%, *P. operculella* – 70.8%), то есть наиболее агрессивный сценарий изменения климата (SSP5-8.5) приводит к изменению ареалов *L. decemlineata* и *P. operculella* в 2 и 1.5 раза, соответственно, больше по сравнению с умеренным сценарием (SSP1-2.6) (рис. 7 Б, Д). Для других сценариев SSP2-4.5 и

SSP3-7.0 эти показатели занимают промежуточное положение и составляют 128.8% и 171.5% (*L. decemlineata*) и 91.1% и 103.7% (*P. operculella*), соответственно. Из рисунков следует, что изменения площади ареалов значительно отличаются для всех групп моделей и сценариев за исключением одного сценария SSP1-2.6 для низкочувствительной (Lsens) модели (рис. 7 В, Е).

Карты, представленные на рис. 8–14, указывают, что глобальное потепление будет способствовать расширению климатически подходящих местообитаний двух видов. Более того, эти карты показывают, что центры ареалов видов будут двигаться с юга на

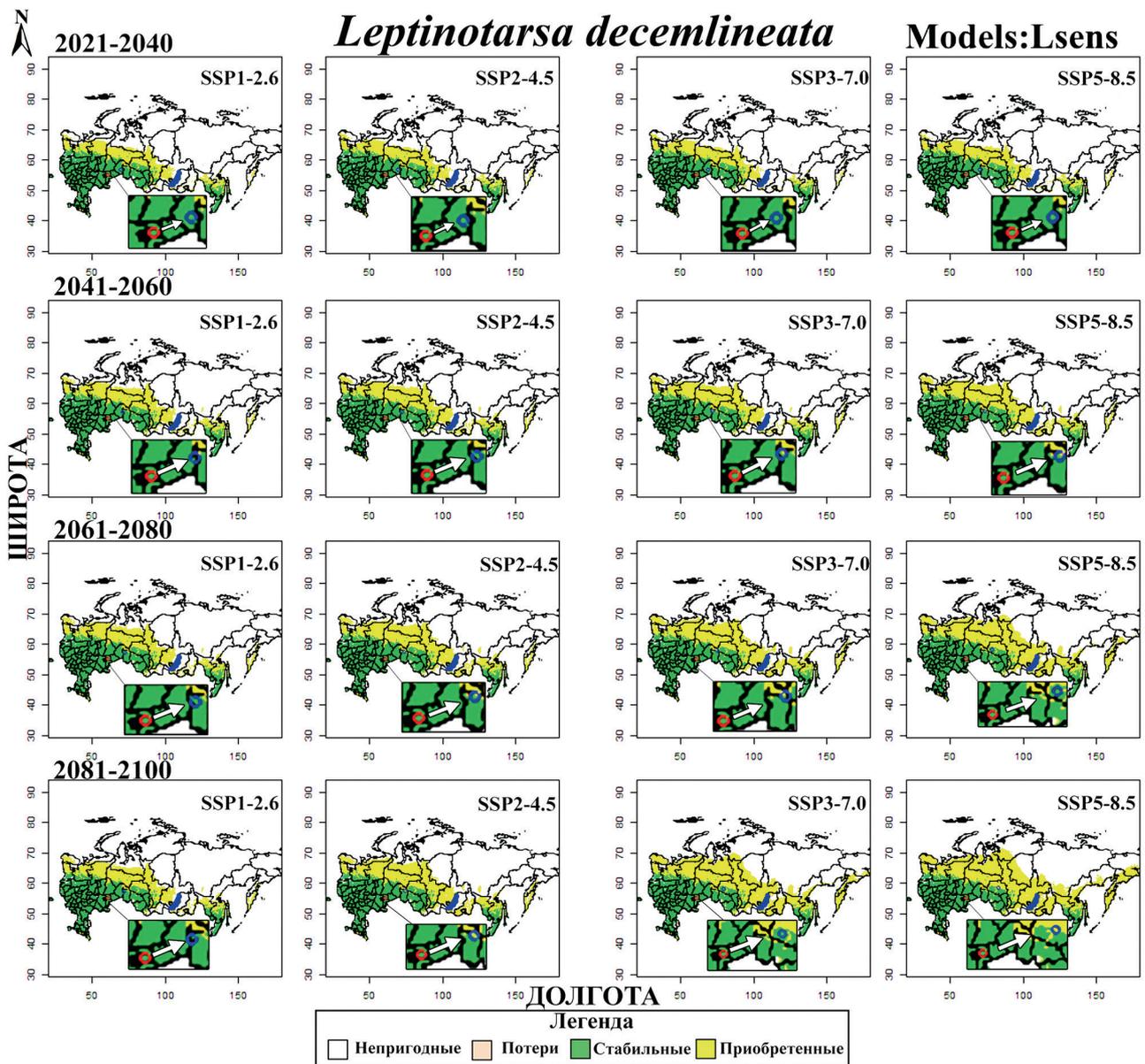


Рис. 10. Динамика изменения потенциального ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации низкочувствительных (Lsens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

север и с запада на восток (рис. 14). Оценки показывают, что сдвиг центроидов ареалов по широте (Slat) для высокочувствительных (Hsens) моделей (рис. 8, 11) за десятилетие для *L. decemlineata* и *P. operculella* составляет 51 км и 76 км, соответственно (рис. 14А), а для других моделей Lsens, Msens (рис. 9, 10, 12, 13) они составляют: для *L. decemlineata* – 41 км и 44 км, соответственно, и для *P. operculella* – 66 км и 67 км, соответственно (рис. 14 А). Из рисунка 14 Б также видно, что сдвиги по широте значительно различаются для разных сценариев SSPx-у (рис. 14 Б). Важно отметить, что сдвиги цен-

тридов ареалов с запада на восток (Slong) и с юга на север (Slat) значительно различаются (*L. decemlineata* – Hsens: Slong = 158 км, Msens: Slong = 143 км, Lsens: Slong = 127 км; *P. operculella* – Hsens: Slong = 76 км, Msens: Slong = 45 км, Lsens: Slong = 32 км) (рис. 14 В) друг от друга. Если для *L. decemlineata* сдвиг по долготе в 3 раза больше сдвига по широте, то для *P. operculella* это правило не выполняется. Для картофельной моли сдвиг центроида по долготе меньше, чем по широте. Из рисунка 14 Г также видно, что сдвиги по долготе значительно различаются для разных сценариев SSPx-у. Общее расстоя-

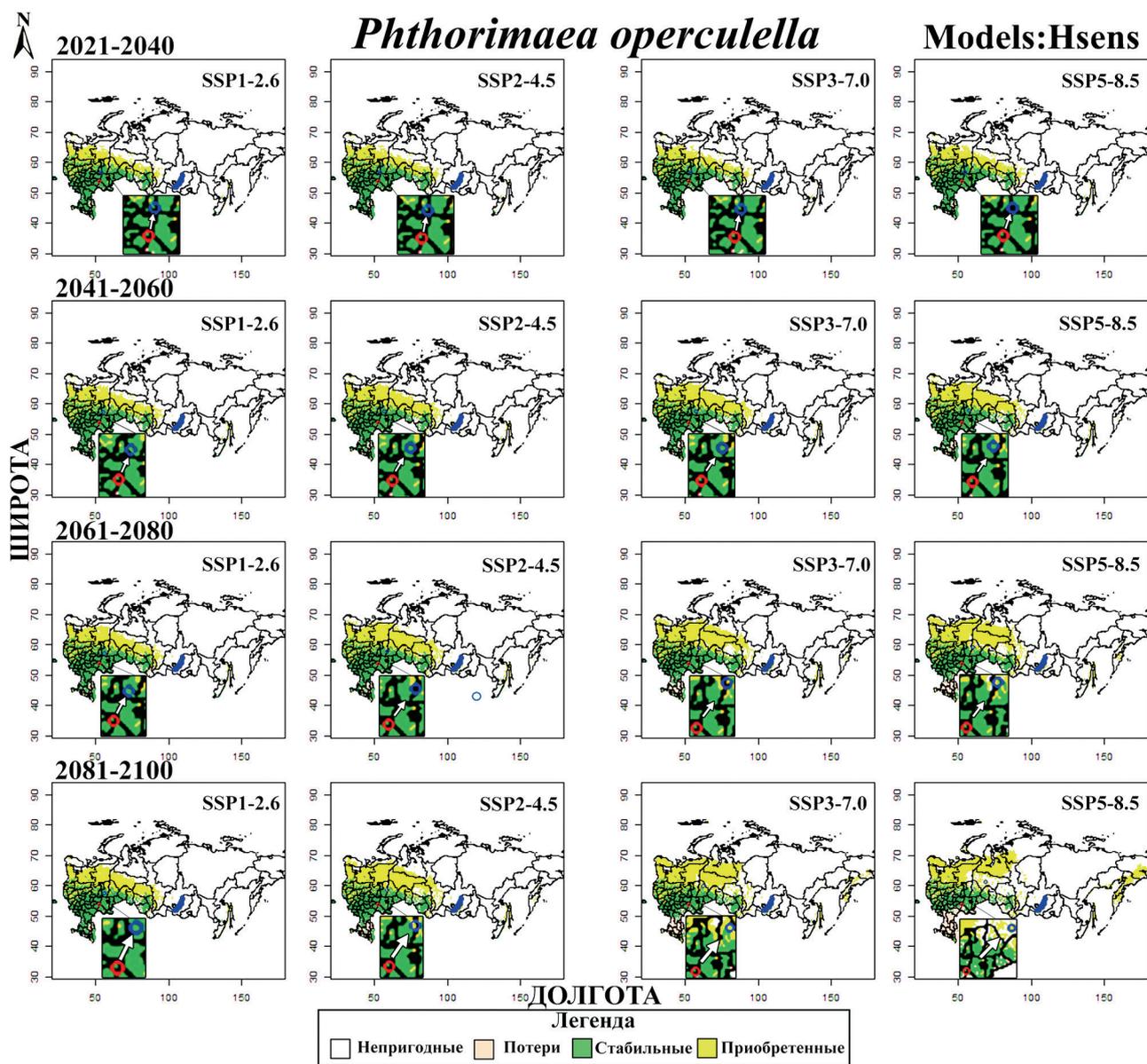


Рис. 11. Динамика изменения потенциального ареала картофельной моли (*P. operculella*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации высокочувствительных (Hsens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

ние сдвига центроидов (Dist) за десятилетие вида *L. decemlineata* для всех моделей разной чувствительности значительно больше *P. operculella* (*L. decemlineata* – от 129 до 159 км, *P. operculella* – от 73 до 104 км) ($P=0.03$) (рис. 14 Д). Значимое различие сдвигов центроидов видов также выполняется для различных сценариев изменения климата (рис. 14 Е, $P < 0.01$). Общее расстояние сдвига ареалов за десятилетие при различных сценариях изменения климата для *L. decemlineata* изменяется в диапазоне от 91 км до 189 км, а для *P. operculella* – от 52 км до 121 км.

Оценка экономических потерь

Оценки экономических потерь мы проводили для двух категорий производителей: сельскохозяйственных организаций (СО) и крестьянских фермерских хозяйств (КФХ) в условиях текущего климата; поскольку в частных хозяйствах населения технологии выращивания культур и меры борьбы с вредителями не всегда соблюдаются на должном уровне, то экономическая оценка такой категории затруднительна. Общая площадь выращивания картофеля в 2023 г. в России у СО и КФХ составляла 164 968 га и 135 154 га при

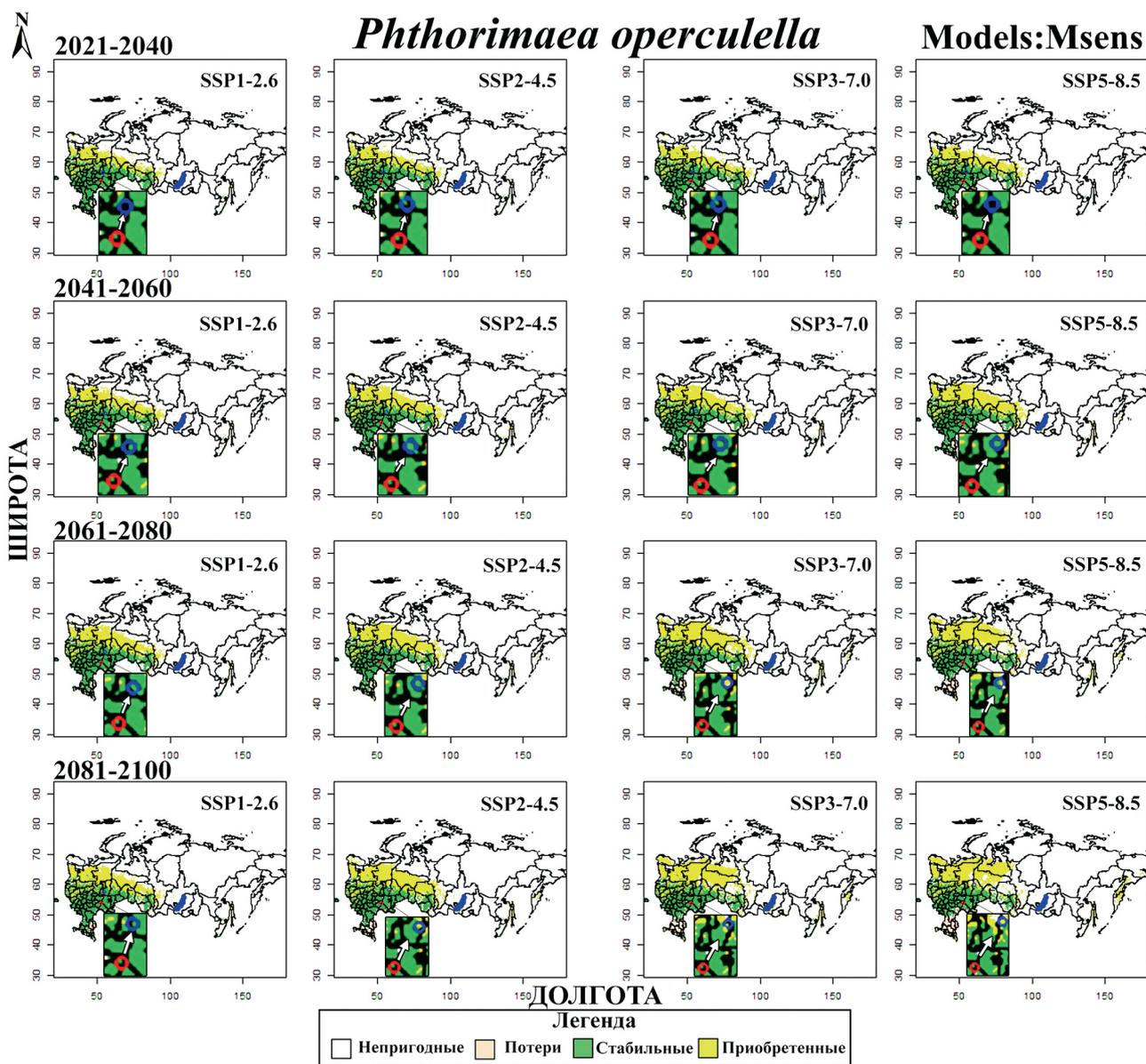


Рис. 12. Динамика изменения потенциального ареала картофельной моли (*P. operculella*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации умеренночувствительных (Msens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

урожайности 31.571 т/га и 25.089 т/га, соответственно. Средние экономические затраты на пестициды, трудозатраты на единицу площади и потери урожая по нашим оценкам у СО и КФХ составляли на гектар 53.12 \$ США и 44.73 \$ США, соответственно. Общая площадь выращивания томатов на открытом грунте в 2023 г. в России у СО и КФХ составляли 8313 га и 8471 га при урожайности 714.1 т и 566.3 т, соответственно. Средние экономические затраты на пестициды, трудозатраты на единицу площади и потери урожая у СО и КФХ составляли на гектар 13.91 \$ США и 12.95 \$ США, соответственно. Выращива-

ние баклажанов на открытом грунте в 2023 г. в России у СО и КФХ составляли 163.2 га и 1425.2 га при урожайности 256 т и 210 т, соответственно. Экономические потери у СО и КФХ составляли на гектар 62.99 \$ США и 53.49 \$ США. Общие экономические потери от вредителей для картофеля, томатов и баклажанов составляли 14.8 млн \$ США, 0.225 млн \$ США и 0.08 млн \$ США, соответственно. По нашим оценкам, общие потери от вредителей в 2023 г. составляли 15.12 млн \$ США. Если предположить, что экономические потери в частных хозяйствах населения не меньше средних значений потери у СО и

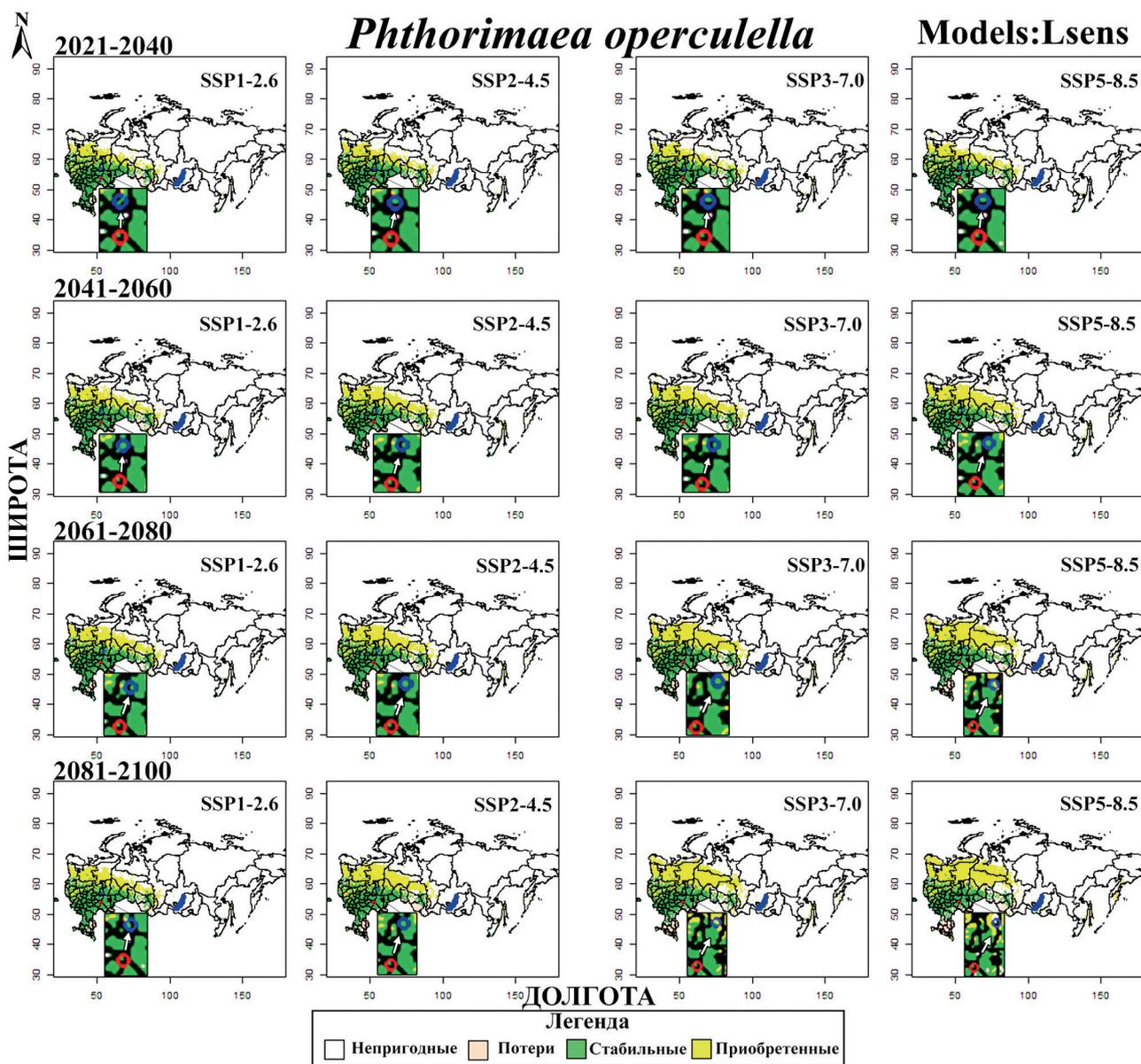


Рис. 13. Динамика изменения потенциального ареала картофельной моли (*P. operculella*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации низкочувствительных (Lsens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

КФХ, тогда общий потенциальный экономический ущерб на площади возделывания картофеля (1 077 170 га), томатов (61 021 га) и баклажанов (10 324 га) на открытых грунтах в России будет составлять 54.12 млн \$ США ежегодно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Почему выбор сокращённого набора точек находок и разреживание предикторных переменных необходимы для построения SDM?

Учёт влияния пространственной автокорреляции (ПА) точек присутствия (ТН) на эффективность создаваемых моделей важен

для улучшения прогнозов биологических инвазий в условиях изменения климата. Пространственная автокорреляция входит в наши дни в число важных, но ещё недостаточно решённых вопросов экологического моделирования [Dormann et al., 2007, Václavík et al., 2012]. Предполагается, что игнорирование ПА точек находок, а также предикторных переменных, может приводить к неправильной оценке их влияния на пространственное распространение видов [Guisan et al., 2017]. Игнорирование проблемы ПА приводит к неточному прогнозированию, за которым может последовать неправильная оценка риска инвазий и планирования природоохранных

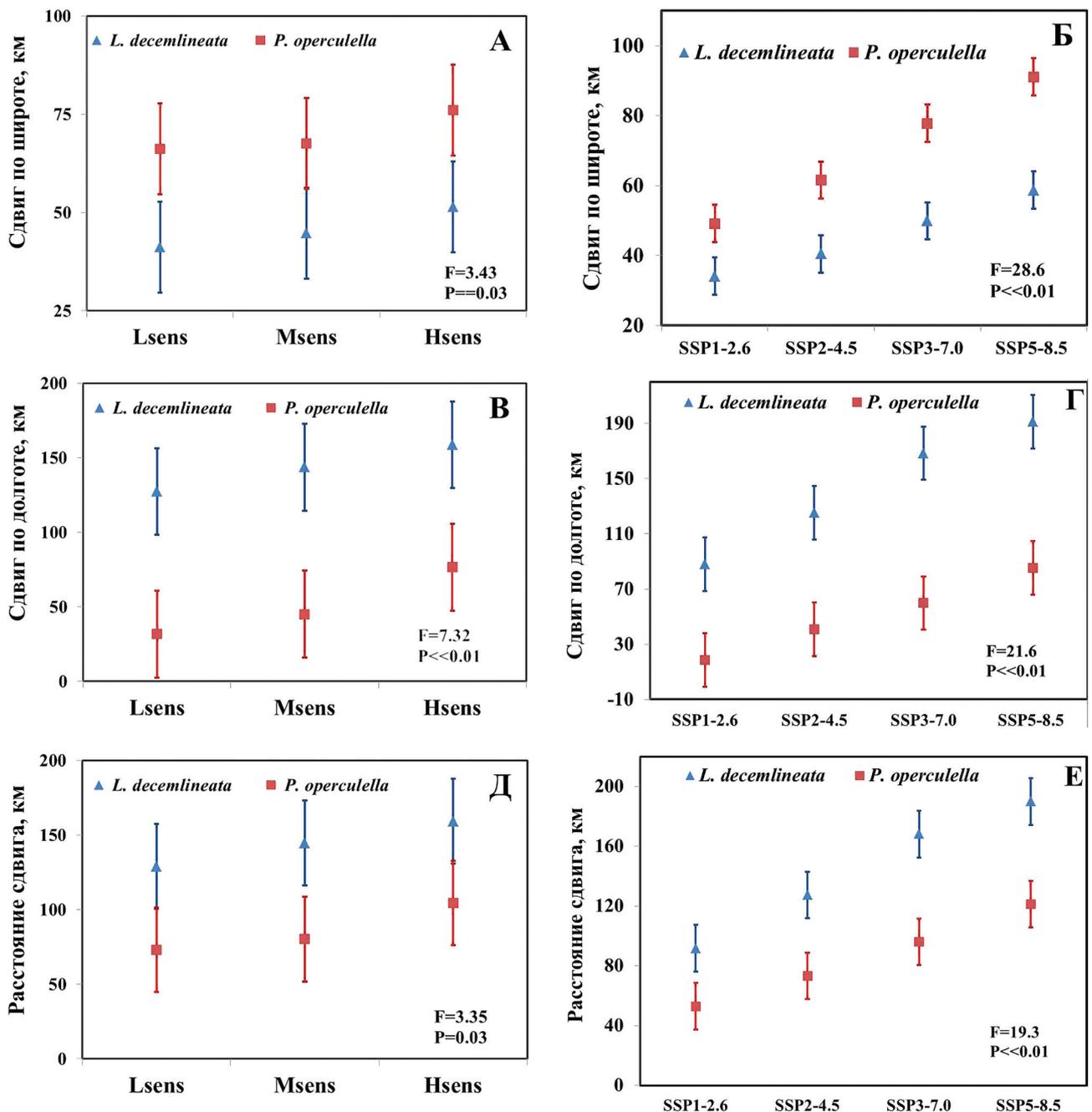


Рис. 14. Сдвиги центроидов по широте (А, Б), долготе (В, Г) и общего расстояния (Д, Е) ареалов видов при реализации различных моделей по чувствительности и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата.

мероприятий. В нашем исследовании для решения проблемы ПА мы использовали подход, который включает пространственное разреживание ТН (т. е. сокращение ТН) и проверку случайного распределения сокращённого набора ТН с помощью среднего индекса ближайшего соседа (ANNI) в области обучения и калибровки моделей. Выполнение условия случайного распределения точек находок важно, поскольку существующие методы построения индивидуальных моделей предполагают выполнение этого условия.

При этом количество ТН сократилось для *L. decemlineata* и *P. operculella* с 5309 и 813 до 183 и 82, соответственно, т. е. сокращённые записи составляли 3.5% и 10% от полного набора ТН. При этом минимальные расстояния между ТН для *L. decemlineata* и *P. operculella* составляли 110–313 км и 172–204 км, соответственно. Хотя в литературе не существует строгого правила определения количества точек находок, необходимого для построения SDM, тем не менее, большинство исследователей сходятся во мнении, что точность мо-

дели сильно снижается при наличии менее 30 ТН, в то время как влияние размера выборки обычно становится менее критичным при наличии более 50 ТН [Thibaud et al., 2014; Guisan et al., 2017]. Из этого можно сделать вывод, что в нашем исследовании решение задачи снижения ПА между ТН привело к существенному сокращению количества точек, но их осталось достаточно для построения iSDM и eSDM.

Многочисленные исследования показывают, что выбор набора предикторных переменных среды для построения корректных моделей SDM должен подвергаться предварительной тщательной оценке [Dormann et al., 2013; Warren et al., 2014]. Например, SDM, построенные в условиях текущего климата с использованием нескольких сильно коллинеарных переменных, подвержены повышенному риску чрезмерной подгонки и пере-параметризации, и они могут себя вести неожиданно при прогнозировании на другие временные периоды в условиях изменения климата. Кроме того, использование большого набора переменных или небольшого подмножества может значительно повлиять на прогнозные модели. Подходы к сокращению переменных могут уменьшить избыточную подгонку моделей и улучшить их переносимость, однако относительные достоинства различных подходов плохо охарактеризованы и продолжают изучаться [Araújo, Guisan, 2006; Braunisch et al., 2013]. В целом, переменные могут быть сокращены либо статистически, либо путём отбора переменных с учётом экологических особенностей видов, которые будут важны с учётом физиологических особенностей организмов для повышения гибкости и эффективности построенных SDM. В нашем случае мы использовали комплексный подход, включающий: 1) предварительный анализ с помощью построения PCA-моделей для выбора проксимальных двух важнейших переменных, 2) дополнительный анализ парных коэффициентов корреляции Спирмена и мультиколлинеарности по показателю VIF (фактор инфляции вариации) для выбора окончательного набора переменных. Важно отметить, что список выбранных переменных содержит Bio_01 (средняя годовая температура, °C) и

Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), которые являются базовыми для глобальных моделей изменения климата, и эффективность их использования при построении моделей распространения показана для различных таксономических групп [Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2023b].

Почему выбранные переменные важны для прогноза инвазии насекомых в условиях изменения климата?

Наш анализ показал, что среди переменных, определяющих индивидуальные (iSDM) и ансамблевые (eSDM) модели видов, пять переменных являются наиболее важными – Bio_01, Bio_2, Bio_05, Bio_12, Bio_19. Важность этих переменных для видов подтверждается проведёнными многочисленными полевыми исследованиями в разных частях ареала видов [Ушатинская, Пирковский, 1976; Ушатинская, Кочетова, 1981, Giordanengo et al., 2013]. Например, показано, что жуки активны при температуре 14–15 °C, а для спаривания необходима температура не ниже 18 °C. Важность переменных температуры (Bio_01, Bio_2, Bio_05) также выражается тем, что в зависимости от температуры тёплого периода года меняется длительность развития личинок. Известно, что при температуре 18–20 °C личиночное развитие завершается за 24 дня, а при 25–28 °C оно может составлять 10–11 суток [Ушатинская, Кочетова, 1981]. В целом от температуры зависит продолжительность жизненного цикла жука, который варьируется в диапазоне от 33 до 76 суток. Ранее исследователями для описания трёх зон возможного распространения колорадского жука [Будин, Власова, 1977] были использованы климатические переменные, которые коррелируют с биоклиматическими переменными Bio_05 и Bio_19. В первой зоне жук может развиваться в 2–3 поколениях в год. Во второй зоне вредитель развивается в одном поколении и успешно зимует. В третьей зоне жук может размножаться в летний период, но полностью отмирает в зимний период из-за низких температур почвы. Таким образом, определялись северные границы распространения жука в европейской и азиатской частях России. Поскольку жук зимует на стадии имаго в почве на глубине 5–12

см [Feuertaud, 1938], сумма осадков в самой холодной четверти года играет важную роль для обеспечения необходимой температуры для их выживания.

Ранее существующие данные позволили установить области распространения картофельной моли в природных условиях, которые определяются годовой изотермой от 10 °С до 36 °С. Данные показывают, что летальные температуры для всех стадий жизненного цикла от яйца до имаго вредителя – ниже –4 и выше +36 °С [Самые опасные..., 2018, Veukema, Zaag 1990]. По данным некоторых исследований, оптимальный диапазон температур для откладки яиц составляет 20–30 °С, нижний предел – 11 °С, а верхний предел – 39 °С [Broodryk, 1971]. Этот вид реагирует на неблагоприятные условия и впадает в диапаузу [Mitchell, 1978], которая приводит к прекращению развития на короткие периоды при низких температурах, а дальнейшее развитие возобновляется при улучшении климатических условий.

Важность использования переменных Bio_05 и Bio_12 для моделирования, в частности, можно объяснить тем, что оптимальные условия для развития моли определяются температурой и влажностью, которые коррелируют с переменными Bio_05 и Bio_12. Оптимальная температура и влажность воздуха изменяются от 22 до 26 °С и от 70 до 80 %, соответственно [Самые опасные..., 2018]. Анализ литературных данных по картофельной моли также позволяет выделить три зоны (постоянной, периодической и низкой) вредоносности. В зоне низкой вредоносности основная часть популяции вредителя за зиму вымерзает, в периодической зоне – вымерзает периодически.

Проведённый краткий анализ литературных данных климатических переменных, оказывающих влияние на все жизненные циклы вредителей, показывает достаточно хорошее соответствие с результатами, полученными с помощью анализа реализованных экологических ниш в нативной и инвазионной частях ареалов с помощью PCA (рис. 1, 2). Например, если максимальная температура самого тёплого месяца года (Bio_05) обеспечивает успешное размножение видов

(для *L. decemlineata* – 28.6±4.4 и *P. operculella* – 34.4±3.1, рис. 4) летом, то сумма осадков в самой холодной четверти года (Bio_19) зимой обеспечивает оптимальный температурный режим для зимующих организмов в почве на глубине от 5 до 12 см для *L. decemlineata* и от 3 до 5 см для *P. operculella*.

Карты потенциального распространения видов в условиях текущего климата

Ансамблевое моделирование является мощным инструментом для определения реализованных экологических ниш и прогнозирования потенциального распространения видов в географическом пространстве. Достаточно высокие и согласованные значения метрик (TSS, KAPPA, AUC, Youse) пригодности моделей iSDM и eSDM позволяют утверждать, что выбранные нами предикторные переменные являются важными для определения пространственного распространения видов. Основываясь на наших результатах, мы можем предложить набор биоклиматических переменных, обуславливающих распространение *L. decemlineata* и *P. operculella* как на территории России, так и в глобальном масштабе. Построенные модели iSDM и eSDM в условиях текущего климата показали, что их потенциальные ареалы существенно различаются. Прогнозный потенциальный ареал *L. decemlineata* охватывает юг, центральную часть Европейской России, юго-западную область азиатской части России и дальневосточные регионы России. Субъекты РФ, которые были выделены как зоны высокой и умеренной вредоносности жука на территории страны подтверждаются построенной картой в условиях текущего климата (см. раздел Вредоносность колорадского жука, рис. 6 А). Эти зоны (1 и 2) характеризуются благоприятными условиями для развития до трёх поколений в год. Карта также позволяет уточнить список регионов, в которых отсутствуют условия для развития и вредного воздействия жука. По нашему мнению, из списка третьей зоны должны быть исключены Читинская, Камчатская, Магаданская области, Красноярский край и республики Бурятия, Тыва и Якутия, поскольку на территории этих субъектов практически отсутствуют пригодные места

для развития колорадского жука в условиях текущего климата (рис. 6 А). В отличие от колорадского жука к первой зоне вредоносности для картофельной моли можно относить следующие субъекты РФ: Крым, Краснодарский и Ставропольский края, Астраханская, Ростовская, Курганская области, Республики Адыгея, Башкортостан, Калмыкия, Карачаево-Черкесия и юг Приморского края (рис. 6 Б). Субъекты РФ, расположенные в центральной и восточной части Европейской России, включая Белгородскую, Калужскую, Курскую, Липецкую, Орловскую, Оренбургскую, Пензенскую, Рязанскую, Самарскую, Саратовскую, Тамбовскую, Тульскую, Ульяновскую, Воронежскую области, республики Мордовия, Чувашия, Татарстан, можно относить ко второй зоне вредоносности. К зоне низкой вредоносности относятся субъекты, расположенные на севере центральной части Европейской России.

Существуют ли различия влияния на динамику ареалов видов между альтернативными моделями и сценариями изменения климата?

Результаты анализа показали, что пригодные площади для вредителей различаются для разных моделей и сценариев изменения климата, что указывает на рост неопределённости характера и скорости распространения видов при изменении климата. С другой стороны это означает, что для понимания процессов инвазии вида и для выявления наиболее чувствительных регионов вторжения нельзя ограничиваться отдельными моделями и сценариями. Различия между разными сценариями SSPx-у в основном связаны с изменениями концентраций парниковых газов, особенно с влиянием концентрации CO₂ на температуру [Petrosyan et al., 2023a]. Реализация сценария SSP1-2.6 (*L. decemlineata* –94.6%, *P. operculella* – 70.8%) или, в худшем случае, SSP2-4.5 (*L. decemlineata* – 128.8%, *P. operculella* – 91.1%) максимально замедлит экспансии видов. С другой стороны, рост высокого потребления ископаемого топлива по сценариям SSP5-8.5 приведёт к сдвигу ареалов на северо-восток (рис. 14) и увеличению пригодных площадей на 203% (*L. decemlin-*

eata) и 98.2% (*P. operculella*). В целом оценки показывают, что увеличение потенциально пригодных территорий для *L. decemlineata* и *P. operculella* при наиболее агрессивном сценарии изменения климата (SSP5-8.5) в 2 и 1.5 раза больше по сравнению с умеренным сценарием (SSP1-2.6), соответственно. Общее расстояние сдвига ареалов за десятилетие при различных сценариях изменения климата для *L. decemlineata* составляет от 91 км до 189 км, а для *P. operculella* – от 52 км до 121 км. Наблюдаемое значимое различие сдвига ареалов этих двух видов связано с различием климатических ниш, т. е. местообитания *P. operculella* характеризуются более тёплым и влажным климатом, чем *L. decemlineata* (рис. 4). Различие толерантности вида к температуре выражается в том, что если смещение ареала колорадского жука в условиях различных моделей и сценариев охватывает европейскую и азиатскую части России (рис. 8–10), то сдвиг ареала картофельной моли в основном наблюдается в европейской части России (рис. 11–12). Кроме этого, различие толерантности видов к влажности воздуха выражается различием потери местообитаний видов при реализации различных моделей и сценариев изменения климата. Если средние потери местообитаний для *L. decemlineata* к 2100 г. по сравнению с текущим климатом составляют 0.191%, то для *P. operculella* потери составляют 20%. Это связано с разницей темпов изменений температуры и осадков, т. е. изменения влажности воздуха. Модельные оценки изменения климата показывают, что к 2040, 2060, 2080 и 2100 гг. температура повысится на 30%, 56%, 81% и 103%, однако осадки увеличатся лишь на 6%, 9%, 11% и 13%, соответственно, т. е. происходит уменьшение степени увлажнения территорий и увеличение аридизации всей территории России [Petrosyan et al., 2023a], т. е. уменьшается индекс аридности Де Мартона (I_{DM}) [De Martonne, 1925]. Например, если в условиях текущего климата $I_{DM} = 8.3$, то значение индекса к 2040, 2060, 2080, 2100 гг. по всем моделям и сценариям будут составлять 6.86, 5.94, 5.27 и 4.8, соответственно. В результате изменения климата картофельная моль может потерять климатически пригодные местообитания на юге европейской части России.

Воздействие на экономику

Недавние исследования в штате Мичиган (США) показали, что затраты на борьбу с колорадским жуком составляют 35–74 \$ США на 1 га [Grafius, 1997], если не будет резистентность жуков к пестицидам. В нашем случае для площадей СО и КФХ наши оценки 53.12 \$ США и 44.73 \$ США достаточно хорошо согласуются с вышеуказанными показателями. Хотя оценка, полученная в Китае, показала, что затраты составляют 24 \$ США [Liu et al., 2012], что значительно ниже наших оценок. Авторы этой работы считают, что различие китайских оценок от американских может быть связано с различием экономического уровня, затратами труда между двумя странами и резистентностью видов к пестицидам. Экономические потери, вызванные резистентностью вредителей к пестицидам, могут быть в 4–9 раз выше, чем в противном случае, по данным Grafius [1997]. Впервые о резистентности колорадского жука к пестицидам в штате Мичиган было сообщено в 1984 г., и, начиная с 1991 г., она стала причиной серьёзных экономических проблем. Исследования, проведённые Мичиганской комиссией по картофельной промышленности в период с 1991 по 1994 г., документально подтверждали увеличение затрат на борьбу с колорадским жуком и потерь урожая в результате устойчивости жука к пестицидам. Например, в 1991 г. и позже средние затраты на борьбу с жуком по штату достигали 306 \$ США на 1 га. Причём в наиболее пострадавших районах затраты достигали 412 \$ на 1 га. В отличие от 35–74 \$ США на 1 га на верхнем полуострове Мичигана, где резистентность жука не была выработана. Потери урожая составили 12.2% по штату, и 20.5% в серьёзно пострадавших районах. При этом затраты составили 13.3 млн \$ США в 1994 г., т. е. 13.7% от стоимости урожая. Существующие данные указывают, что затраты будут продолжать накапливаться, поскольку относительно недорогие пестициды перестают быть эффективными, а новые разработанные препараты обходятся в 5 раз дороже [Grafius, 1997; Liu et al., 2012]. По этим причинам в России затраты от потери урожая картофеля, томатов и баклажанов значительно больше по срав-

нению с китайскими оценками. Исходя из потенциального распространения колорадского жука в Китае, средние потери урожая на единицу площади в пределах распространения колорадского жука с учётом усилий по борьбе составили 14.01 \$ га⁻¹ для картофеля, 40.96 \$ га⁻¹ для баклажана, и 3.41 \$ га⁻¹ для томата [Liu et al., 2012]. Общий потенциальный экономический ущерб в Китае, вызванный колорадским жуком, оценивается в 235 млн \$ США в год, которое значительно больше, чем в России (54.12 млн \$ США). Это различие связано со значительным различием площадей, занимаемых тремя культурами в Китае, которые составляют 3 229 000, 213 400 и 317 200 га для картофеля, баклажана и томата, соответственно. Итого, площади, занимаемые культурами в Китае в 3 раза больше по картофелю, в 5 раз больше по томату и в 20 раз больше по баклажану. Важно отметить, что если в настоящее время минимальные потери в России составляют 54.12 млн \$ США, то при отсутствии совершенствования пестицидов эти затраты могут увеличиваться от 4 до 9 раз, т. е. затраты могут составлять от 216 до 486 млн \$ США в год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Колорадский картофельный жук и картофельная моль относятся к списку наиболее опасных инвазионных видов на территории России, наносящих значительный ущерб сельскому хозяйству. Началом интродукции колорадского жука на территории России считается 1960 г., после чего в течение 15 лет он вселился во все возделывающие картофель районы европейской части России, и, далее, к 1980 г. вид натурализовался в западных регионах азиатской части России (южный Урал, Кемеровской и Новосибирской областях), а к 2000 г. вид натурализовался в Приморском крае. Данные мониторинга показывают, что к концу 2020 г. вид уже зарегистрирован в Хабаровском крае, Амурской обл. и на о. Сахалин. Натурализация картофельной моли происходила в 1980 г. в Крыму, и к настоящему времени вид уже натурализован практически во всех южных регионах европейской части России. Эти два вида хорошо адаптировались и, несмотря на карантинные мероприятия

по предотвращению распространения, локализации очагов, ареалы их продолжают расширяться и продвигаться в северо-восточном направлении. По результатам полевого мониторинга выяснилось, что площадь участков, заселённых данными видами вредителей, растёт, а степень заражённости отдельных районов не снижается в условиях текущего климата. Однако характер изменения ареалов этих видов в условиях изменения климата отличается из-за различий их экологических ниш. Показано, что если изменение ареала колорадского жука будет происходить в европейской и азиатской частях России, то изменение ареала картофельной моли будет преимущественно происходить в европейской части России. Причём, модельные оценки показали, что скорость расширения ареалов в значительной степени зависит от чувствительности моделей (Hsens, Msens, Lsens) и сценариев (SSPx-у) изменения климата.

Модельные оценки экономических потерь от вредителей в 2023 г. в сельскохозяйственных организациях и фермерских крестьянских хозяйствах составляют 5.12 млн \$ США. Если предположить, что экономические потери в частных хозяйствах населения не меньше средних значений потерь у сельскохозяйственных организаций и фермерских крестьянских хозяйств, тогда общий потенциальный экономический ущерб на площади возделывания картофеля (1 077 170 га), томатов (61 021 га) и баклажанов (10 324 га) на открытых грунтах в России будет составлять 54.12 млн \$ США.

Созданные прогностические модели, разработанные в этой работе, могут быть использованы для организации мониторинга, контроля численности и дальнейшего ограничения распространения видов в условиях изменения климата.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (Esri Sales Order number 3128913; Esri Delivery number 81833751, User custome rnumber 535452).

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ FFER-2021-0010, АААА-А18-118042490055-7, АААА-А18-118042490057-1) и ИИЕТ РАН (№ 122031600400-5). Статистический анализ, интерпретация полученных результатов, подготовка рисунков и основы статьи выполнены в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Анисимов Б.В., Белов Г.Л., Варицев Ю.А. и др. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. М.: Картофелевод, 2009. 272 с.
- Богданов-Катьков Н.Н. Руководство к практическим занятиям по общей энтомологии. 6-е изд. М.; Л.: Гослитиздат; ОГИЗ, 1947. 356 с.
- Будин К.З. Власова В.А. Зоны возможной акклиматизации колорадского жука // Картофель и овощи. 1977. № 9. С. 35–36.
- Говоров Д.Н., Живых А.В., Ипатов Н.В. Защита растений в Российской Федерации: сколько стоит, что даёт? // Защита и карантин растений. 2015. Т. 12. С. 7–8.
- Жимерикин В.Н., Дудов М.В. Картофельная моль в поле и хранилище // Защита и карантин растений. 2009. № 4. С. 32–34.
- Захаренко В.А. Современное состояние и перспективы экономики применения пестицидов в агроэкосистемах России // *Агрехимия*. 2021. № 5. С. 68–83.
- Иванчик Е.П., Ижевский С.С. История формирования ареала колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say и его современное состояние // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 11–27.
- Колорадский картофельный жук. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги. М.: Наука, 1981. 377 с.
- Лебедев В.А. Государственная служба по карантину растений // Защита растений. 1980. № 5. С. 40–42.
- Лебедев С.Н. Картофельная моль – вредитель карантинного значения на полях Крыма // Известия сельскохозяйственной науки Тавриды. 2016. Т. 7. № 170. С. 37–40. [Lebedev S.N. Potato moth – a quarantine

- pest in the fields of Crimea // Transactions of Taurida Agricultural Science. 2016. 7 (170). С. 37–40.]
- Львовский А.Л., Пискунов В.И. Сем. Gelechiidae – Выемчатокрылые моли // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / Отв. ред. В.И. Кузнецов. Т. 3. Чешуекрылые. Ч. 2. СПб.: Наука, 1999. С. 46–90.
- Мамедова С.Р. Гусейнов К.Г. Биоэкологические особенности картофельной моли в условиях Азербайджана // Защита и карантин растений. 2011. № 7. С. 36–37. [Mamedova S.R., Husseinov K.G. Bioecological features of potato moth in Azerbaijan // Plant protection and quarantine. 2011. No. 7. P. 36–37.]
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. М.: ИГРАН, 2010. 124 с.
- Мацшина Н.В., Рогатных Д.Ю. Инвазия колорадского жука на Дальнем Востоке // Вестник защиты растений. 2013. № 4. С. 64–68.
- Мельникова Р.Г. Обследование паслёновых на выявление картофельной моли в Крымской области // Материалы Всесоюзного совещания «Новые методы обнаружения и подавления карантинных вредителей, болезней и сорняков». М., 1984. С. 21–23.
- Обиджанов Д.А., Ходжаев Ш.Т. Картофельная моль – новый вредитель паслёновых в Узбекистане // Защита и карантин растений. 2014. № 11. С. 43–44. [Obidzhanov D.A., Khodzhaev Sh.T. Potato Moth – New Solanaceous Pest in Uzbekistan // Plant protection and quarantine. 2014. 11. 43–44.]
- Придаников М.В., Зиновьева С.В., Худякова Е.А., Лиманцева Л.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г. Прогноз динамики ареала картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) (Nematoda, Heteroderidae) в условиях глобального изменения климата на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 3. С. 135–159. [Pridannikov M.V., Zinovieva S.V., Khudyakova E.A., Limantseva L.A., Osipov F.A., Dergunova N.N., Petrosyan V.G. Range Dynamics of Potato Cyst Nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) (Nematoda, Heteroderidae) under Conditions of Global Climate Change in Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. 13. 510–529.] <https://doi.org/10.1134/S2075111722040099>.
- Пуздря Ф.Ф., Исаева Л.М. Эффективность производства картофеля в ООО «Мечта» Костромского района Костромской области // Картофель и овощи. 2023. № 10. С. 29–31. <https://doi.org/10.25630/PAV.2023.40.39.003>.
- Росстат (Федеральной службы государственной статистики). 2023а // (https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/29_cx-2023.xlsx).
- Росстат (Федеральной службы государственной статистики). 2023б // (https://28.rosstat.gov.ru/storage/mediabank/27_2_8.htm?ysclid=lvqei3kpgn246725114).
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Санин В.А. Колорадский жук. М.: Колос, 1976. 109 с.
- Симчук П.А., Сметник А.И. К изучению биологии картофельной моли в условиях Крымской области // Материалы Всесоюзного совещания «Новые методы обнаружения и подавления карантинных вредителей, болезней и сорняков». М., 1984. С. 36–38.
- Ушатиная Р.С., Пирковский Г.Г. Экология и физиология колорадского жука. М.: Наука, 1976. С. 132.
- Ушатиная Р.С., Кочетова Н.И. Размножение и индивидуальное развитие колорадского жука // Колорадский картофельный жук. М.: Наука, 1981. С. 54–71.
- Фасулати С.Р. Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Ареалы и зоны вредоносности основных сорных растений, вредителей и болезней с/х культур. СПб.: ВИЗР, 2005. С. 62–65.
- Чигарёв Г.А., Молчанова В.А. Использование метода радиомаркировки при изучении эффективности весенних обследований посевов картофеля и расселения перезимовавшего колорадского жука // Труды ВИЗР. 1967. Вып. 27. С. 75–81.
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // J. Appl. Ecol. 2006. 46. 1223–1232. [CrossRef]
- Araújo M.B., Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modeling // J. Biogeogr. 2006. 33. 1677–1688.
- Balachowsky A., Mesnil L. Les insects nuisibles aux plantes cuclives // *Chrysomela decemlineata*. 1936. 2. P. 1289–1303.
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F. Will climate change promote future invasions? // Global Change Biology. 2013. 19 (12). 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>.
- Beukema H.P., van der Zaag D.E. Introduction to Potato Production // J. Agric. Sci. 1990. 116. 169–169.
- Boucher O., Servonnat J., Albright A.L., Aumont O., Balkanski Y., Bastrikov V., et al. Presentation and evaluation of the IPSL-CM6A-LR climate model // Journal of Advances in Modeling Earth Systems. 2020. Vol. 12 (7). e2019MS002010. <https://doi.org/10.1029/2019MS002010>.
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. Evaluating resource selection functions // Ecological Modelling. 2002. 157. 281–300.
- Braunisch V., Coppes J., Arlettaz R., Suchant R., Schmid H., Bollmann K. Selecting from correlated climate variables: a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change // Ecography. 2013. 36. 971–983.
- Broodryk S.W. Ecological investigations on the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae) // Phytophylactica. 1971. 3. 73–84.
- CABI (Centre for Agriculture and Bioscience International) // (www.cabi.org). Проверено 1.08.2024.
- Casagrande R.A. The “Iowa” potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // Bull. Entomol. Soc. Am. 1985. 31. 27–29.
- Chittenden F.H. The Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // U. S. Dept. Agr. Bur. Entomol. Circ. 1907. Vol. 87. P. 1–15.
- De Martonne E. Traite de Geographie Physique. 11. Paris: Colin, 1925. 496 p.

- Dogramaci M., Rondon S.I., DeBano S.J. The effect of soil depth and exposure to winter conditions on survival of the potato tuberworm // *Phthorimaea operculella* Entomologia Experimentalis et Applicata. 2008. 129 (3). 332–339. DOI 10.1111/j.1570-7458.2008.00780.x
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Carré G. C.G., García Márquez J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitaó P.J., Münkemüller T., McClean C.J., Osborne P.E., Reneking 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: open access // *Ecography*. 2013. 36 (1). 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dormann C.F., McPherson J.M., Araújo M.B., Bivand R., Bollinger J., Carl G., Davies R.G., Hirzel A., Jetz W., Kissling D., Kühn I., Ohlemüller R., Peres-Neto P.R., Reineking B., Schröder B., Schurr F.M. & Wilson R. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distribution data: a review // *Ecography*. 2007. 30. 609–628.
- Döscher R., Acosta M., Alessandri A., Anthoni P., Arneth A., Arsouze T., Bergmann T., Bernadello R., Bousetta S., Caron L.-P., Carver G., Castrillo M. The EC-Earth3 Earth Stem Model for the Climate Model Intercomparison Project 6 // *Geosci. Model Dev. Discuss.* [preprint]. 2021. <https://doi.org/10.5194/gmd-2020-446>.
- EPPO European and Mediterranean Plant Protection Organization // (www.eppo.int). Проверено 1.08.2024.
- EPPO, 2014. PQR database. Paris, France: European and Mediterranean Plant Protection Organization // Retrieved from: <http://www.eppo.int/DATABASES/pqr/pqr.htm>.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) 2023. World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2023. Rome // (<https://doi.org/10.4060/cc8166en>) (2023) FAOSTAT. <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>.
- Feytaud J. Sur l'écologie du Doryphore // *Landwirtsch. Jahrb. Schweiz*. 1938. 22. P. 698.
- Feytaud J. Le Doryphore a la conquete de l'Europe // In: Proc. VIII Intern. Congr. Entomol. Stockholm, 1950. P. 643–646.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. 37 (12). 4302–4315.
- Flint M. Integrated pest management for potatoes in the Western United States // *Pub.* 3316. Univ. of Cal. 1986. P. 1–146.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) // (www.gbif.org). Проверено 1.08.2024.
- Giordanengo P., Vincent C., Alyokhin A. Insect Pests of Potato. Global Perspectives on Biology and Management, 2013, Faculty and Staff Monograph Publications. 3. https://digitalcommons.library.umaine.edu/fac_monographs/3
- Grafius E. Economic impact of insecticide resistance in the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) on the Michigan potato industry // *Journal of Economic Entomology*. 1997. 90. P. 1144–1151.
- Graft J.E. The potato tuber moth // *Tech. Bull. USDA*. 1917. 427. 58.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat Suitability and Distribution Models. Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2017. P. 496. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>.
- Hajima T., Watanabe M., Yamamoto A., Tatebe H., Noguchi M.A., Abe M., Ohgaito R., Ito A., Yamazaki D., Okajima H., Ito A., Takata K., Ogochi K., Watanabe S., and Kawamiya M. Development of the MIROC-ES2L Earth system model and the evaluation of biogeochemical processes and feedbacks // *Geosci. Model Dev.* 2020. 13. 2197–2244. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-2197-2020>.
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2006.05.017>
- Horváth D., Fazekas I., Keszthelyi S. *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873), first record of an invasive pest in Hungary (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*. 2017. 52 (1). 117–122. Retrieved from: <https://akademiai.com/doi/abs/10.1556/038.52.2017.006>.
- Hsiao T. Host plant adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle // *Entomol. Exp. App.* 1978. 24. 437–447.
- Hulme P.E. Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options // *Biol Rev Camb Philos Soc*. 2017. Aug; 92 (3). 1297–1313.
- IPCC. Sixth Assessment Report of the IPCC Working Group I. 2021 // (<https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6/>). Проверено 14.08.2022.
- IPPC, 2013. *Phthorimaea operculella* absent in Denmark. IPPC Official Pest Report, No. DNK- 16/1. (Rome, Italy: FAO) Retrieved from: <https://www.ippc.int/>
- Johnson P.M., Ballinger A.M. Life history studies of the Colorado potato beetle // *J. Agr. Res.* 1916. Vol. 20. P. 917–92.
- Kawai H., Yukimoto S., Koshiro T., Oshima N., Tanaka T., Yoshimura H. and Nagasawa R. Significant improvement of cloud representation in the global climate model MRI-ESM2 // *Geosci. Model Dev.* 2019. Vol. 12. P. 2875–2897. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-2875-2019>.
- Kelley M., Schmidt G.A., Nazarenko L.S., Bauer S.E., Ruedy R., Russell G.L., et al. GISS-E2.1, Configurations and climatology // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2020. Vol. 12. e2019MS002025. <https://doi.org/10.1029/2019MS002025>
- Kowalska T. Fecundity of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) in relation to ecological factors // *Ekol. pol. Ser. A*. 1969. Vol. 17. 10. P. 167–184.
- Krivosheina M. G., Ozerova N.A. Invasive insect potato tuber moth *Phthorimaea operculella*: stages of distribution in Russia and prognosis // *IOP Conf. Ser.: Earth and Environmental Sciences*. 2021. Vol. 867. P. 012069. doi:10.1088/1755-1315/867/1/012069.
- Kroschel J., Koch W. Studies on the population dynamics of the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae) in the Republic of Yemen // *Journal of Applied Entomology*. 1994. 118. P. 327–341.

- Liu N., Li Y., Zhang R. Invasion of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, in China: dispersal, occurrence, and economic impact // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2012. 143 (3). 207–217. doi:10.1111/j.1570-7458.2012.01259.x
- Lobo J.M., Jimenez-Valverde A., Real R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models // *Global Ecology and Biogeography*. 2008. 17. 145–151.
- Meehl G.A., Senior C.A., Eyring V., Flato G., Lamarque J.-F., Ronald J. 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. 6 (26): eaba1981. https://doi.org/10.1126/sciadv.aba1981.
- Michibata T., Suzuki K., Sekiguchi M. & Takemura T. Prognostic precipitation in the MIROC6-SPRINTARS GCM: Description and evaluation against satellite observations // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. Vol. 11. P. 839–860. https://doi.org/10.1029/2018MS001596.
- Mitchell B.L. The biological control of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in Rhodesia // *Rhodesia Agric. J.* 1978. 75 (3). 55–58.
- Neck R.W. Foodplant ecology and geographical range of the Colorado potato beetle and a related species (*Leptinotarsa* spp.) (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Coleop. Bull.* 1983. 37. 177–182.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // *Salamandra*. 2019. 55 (3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8. 1329. https://doi.org/10.3390/math8081329.
- Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // *Biology*. 2023a. 12. 1034. https://doi.org/10.3390/biology12071034.
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Varshavskiy A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // *Neobiota*. 2023b. 82. 23–56. https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R., Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States // *BioScience*. 2000. 50. 53–65.
- Riley C.V. Potato pests being an illustration account of the Colorado potato beetle and the other insect foes of the potato in North America with suggestion for their repression and methods, for their destruction. N. Y.: Orange. Judd Co., 1876. P. 108.
- Rondon S.I. The Potato Tuberworm: A Literature Review of Its Biology, Ecology, and Control // *American journal of potato research*. 2010. 87. P. 149–166. DOI 10.1007/s12230-009-9123-x
- Rothschild G.H.L. The potato moth: an adaptable pest of short term cropping systems // In: *The ecology of exotic plants and animals*. Ed. R.L. Kitching. Brisbane: Wiley., 1986. P. 144–162.
- Saint-Martin D., Geoffroy O., Voltaire A., Cattiaux J., Briant F., Chauvin F., et al. Tracking changes in climate sensitivity in CNRM climate models. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2021. Vol. 13. e2020MS002190. https://doi.org/10.1029/2020MS002190/
- Say T. Description of *Doryphora 10-lineata* n. sp. *J. Philadelphia // Acad. Nat. Sci.* 1824. 3. 453.
- Schwartz M. Der Kartoffelkäfer // *Flugbl. biol. Reichsant. Land, und Forstw.* 1932. No. 120. S. 1–4.
- Schwartz M. Der Kartoffelkäfer. Abwehrkampf in den europäischen Ländern // *Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* 1936. No. 16. S. 45–46.
- Schwartz M. Die Ausbreitung des Kartoffelkäfers in Deutschland 1938. – C. r. IV Conf. Intern. pour l'étude de la Lutte en Commun contre le Doryphore, Wageningen, 2–4. II. 1939. Verslagen Meded. Pflanzenziekt. Dienst. 1939. No. 94. S. 65–69.
- Séférian R., Nabat P., Michou M., Saint-Martin D., Voltaire A., Colin J., et al. Evaluation of CNRM Earth-System model, CNRM-ESM2-1: role of Earth system processes in present-day and future climate // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. https://doi.org/10.1029/2019MS001791.
- Sinev S.Yu. Catalogue of the Lepidoptera of Russia. St.-Petersburg: Zoological Institute RAS, 2019. 448 p.
- Strickland E.H. The northern limits for potato beetle infestation (*Leptinotarsa decemlineata*) // *Sci. Agr.* 1937. Vol. 17. No. 7. P. 447–450.
- Sun C., Zuo J., Shi X., Liu X., Liu H. Diverse Inter-Annual Variations of Winter Siberian High and Link with Eurasian Snow in Observation and BCC-CSM2-MR Coupled Model Simulation. *Front // Earth Sci.* 2021. 9. 761311. doi: 10.3389/feart.2021.761311.
- Swart N.C., Cole J.N.S., Kharin V.V., Lazare M., Scinocca J.F., Gillett N.P., Anstey J., Arora V., Christian J.R., Hanna S., Jiao Y., Lee W.G., Majaess F., Saenko O.A., Seiler C., Seinen C., Shao A., Sigmond M., Solheim L., von Salzen K., Yang D. and Winter B. The Canadian Earth System Model version 5 (CanESM5.0.3) // *Geosci. Model Dev.* 2019. Vol. 12 (11). P. 4823–4873. https://doi.org/10.5194/gmd-12-4823-2019 19.
- Thibaud E., Petitpierre B., Broennimann O., Davison A. C., Guisan A. Measuring the relative effect of factors affecting species distribution model predictions // *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. 5 (9). 947–955.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
- Tower W.L. On the origin and distribution of *Leptinotarsa decemlineata* Say, and the part that some of the climatic factors have played in its dissemination // *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 1900. Vol. 42. P. 21–43.

- Václavík T., Kupfe J.A., Meentemeyer R.K. Accounting for multi-scale spatial autocorrelation improves performance of invasive species distribution modeling (iSDM) // *Journal of Biogeography*. 2012. Vol. 39. P. 42–55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02589.x>
- Valavi R., Guillera-Arroita G., Lahoz-Monfort J.J., Elith J. Predictive performance of presence-only species distribution models: a benchmark study with reproducible code // *Ecological Monographs*. 2022. 92 (1). e01486. [10.1002/ecm.14](https://doi.org/10.1002/ecm.14)
- Vitousek P.M., Dantonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. Introduced species: a significant component of human-caused global change // *New Zealand Journal of Ecology*. 1997. 21. 1–16.
- Voldoire A., Saint-Martin D., Sénési S., Decharme B., Alias A., Chevallier M., et al. Evaluation of CMIP6 DECK experiments with CNRM-CM6-1 // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. 11. 2177–2213. <https://doi.org/10.1029/2019MS001683>.
- Volodin E.M., Mortikov E.V., Kostykin S.V., Galin V.Y., Lykossov V.N., Gritsun A.S., Diansky N.A., Gusev A.V., Iakovlev N.G., Shestakova A.A., Emelina S.V. Simulation of the modern climate using the INM-CM48 climate model // *Russian J. Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2018. Vol. 33 (6). P. 367–374. <https://doi.org/10.1515/rnam-2018-0032>.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. 33. 607–611, doi: [10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x)
- Warren D. L., Wright A.N., Seifert S.N., Shaffer H.B. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern // *Divers. Distrib.* 2014. 20. 334–343.
- Wegorek W. Badania nad biologią i ekologią stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // *Roczn. nauk roln.* 1957. W. 74-A-2. S. 135–185.

RANGE DYNAMICS OF THE INVASIVE INSECT PESTS COLORADO POTATO BEETLE *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* (SAY, 1824) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) AND POTATO MOTH *PHTHORIMAEA OPERCULELLA* (ZELLER, 1873) (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) IN RUSSIA UNDER CONDITIONS OF GLOBAL CLIMATE CHANGE

© 2024 Petrosyan V.G.^{a,*,#}, Krivosheina M.G.^a, Ozerova N.A.^b, Dergunova N.N.^a, Osipov F.A.^{a,#}

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia

^b Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 125315, Russia
e-mail: *petrosyan@sevin.ru

[#]These authors contributed equally

Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) and potato moth (*Phthorimaea operculella*) belong to the global list of the most dangerous invasive species in the world, which cause significant damage to agriculture. However, the pattern of their spatial distribution under the current climate, economic impacts in Russia, and future range dynamics under global climate change have not yet been described. In Russia, these two species *L. decemlineata* and *P. operculella* were first reported in 1960 and 1980, respectively. In this study, we used ensemble modeling (eSDM) methods to predict the potential distribution of insect pests in Russia and found that with global climate change in the future, there will be a trend of range expansion in two directions, from south to north and from west to east. The scenarios of species distribution in the world, current and potential ranges from 2020 to 2100 with a step of 20 years under different models and scenarios of climate change in Russia are presented. Information on native ranges, features of biology, characteristics of host plant damage and harmfulness, methods of species identification, vectors of invasion and estimation of economic damages is given. Predicted species ranges are important for developing measures to minimize future invasions of *L. decemlineata* and *P. operculella* and their harmful effects.

Keywords: climate change models and scenarios, invasive species, species distribution models, iSDM, eSDM, ecological niche, economic loss.

ЧУЖЕРОДНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ КАРПА *CYPRINUS CARPIO* (CYPRINIDAE) ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ПЕЧОРА

© 2024 Рафиков Р.Р.

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН – ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982, Россия
e-mail: rafikov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 17.03.2024. После доработки 28.07.2024. Принята к публикации 17.08.2024

В данном сообщении впервые представлена морфо-биологическая характеристика самой северной локальной популяции одного из известнейших во всём мире чужеродных видов рыб – карпа обыкновенного *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. Его местообитанием является водоём-охладитель Печорской ГРЭС (65° с. ш., 58° в. д.), созданный на базе двух естественных озёр, в которых обитало до 8 видов рыб. Показано, что за 40-летний период существования данного водоёма структура его рыбного населения постоянно изменялась, а из 7 различных чужеродных видов рыб только карп и уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) воспроизводятся самостоятельно. Данная популяция карпа состоит из трёх форм, различающихся по характеру чешуйного покрова, среди которых доминирует (около 90% уловов) чешуйчатая форма. В условиях данного водоёма исследованные особи этой формы растут довольно медленно, что подтверждается низкими значениями темпа их линейного и весового роста. Показатели флуктуирующей асимметрии и морфологического разнообразия у рыб второго и четвёртого годов жизни не различались, что указывает на стабильность протекания раннего онтогенеза во времени. Сделан вывод об отсутствии возможности существования его популяции за пределами Печорского водохранилища.

Ключевые слова: карп, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758; формы, морфологические признаки, темп роста, водоём-охладитель, Печорская ГРЭС.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-204-215

Введение

Развитие рыболовной отрасли сельского хозяйства является одной из основных причин проблемы «биологических инвазий». Она заключается в появлении чужеродных видов в рассматриваемых сообществах и в возможных экологических или экономических последствиях данного процесса [Lodge, 1993]. К инвазиям относят миграцию и вселение видов в результате естественного расширения ареала, перемещения из-за флуктуаций численности и климатических изменений, антропогенных изменений абиотических факторов окружающей среды, преднамеренной интродукции и реинтродукции значимых видов, а также случайного вселения [Биологические инвазии..., 2004].

Водные экосистемы европейского северо-востока России имеют уникальное геологическое прошлое, включавшее постоянное преобразование гидрологической сети под

воздействием различных морских трансгрессий и оледенений [Андреичева и др., 2015]. Сформированная в таких условиях фауна рыбообразных и рыб в дальнейшем подверглась воздействию антропогенной деятельности различной интенсивности и направленности. На современном этапе формирования рыбного населения список видов рыбообразных и рыб указанной территории включает всего 52 вида, три из которых были перемещены между бассейнами рек Северная Двина и Печора, а 5 видов и вовсе являются абсолютно новыми [Сидоров, Решетников, 2014; Новосёлов, 2020].

Появление чужеродных видов в рыбной части сообщества может приводить к интенсификации сукцессионных процессов и даже полной перестройке структуры [Стерлигова, Ильмаст, 2009; Решетников и др., 2020]. Знание их закономерностей необходимо для прогнозирования возможных изменений

структуры рыбного населения, как отдельных водоёмов, так и целых речных бассейнов [Copp et al., 2005].

Одним из интересных объектов для исследования является карп *обыкновенный*, нативный ареал которого относится к амфибореальному типу, то есть разделён на азиатскую и европейскую части. Искусственное разведение на территории европейской части нашей страны позволило сдвинуть северную границу его распространения с широты 50 до широты 60 градусов [Атлас..., 2003]. Последующее развитие технологий выращивания карпа на тёплых водах вовлекло водоёмы-охладители различных электростанций в рыбоводный процесс. Так в среднем течении р. Печора, а именно в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС (65° с. ш., 58° в. д.), сформировалась его самовоспроизводящаяся группировка.

С 1986 по 1998 г. акватория водохранилища использовалась АО «Рыбосадковое хозяйство», мощность которого составляла 450 т по карпу, 100 т по форели *Parasalmo mykiss* Walbaum, 1792 и 30 т по бестеру *Huso huso* (Linnaeus, 1758) × *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758. Однако общее количество производимой рыбы в конце 1980-х гг. не превышало 300 т.

В результате аварий и нарушений технологического режима на предприятии рыбная часть сообщества время от времени пополнялась культивируемыми здесь объектами садкового рыбоводства [Захаров, Бознак, 2011]. Однако лишь у карпа сформировалась локальная группировка, поддерживаемая за счёт естественного воспроизводства. Необходимо отметить, что за последнее столетие его ареал значительно расширился на новые территории, включающие Северную и Южную Америки и Австралийский континент, а также Индию и восточную часть Африки [Koehn, 2004].

Успех его расселения стал возможен благодаря высокому инвазивному потенциалу, который определяется толерантностью к сильным колебаниям таких абиотических факторов среды, как температура, растворённый кислород, pH и мутность [Edwards, Twomey, 1982]. Также универсальная стратегия питания, позволяющая использовать

широкий спектр пищевых ресурсов (детрит, бентос, зоопланктон и растительность) и такие особенности как: быстрый рост, раннее созревание и высокая плодовитость, внесли значительный вклад в формирование инвазивного потенциала [Welcomme, 1988; Koehn, 2004]. По данным комиссии международного союза охраны природы, вначале 2000-х г. данный вид и вовсе был включён в рейтинг «100 наиболее опасных чужеродных видов» [Lowe et al., 2004].

Изучение морфологических, биологических и экологических особенностей популяций инвазивных видов представляет значительный интерес. Подобные знания способствует расширению представлений не только о процессах адаптации вида к новым условиям, но и пониманию причин и направленности микроэволюционного процесса при расселении.

Цель данной работы – охарактеризовать морфологические особенности, характер питания и темп роста чужеродной популяции карпа в водохранилище Печорской ГРЭС и определить возможность его дальнейшего расселения в бассейне р. Печора.

Материал и методика

Водоём-охладитель Печорской ГРЭС расположен в Приполярье (координаты: 65°06'58.5" с. ш., 57°21'13.0" в. д.). Это искусственное водохранилище наливного типа в правобережье среднего течения р. Печора (рис. 1). При его создании в 1984 г. были залиты два небольших озера и прилегающие заболоченные лесные участки, где предварительно были спилены деревья и намыт песок с примесью глины. Площадь водоёма составила 574 га. Он вытянут с запада на восток, продольная ось около 5 км, максимальная ширина до 1.5 км. Средняя глубина в пределах 5 м, максимальная составляет около 14 м. Береговая линия водоёма практически не изрезана, а южный берег укреплен бетонными плитами. Общий объём воды около 30 млн м³.

Отмечено превышение нормативов для рыбохозяйственных водоёмов по таким параметрам, как температура, pH (до 9.1) и содержание ионов меди (8 ПДК). Температура воды на водосбросе и малой акватории охла-

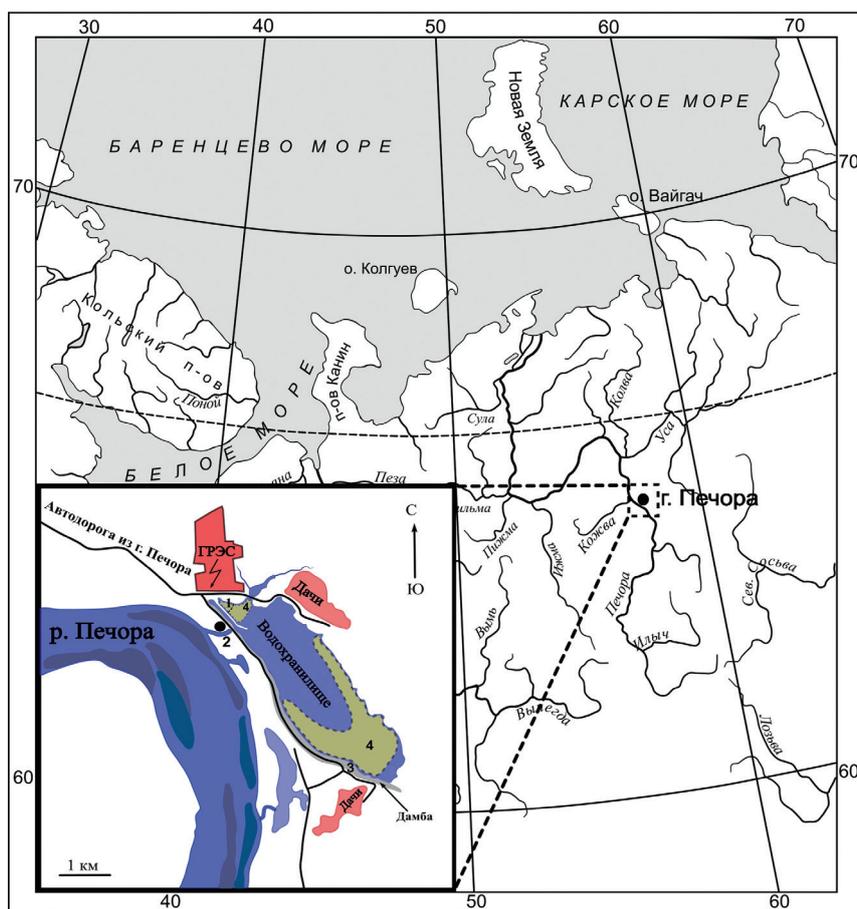


Рис. 1. Схема водохранилища. Условные обозначения: 1 – струераспределительная дамба, отделяющая малую акваторию, 2 – канал подпитки-сброса и насосная станция, 3 – оградяющая дамба с расположенной на ней автодорогой Печора – Бызовая, 4 – участки, где проводился отлов рыб.

дителя изменяется от 12–15 °С зимой до 30–35 °С летом, а льдом покрывается не более 50–60% площади.

Ихтиологический материал отбирался на протяжении 2008–2010, а также в 2013 и 2023 гг. Отлов рыбы осуществляли ставными жаберными сетями (с ячейёй от 18 до 60 мм) и мальковой волокушей (длинной 10 м с ячейёй 4 мм). Морфологический анализ 69 экз. проводили по общепринятой методике, однако в данной работе использованы наиболее стабильные в онтогенезе меристические признаки. В боковой линии подсчитывалось количество прободённых чешуй. Число жаберных тычинок определялось на наружной стороне первой жаберной дуги, учитывая, в том числе, рудиментарные и зачаточные тычинки. При определении количества позвонков уростиль учитывался как часть последнего позвонка. В плавниках отдельно учитывались как ветвистые, так и не ветвистые лучи. В спинном и анальном плавниках последние два луча при-

нимались за один, так как они имеют общее основание [Правдин, 1966]. Перед подсчетом количества лучей в плавниках и жаберных тычинок у рыб небольшого размера их предварительно окрашивали слабым водным раствором ализаринового красного [Якубовски, 1970].

Для оценки стабильности развития чешуйчатой формы карпа проведено определение частоты асимметричного проявления [Захаров и др., 2000] в билатеральных морфологических признаках и определён уровень их морфологического разнообразия с применением показателей μ Животовского и доли редких морф для рыб разных лет генераций [Животовский, 1980].

Возраст 105 экз. рыб определяли по чешуе. За годовое кольцо принимали участок прерывистых склеритов, которые просматриваются по всему периметру чешуйки [Дгебуадзе, Чернова, 2009]. Ретроспективный анализ роста рыб выполнен методом обратного

расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа [Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001]. Для общей характеристики пищевого спектра карпа в кишечных трактах исследованных рыб в возрасте 1+ (30 экз.) и 3+ (31 экз.) отмечались различные компоненты питания. Данные представлены в виде частоты встречаемости, определённой как отношение числа рыб с обнаруженным компонентом к общему числу рыб с непустым кишечным трактом.

Статистическая обработка данных проведена с использованием программного пакета PAST 3.25 [Hammer et al., 2001]. Проверка типа распределения выполнена с помощью критерия Шапиро – Уилка. Достоверность различий средних значений признаков в выборках рыб определена с помощью дисперсионного анализа или его непараметрического аналога – критерия Крускала – Уоллиса с применением последующих апостериорных тестов. Сравнение показателей μ Животовского и доли редких морф проведено с помощью критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

За 40-летний период существования водоёма-охладителя Печорской ГРЭС (с 1984 по сегодняшний день) в составе рыбного населения было выявлено 20 видов, а его структура характеризовалась существенными изменениями во времени (табл. 1). Изначально рыбная часть сообщества водохранилища была сформирована на основе видов рыб, обитавших в озёрах, использованных при его создании, однако в последствии её состав дополнили чужеродные бестер, радужная форель, карп и толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844).

Проведённые до 2000-х гг. ихтиологические исследования показали, что на тот период водоём-охладитель ПГРЭС являлся типичным окунево-плотвичным (до 90% уловов) водоёмом с минимальным участием вселенцев в структуре рыбной части сообщества [Бознак, Захаров, 2009].

Дальнейшая эксплуатация водоёма привела к постепенной деградации существующего ядра аборигенного рыбного населения и замещению его теплолюбивыми и эври-

бионтными видами рыб. В структуре уловов в период с 2008 по 2013 г. карп уже являлся доминирующим видом промысловой части рыбного населения водоёма-охладителя Печорской ГРЭС (табл. 1).

Все представители рыбного населения водоёма-охладителя характеризуются либо порционным типом нереста (уклейка, верховка, гольяны, карп, голец усатый и ёрш), либо нерестятся ранней весной (корюшка), что свидетельствует о критичности этапа размножения или раннего развития для одновременно нерестующих весной рыб. Ряд авторов [Халатян, 1971, 1972; Саппо, 1977; Филон, 1977] прямо указывают на нарушения воспроизводительной системы и временной сдвиг наступления отдельных стадий зрелости у плотвы, окуня и щуки, обитающих в зоне влияния тёплых вод различных ГРЭС. В.Г. Терещенко [2005] также описывал ситуацию, когда при хроническом тепловом загрязнении произошло выпадение из рыбного населения одновременно нерестующих видов рыб. В качестве основной причины этого явления автор указал на выявленное несоответствие сроков развития молоди рыб и организмов зоопланктона, которым она питается.

Биотопическое распределение особей разных генераций отличалось. Так на участках прибрежной литорали с развитыми макрофитами разновозрастная молодёжь карпа составляла значительную часть уловов (до 64%), а на открытых участках и вовсе 100%. Белого толстолобика в уловах отмечено не было, однако в 2007 г. в малой акватории водоёма произошёл замор, в результате которого погибло около 50 крупных (FL более 100 см) обитавших здесь особей.

Контрольный лов мальковым тягловым неводом с ячейей 4 мм позволил определить, что непромысловая часть рыбного населения состоит из уклейки (60%), верховки и ерша обыкновенного (по 18%), гольца усатого (3%). Озёрная форма корюшки европейской (снеток) в стандартных орудиях лова характеризуются единичными поимками (1%).

С 2010 по 2017 г. здесь располагалось рыбное хозяйство ООО «Аквакомплекс», занимавшееся товарным выращиванием стерляди, сибирского осетра и радужной форели. По

Таблица 1. Фауна рыб водоёма-охладителя ПГРЭС за разные периоды исследований

Виды рыб	1990–1997*	2008–2009	2013	2023
I. Сем. ACIPENSERIDAE – осетровые:				
1. <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – стерлядь	–	–	A**	–
2. <i>A. baerii</i> Brandt, 1869 – осётр сибирский	–	–	A**	–
3. <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) х <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – бестер (белуга × стерлядь)	A+	–	–	–
II. Сем. CYPRINIDAE – карповые:				
4. <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758) – уклейка	–	A+	A+	A+
5. <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843) – верховка обыкновенная	–	+	+	+
6. <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) – карась золотой	–	–	–	+
7. <i>Rhynchocypris percniurus</i> (Pallas, 1814) – голянь озёрный	–	+	+	+
8. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – голянь обыкновенный	–	+	+	+
9. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	+	–	–	+++
10. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – карп	A+	A+	A+	A+
11. <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – толстолобик белый	A+	A**	A**	–
III. Сем. BALITORIDAE – балиториевые				
12. <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – голец усатый	–	+	+	+
IV. Сем. ESOCIDAE – щуковые				
13. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – щука обыкновенная	+	–	–	–
V. Сем. OSMERIDAE – корюшковые				
14. <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) – корюшка европейская	+	+	+	+
VI. Сем. SALMONIDAE – лососёвые				
15. <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792) – форель радужная	A+	–	A**	A**
VII. Сем. COREGONIDAE – сиговые				
16. <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758) – сиг обыкновенный	+	–	–	–
VIII Сем. THYMALLIDAE – хариусовые				
17. <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) – хариус европейский	+	–	–	–
IX. Сем. LOTIDAE – налимовые				
18. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	+	–	–	–
X. Сем. PERCIDAE – окуневые				
19. <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) – ёрш обыкновенный	+	+	+	+
20. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – окунь речной	+	–	–	+++
ИТОГО ВИДОВ:				
аборигенов	8	6	6	9
чужеродных	4	3	6	3
общее число	12	9	12	12

Условные обозначения: * – данные из публикации [Бознак, Захаров, 2009]; ** – опросные данные, А – чужеродные виды.

данным опросов рыбаков-любителей, в 2013 г. в уловах периодически отмечались объекты рыбоводства, которые попадали в водоём из-за поломки садков. В это же время были отмечены последние известные поимки нескольких крупных экземпляров толстолобика.

Структура уловов на мелководных участках восточной части водохранилища, полученная в августе 2023 г., несколько изменилась. Ведущая роль здесь уже принадлежит ранее не отмеченному карасю золотому (до 57%). По данным опроса рыбаков-любителей, этот вид стал встречаться в уловах в восточной части водохранилища с 2020–2021

гг. Судя по всему, он был вселён в водохранилище рыбаками-любителями в середине прошлого десятилетия, и на данный момент активно увеличивает свою численность. Доминировавшие ранее карп и обыкновенный ёрш составили по 20% уловов, доля корюшки остаётся незначительной 3%. В уловах из мелкочаеистых орудий лова (сети с ячейёй 10–14 мм) продолжают доминировать уклейка (57%) и ёрш (26%). Возросла доля голяна озёрного до 16%, верховка отмечена лишь единично (1%).

Отловленные особи карпа заметно различаются по характеру чешуйного покрова. На

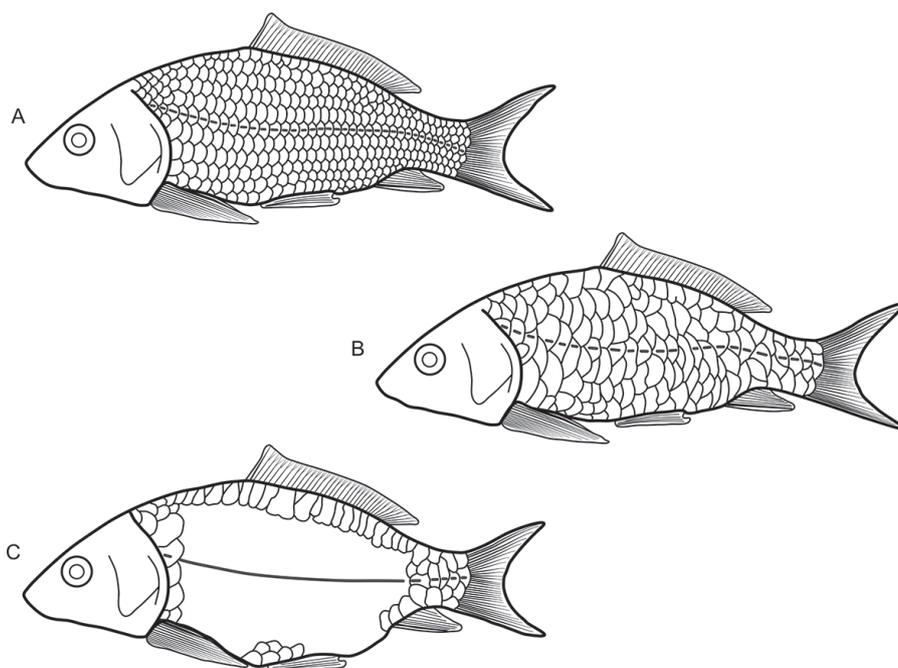


Рис. 2. Схемы чешуйного покрова выявленных форм карпа: А – чешуйчатая; В – разбросанная, тип III; С – разбросанная, тип I.

основании данного диагностического признака были идентифицированы три группы карпа [Кирпичников, Головинская, 1966]. Карп чешуйчатой формы характеризуется нормальным строением чешуйного покрова (рис. 2 А).

Особь разбросанной зеркальной формы включают два типа. Рыбам из I типа свойственно наличие целого ряда чешуй вдоль спины, а также отдельные скопления чешуй у жаберной крышки, плавников и хвоста (рис. 2 С). Для рыб типа III характерно наличие развитых рядов крупных чешуй вдоль всего тела без соблюдения их поперечности (рис. 2 В).

Подавляющее большинство особей карпа в уловах относятся к чешуйчатой форме (более 90%). Известно, что относящиеся к ней особи, обладают наибольшей жизнеспособностью, что и определяет степень их доминирования [Кирпичников, 1987].

Величины и диапазон изменчивости большинства счётных показателей выборки чешуйчатой формы карпа укладываются в его видовые стандарты. Спинной D III–IV 18–21 и анальный A III 5–6 плавники с зазубренным первым лучом. Грудной и брюшной имеют следующие формулы P 13–17, V II 7–8. Значения остальных морфологических признаков представлены в таблице 2.

Как и ожидалось, выборки значимо ($p < 0.001$ по критерию Манна – Уитни) отличаются между собой по количеству прободённых чешуй в боку тела. Известно, что у разбросанных форм карпа число мягких лучей в плавниках и жаберных тычинок меньше, чем у чешуйчатой формы [Кирпичников, 1987]. Однако, по причине редких и малочисленных поимок особей разбросанных форм, статистически значимых отличий в имеющихся выборках карпа по данным признакам не выявлено.

Общее влияние на значение морфологических показателей могут оказывать и условия обитания в техногенных водоёмах, вплоть до наличия аномалий развития скелетных структур [Татарко, 1968; Саппо, 1977]. Формирование данной популяции карпа началось с небольшого числа особей, попадающих в водоём в результате аварий на рыбноводном хозяйстве. Ограниченный набор генотипов особей и инбридинг, происходящий в замкнутом водоёме, также могут отражаться на процессе поддержания гомеостаза развития [Кирпичников, 1987]. Например, для культивируемого в различных условиях одомашненного карпа описаны такие отклонения, как уродства позвоночника, жаберных крышек, плавников и чешуи. Наиболее часто их можно встретить у молоди, которая в следствие

Таблица 2. Меристические признаки карпа из водоёма-охладителя Печорской ГРЭС

Признаки	Номинативная форма [Атлас..., 2003]	Чешуйчатая форма (n = 59)	Разбросанная III тип (n = 3)	Разбросанная I тип (n = 7)
II	32–41	36.97 ± 0.19 33 – 40	23.33 ± 1.86 21 – 27	6.43 ± 1.04 3 – 11
D	15–22	19.19 ± 0.12 18 – 21	19.67 ± 0.33 19 – 20	19.57 ± 0.30 19 – 21
A	5–6	5.02 ± 0.02 5 – 6	5 5	4.86 ± 0.14 4 – 5
P	–	15.46 ± 0.10 13 – 17	15.33 ± 0.33 15 – 16	15.57 ± 0.20 15 – 16
<i>sp.br.</i>	21–29	23.76 ± 0.27 20 – 29	23.67 ± 0.67 23 – 25	22.29 ± 0.84 21 – 27
<i>vert.</i>	36–38	36.14 ± 0.09 35 – 38	36.33 ± 0.33 36 – 37	36.86 ± 0.14 36 – 37

Примечание: II – число прободённых чешуй в боковой линии; D, A, P – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, брюшном и грудном плавниках; *sp.br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков; над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования признака.

жёсткого стабилизирующего отбора погибает [Татарко, 1977; Кирпичников, 1987].

Оценка стабильности раннего онтогенеза в условиях изучаемого водоёма, проведённая на основании таких билатеральных морфологических признаков, как число жаберных тычинок и прободённых чешуй в боку тела, а также лучей в грудных и брюшных плавниках, свидетельствует о сходных условиях протекания раннего онтогенеза (табл. 3).

Показатели Животовского и доли редких морф, рассчитанные по данным 6 признаков, указанных в таблице 2 (для билатеральных признаков взяты показатели на левой стороне тела), также достоверных различий между особями не выявили. Сходные показатели флуктуирующей асимметрии и морфологического разнообразия, а также отсутствие выраженных фенодивиаций у карпа разных лет генераций свидетельствуют об отсутствии выраженного влияния специфического термического режима водоёма на этап раннего онтогенетического развития.

В раннелетний период (середина июня – середина июля) половозрелые особи концентрировались в центральной и удалённой от водосброса части водоёма, что вероятно связано с нерестом. Берег юго-западной части водоёма укреплен железобетонными плитами, защищая тело плотины от размывания, а периметр ложа малой акватории водоёма и вовсе отсыпан валуном и гравием. Такие антропогенно-созданные прибрежные местообитания лишены мягкой водной растительности, являющейся основой для нерестово-выростных угодий данного вида рыб. Наиболее оптимальные условия для нереста отмечены в удалённой от водосброса (восточной) части водохранилища, где литоральная зона представлена мелководьями (средняя глубина около 1 м), дно которых песчаное и покрыто мягкой водной растительностью. Именно здесь у зарослей растений отмечены небольшие скопления (до 10–15 экз.) рыб, а все особи в уловах были с текущими половыми продуктами. Соотношение полов ($\sigma^7:\text{♀}$)

Таблица 3. Показатели разнообразия меристических признаков чешуйчатой формы карпа генераций разных лет

Возраст	Год вылова	Генерация, год	N, шт	ЧАП/П	$\mu \pm S_\mu$	$h \pm S_h$
1+	2008	2007	29	0.34±0.04	3.90±0.13	0.15±0.02
3+	2009	2006	26	0.33±0.04	3.86±0.14	0.13±0.02

Примечание: ЧАП/П – частота асимметричного проявления на признак; $\mu \pm S_\mu$ – показатель Животовского и его ошибка; $h \pm S_h$ – доля редких морф и её ошибка.

составило 3:1, то есть характеризовалось трёхкратным преобладанием самцов (75%) над самками (25%). Известно, что такое соотношение на нерестилищах карпа часто смещено в сторону самцов [Мовчан, 1983].

Питание карпа в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС соответствует его пищевой специализации. В большинстве водоёмов основу его рациона составляют планктонные организмы и растительность, а также личинки различных насекомых и моллюски [Атлас..., 2003]. В кишечных трактах исследованных особей наиболее часто встречались мелкие гидробионты – различные ракообразные (Cladocera – 94%, Ostracoda – 50%, Сорерода – 44%) и растительные остатки (90%). Также часто встречались водяные клещи (67%), личинки хирономид (56%), другие двукрылые (21%) и моллюски (13%). Личинки подёнок, ручейников, стрекоз и водных жуков отмечены редко (от 8 до 2% по частоте встречаемости). Сходный рацион питания был обнаружен у карпа из озёрных местообитаний в бассейне рек Амударья и Сырдарья [Никольский, 1940].

Биологический анализ, проведённый с привлечением дополнительного материала (106 экз. в общем), показал, что стандартная длина (FL) в выборке колебалась от 68 мм до 500 мм, с общей массой тела рыб от 7 г до 2414 г. Возрастной ряд всех отловленных особей составил от 1+ до 9+ лет. Наличие молоди, а также половозрелых особей с текучими половыми продуктами, свидетельствует об успешном воспроизводстве карпа в исследованном водохранилище.

Рост особей чешуйчатой формы из водоёма-охладителя можно охарактеризовать как прямолинейный (рис. 3). Темп их роста на естественной кормовой базе заметно ниже по сравнению с таковым у рыб, выращиваемых на рыбоводных предприятиях. Так, например, по сравнению с особями, реализованными на Нювчимском рыбоводном хозяйстве, которое расположено 550 км южнее водохранилища Печорской ГРЭС, темп роста отличается примерно в 2 раза. Необходимо отметить, что на Нювчимское хозяйство карп был завезён в начале лета из рыбоводного хозяйства средней полосы России в возрасте 2+ и подращивался с использованием специализированных кормов до осени с последующей реализацией.

По сравнению с природными популяциями, особи карпа из водоёма-охладителя ПГРЭС значительно уступают по темпу линейного роста полупроходным формами из азово-черноморского бассейна или азиатской части ареала. В то же время, практически не отличаясь от жилых речных популяций карпа из верхнего течения р. Амударья и нижнего течения р. Селенга, они превосходят по такому группировки из р. Или и о. Сурхан (табл. 4). В качестве возможной причины можно указать, что печорское водохранилище характеризуется слабым развитием организмов макрозообентоса, являющимся возможным следствием как особенностей строения ложа и берегов водоёма, так и специфики термического и гидрохимического режимов. Установлен градиент увеличения биомассы бентоса по мере удаления от водосброса, который

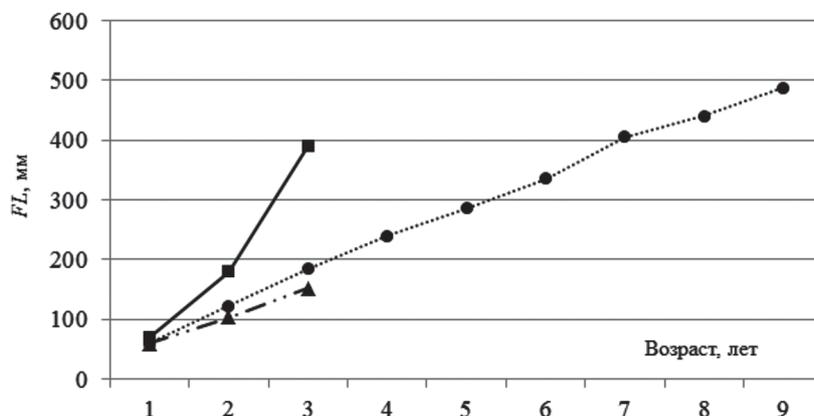


Рис. 3. Темп роста разных форм карпа водоёма-охладителя Печорской ГРЭС и подращиваемого на Нювчимском рыбоводном хозяйстве по данным обратных расчислений. Условные обозначения: ●—●—●— чешуйчатая форма, ▲—▲—▲— разбросанная форма обоих типов, ■—■—■— чешуйчатая форма из садкового хозяйства Нювчимского водохранилища.

Таблица 4. Средние значения показателей наблюдаемого линейного (мм) и весового (г) роста карпа из водохранилища Печорской ГРЭС и иных водоёмов

Линейный рост									
Водоём (широта, °)	Возрастная группа, лет								Источник
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	8+	9+	
ПГРЭС, (65°)	88 (45)	159 (6)	199 (26)	241 (4)	304 (16)	342 (5)	440 (2)	500 (1)	Наши данные
р. Селенга (51°)	101	191	273	331	365	396	458	–	Асхаев, 1961
р. Или	–	91	148	190	223	245	–	–	Ведищева, Яржомбек, 2007
о. Сурхан	–	70	117	171	213	289	–	–	
р. Дунай	–	320	350	415	465	530	–	–	
Низовье р. Амур, (50°)	118	205	275	334	383	436	525	567	Никольский, 1956
Низовье р. Дон, (47°)	130	245	325	375	425	470	–	–	Берг, 1949
Дельта р. Кубань, (45°)	130	255	340	410	455	490	–	–	
Аральское море, (45°)	126	215	293	360	416	465	–	–	Никольский, 1940
о. Иссык-Куль, (42°)	135	260	350	417	471	525	–	–	
р. Амударья, (39°)	79	128	172	233	302	362	–	–	
р. Гвадалквивир, (37°)	104	194	279	352	399	–	–	–	Fernandez-Delgado, 1990
Весовой рост									
ПГРЭС, (65°)	21 (45)	131 (6)	239 (26)	413 (4)	631 (16)	840 (5)	1783 (2)	2414 (1)	Наши данные
Низовье р. Селенга (51°)	52	210	463	604	1021	1612	2360	–	Асхаев, 1961
р. Амур (50°)	52	272	733	1020	1375	1766	–	–	Ведищева, Яржомбек, 2007
р. Дунай	–	730	1100	1615	2350	3455	–	–	
Краснодарское вдхр, (45°)	37	167	703	1546	1934	2468	4033	–	Куликов и др., 2020
Низовье р. Урал, (47°)	–	355	802	1323	1563	2467	5706	–	
Аральское море, (45°)	–	372	769	1112	1507	2062	–	–	
Азовское море, (46°)	–	387	780	1086	1779	2412	–	–	Никольский, 1940

Примечание: в скобках указано количество исследованных автором экземпляров.

изменялся от 0.04 г/м² у водосброса до 0.98 г/ м² на мелководье в максимально удалённой части [Рафиков, 2016]. Видимо столь слабое развитие населения дна водоёма объясняет и очень низкие показатели весового роста, которые, по сравнению с указанными популяциями, можно охарактеризовать как минимальные.

Данные о температуре воды за период с 2010 по 2014 г., полученные во время существования рыбоводного хозяйства, позволяют утверждать, что водоём-охладитель характеризуется продолжительным вегетационным (количество дней со среднесуточной $t > 10$ °С) периодом, составляющим до 170 дней (рис. 4). Тот же параметр, рассчитанный по среднесуточной температуре воздуха для данного района, составляет не более 80 дней. Таким образом, в результате сброса подогре-

тых вод происходит значительный прогрев водной массы, приводящий к изменению термического режима водоёма в целом.

Принято считать, что масса сеголетков, гарантирующая нормальную зимовку в условиях рыбхозов средней полосы европейской части России и Западной Сибири, составляет до 25–30 г. Такой массы они достигают за период с мая по октябрь, что составляет порядка 130–150 дней [Мартышев, 1973].

Следовательно, продолжительности вегетационного периода в водохранилище ПГРЭС хватает для достижения стадии развития, способной успешно перезимовать. Повышенный температурный фон способствует данному процессу, смягчая условия зимовки. Таким образом, формирование самоподдерживающейся популяции карпа явилось следствием значительного круглогодичного про-

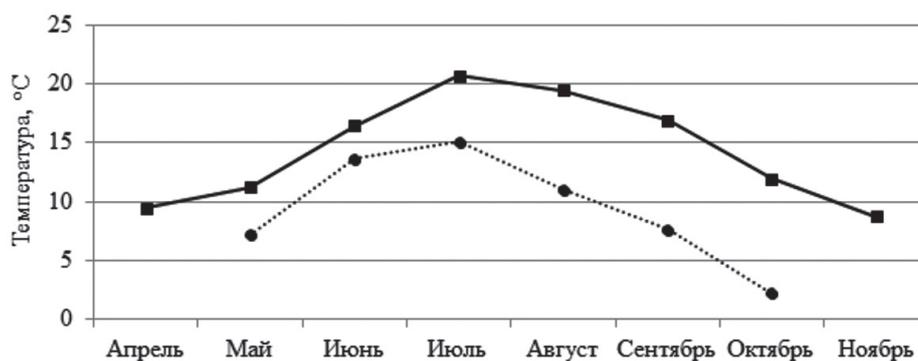


Рис. 4. Средние температуры воды в период с 2010 по 2014 г. возле садков рыбноводного хозяйства на Печорской ГРЭС и воздуха в районе г. Печора. Условные обозначения: —■— температура воды, ••••• температура воздуха.

грева водной массы водохранилища. Из-за крайне непродолжительного вегетационного периода в естественных водоёмах бассейна р. Печора (не более 80 дней) достижение холодоустойчивой стадии жизненного цикла становится маловероятным, что определяет отсутствие возможности сформировать самоподдерживающиеся группировки карпа за пределами водоёма-охладителя Печорской ГРЭС.

Заключение

За непродолжительный период существования водоёма-охладителя Печорской ГРЭС его рыбная часть сообщества претерпела значительные изменения. Всего в составе ихтиофауны отмечено 7 чужеродных видов рыб, из которых только уклейка и карп самостоятельно воспроизводятся в условиях данного водоёма. Это подтверждается не только широким распространением карпа по всей акватории водохранилища и его значимой ролью в структуре рыбного населения, но и такими фактами, как визуальная фиксация нерестового поведения, поимка молоди и особей с текучими половыми продуктами. Выявленное в результате исследования возрастного состава разнообразие возрастных групп свидетельствует о стабильности процесса воспроизводства исследованной популяции карпа.

На основании морфологических описаний исследованных особей, были идентифицированы чешуйчатая и две разбросанные (тип I и тип III) зеркальные формы карпа, хорошо различающиеся по характеру чешуйного покрова. С учётом малого объёма выборок зеркальных форм значимые отличия их

по морфологическим признакам выявлены лишь для количества чешуй в боку тела. В целом же, величины и диапазон изменчивости большинства счётных показателей выборки чешуйчатой формы карпа укладываются в его видовые стандарты. Сходные показатели флуктуирующей асимметрии и морфологического разнообразия, отсутствие выраженных фенодивиаций у карпа разных лет поколений свидетельствуют о благоприятных для данного вида условиях развития.

Качественный состав питания карпа в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС соответствует его пищевой специализации, где основу его рациона составляют планктонные организмы и растительность, а также личинки различных амфибиотических насекомых. По темпу линейного роста исследованные особи карпа близки к жилым речным природным популяциям, значительно уступая им в весовом росте, что, по-видимому, является следствием слабого развития организмов макрозообентоса в водоёме.

Анализ данных по температуре воды из водоёма-охладителя позволил сделать вывод о значительном вкладе сброса отводимых с электростанции горячих вод в увеличение продолжительности нагульного периода для карпа. Длительность нагульного периода, необходимая для достижения холодоустойчивой стадии развития молоди, значительно превышает период активной вегетации в естественных водоёмах среднего течения р. Печора. Это позволяет считать, что образование самоподдерживающихся группировок за пределами водоёма-охладителя Печорской ГРЭС маловероятно.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзадания «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» № гос. регистрации 122040600025-2 (2022-2024 гг.).

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Андреичева Л.Н., Марченко-Вагапова Т.И., Буравская М.Н., Голубева Ю.В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС, 2015. 224 с.
- Асхаев М.Н. Акклиматизация амурского сазана в водоёмах бассейна Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркут. гос. ун-т. Иркутск, 1961. 17 с.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 926 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая, М.И. Орлова [и др.]. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бознак Э.И., Захаров А.Б. Рыбное население индустриального водоёма в условиях многофакторного антропогенного воздействия // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Матер. II Междунар. научно-практ. конф. Пермь, 25–28 мая, 2009. Пермь: Изд-во Перм. ГУ, 2009. С. 220–224.
- Ведищева Е.В., Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб: карповые и другие мягкопёрые. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 99с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 315 с.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. Современные изменения рыбного населения крупных рек европейского северо-востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 1. С. 23–33.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки / Центр экологической политики России, Центр здоровья среды. М., 2000. 68 с.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Кирпичников В.С. Головинская К.А. Характеристика основных породных групп карпа, разводимых в СССР. М.: ГОСНИОРХ, 1966. Т. 61. С. 28–38.
- Куликов Е.В., Кадимов Е.Л., Исбеков К.Б., Асылбекова С.Ж. Временной метод определения численности рыб в рыбопромысловых реках // Вестник Астраханского гос. технического ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 1. С. 68–76.
- Мартышев Ф.Г. Прудовое рыбоводство. М.: Высшая школа, 1973. 428 с.
- Мовчан, Ю.В., Смирнов А.И. Фауна Украины: В 40 т. Риби. Карповые. Т. 8. Вып. 2. Ч. 2. Киев: Наукова думка, 1983. 360 с.
- Никольский Г.В. Рыбы Аральского моря. М.: Изд-во МОИП, 1940. 216 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Новосёлов А.П. Новые виды рыб в водоёмах Европейского Северо-Востока России // Экология. 2020. № 6. С. 457–464.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
- Рафиков Р.Р. Формирование рыбного населения искусственных водоёмов на территории Республики Коми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар.: ИБ КНЦ УрО РАН, 2016. 20 с.
- Решетников Ю.С., Стерлигова О.П., Аникиева Л.В., Королёва И.Н. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60. № 3. С. 1–12.
- Саппо Г.Б. Влияние тёплых вод на биологию и численность леща Иваньковского водохранилища // В сб.: Биологический режим водоёмов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов / Ред. Г.Г. Винберг. М.: Наука, 1977. С. 108–134.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоёмов европейского Северо-Востока. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. 346 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Виды вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–370.
- Татарко К.И. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопросы ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 3. С. 425–439.
- Татарко К.И. Аномалии карпа и роль температурного фактора в их развитии // В сб.: Биологический режим водоёмов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов / Ред. Г.Г. Винберг. М.: Наука, 1977. С. 157–196.
- Терещенко В.Г. Динамика разнообразия рыбного населения озёр и водохранилищ России и сопредельных стран: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Ин-т озераведения РАН, 2005. 49 с.

- Филон В.В. Некоторые показатели физиологического состояния плотвы при повышенных температурах и состоянии её запасов в Иваньковском водохранилище // В сб.: Биологический режим водоёмов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов / Ред. Г.Г. Винберг. М.: Наука, 1977. С. 120–134.
- Халатян О.В. Влияние повышенной температуры на развитие семенников плотвы Иваньковского водохранилища // Известия ГосНИОРХ. 1971. Вып. 75. С. 127–135.
- Халатян О.В. Смещение отдельных этапов развития половых желёз окуня под влиянием температурного фактора // В сб.: Рыбохозяйственное изучение водоёмов. Л.: ГосНИОРХ, 1972. № 8. С. 22–26.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
- Якубовски М. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образований у рыб in toto // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Copp G.H., Bianco P.G., Bogutskaya N., Eros T., Falka I., Ferreira M.T., Fox M.G., Freyhof J., Gozlan R.E., Grabowska J., Kovac V., Moreno-Amich R., Naseka A. M., Penaz M., Povz M., Przybylski M., Robillard M., Russell I.C., Stakenas S., Sumer S., Vila-Gispert A. & Wiesner C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // Journal of Applied Ichthyology. 2005. Vol. 21. P. 242–262. doi: 10111/j.1439-0426.2005.00679.x
- Edwards E.A., Twomey K.A. Habitat suitability index models: common carp. 1982. 28 pp. Washington DC, USA U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-82/10.12.
- Fernández-Delgado C. Life history patterns of the common carp, *Cyprinus carpio*, in the estuary of the Guadalquivir River in south-west Spain // Hydrobiologia. 1990. 206(1). P. 19–28. doi:10.1007/BF00018966
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
- Koehn JOHN D. Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways // Freshwater Biology. 2004. № 49 (7). P. 882–894. DOI:10.1111/j.1365-2427.2004.01232.x
- Lodge D.M. Biological invasions: lessons for ecology // Trends in Ecology and Evolution. 1993. Vol. 8. P.133–137. doi.org/10.1016/0169-5347(93)90025-K.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database. Auckland, New Zealand: The Invasive Species Specialist Group, World Conservation Union. 2004. 11 pp.
- Welcomme R.L. International introductions of inland aquatic species. FAO Fisheries Technical Paper 294. Rome: FAO, 1988. 318 pp.

ALIEN POPULATION OF COMMON CARP *CYPRINUS CARPIO* (CYPRINIDAE) FROM A RESERVOIR IN THE PECHORA RIVER BASIN

© 2024 Rafikov R.R.

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(IB FRC Komi SC UB RAS), Syktyvkar, 167982, Russia
e-mail: rafikov@ib.komisc.ru

This publication presents the morpho-biological description of the northernmost local population of common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 for the first time. This is one of the world's most famous alien fish species, which was recently discovered in a cooling pond (65°N, 58°E) in the middle stream of the Pechora River. The paper shows that of 7 alien fish species that inhabited the reservoir, only common carp and bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) formed stable breeding groups. The common carp population consists of three forms differing in the character of scale cover, among which the full scaly form dominates (about 90 % of catches). The linear growth rate of the scaly form is low. The weight growth rate can be assessed as minimal. The indicators of fluctuating asymmetry and morphological diversity in fish of the second and fourth years of life did not differ, which show the stability of early ontogenesis over time. It is concluded that there is no possibility of existence of its population outside the Pechora reservoir.

Keywords: Common carp; *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758; forms; morphological features; growth rate; cooling pond.

ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК В УРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*)

© 2024 Терехова Е.С.*, Корытин Н.С.**, Ранюк М.Н.***

Институт экологии растений и животных, Екатеринбург, 620144, Россия
e-mail: *terekhova_es@ipae.uran.ru, **nsk@ipae.uran.ru, ***ranyuk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 23.05.2024. После доработки 13.08.2024. Принята к публикации 27.08.2024

Проанализированы изменения морфологических признаков енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) на выборках из одного локалитета, разделённых 30-летним интервалом времени. Выявлены относительно небольшие различия, как по метрическим, так и неметрическим признакам черепа. Половой диморфизм выражен слабо. По комплексу 13 метрических признаков обнаружены значимые хронографические различия у молодых и взрослых самцов. У самок, как молодых, так и взрослых, таких различий не выявлено. Анализ неметрических признаков черепа показал несколько более высокий уровень дивергенции по ряду фенотипов. Среди особей, добытых в 2020-е гг., обнаружено несколько новых фенотипов, отсутствовавших в выборке 1990-х гг., что свидетельствует об определённом увеличении разнообразия в популяции енотовидной собаки за 30-летний период. Констатирована относительно слабая хронографическая изменчивость признаков черепа в сравнении с другими видами Canidae, что авторы связывают с рядом физиологических особенностей енотовидной собаки.

Ключевые слова: енотовидная собака, морфология, популяция, преднамеренная интродукция, краниологические признаки.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-216-229

Введение

Биологические инвазии привлекают внимание во всём мире как потенциальный источник угрозы целостности природных экосистем и представляют собой один из наиболее существенных факторов, наряду с сокращением и фрагментацией местообитаний, негативно влияющий на уровень современного биоразнообразия [Allendorf, Lundquist, 2003; Clavero, Garcia-Berthou, 2005]. В то же время транслокации животных можно охарактеризовать как масштабный эволюционный эксперимент, который позволяет проследить процесс адаптации и изменения популяционных характеристик видов, вынужденных осваивать новую среду обитания.

Одним из таких видов является енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), естественный ареал которой охватывает Дальний Восток, Китай, Северо-Восток Индокитая, Корейский полуостров и Японию (рис.1).

С 1929 по 1955 г. была предпринята массовая интродукция вида в европейской части Советского Союза, Сибири и Средней Азии,

всего было выпущено 8850 особей в 82 областях, краях и республиках. [Павлов и др., 1974]. Большинство выпусков в европейской части СССР признано успешными [Глушков и др., 2001], енотовидная собака здесь быстро начала наращивать численность, пик пришёлся на конец 1950-х – начало 1960-х гг. [Павлов и др., 1974]. Иная картина наблюдалась на Урале, в Западной и Центральной Сибири. Все выпуски оказались неудачными. Интродукцию енотовидной собаки на Урале проводили с 1935 по 1955 г. в Башкирии и Челябинской обл. [Павлов и др., 1974]. Через несколько лет после выпуска енотовидная собака практически исчезла в местах интродукции. В Свердловской обл. её не выпускали, однако с начала 1960-х гг. зверя стали отмечать в южных районах области. В заготовках пушнины вид впервые появился в 1962 г. [Малафеев, Корытин, 1978], то есть территорию Свердловской обл. вид заселил самостоятельно. Долгое время численность его была низкой, и только к концу 1980-х гг. плотность достигла достаточно высоких зна-

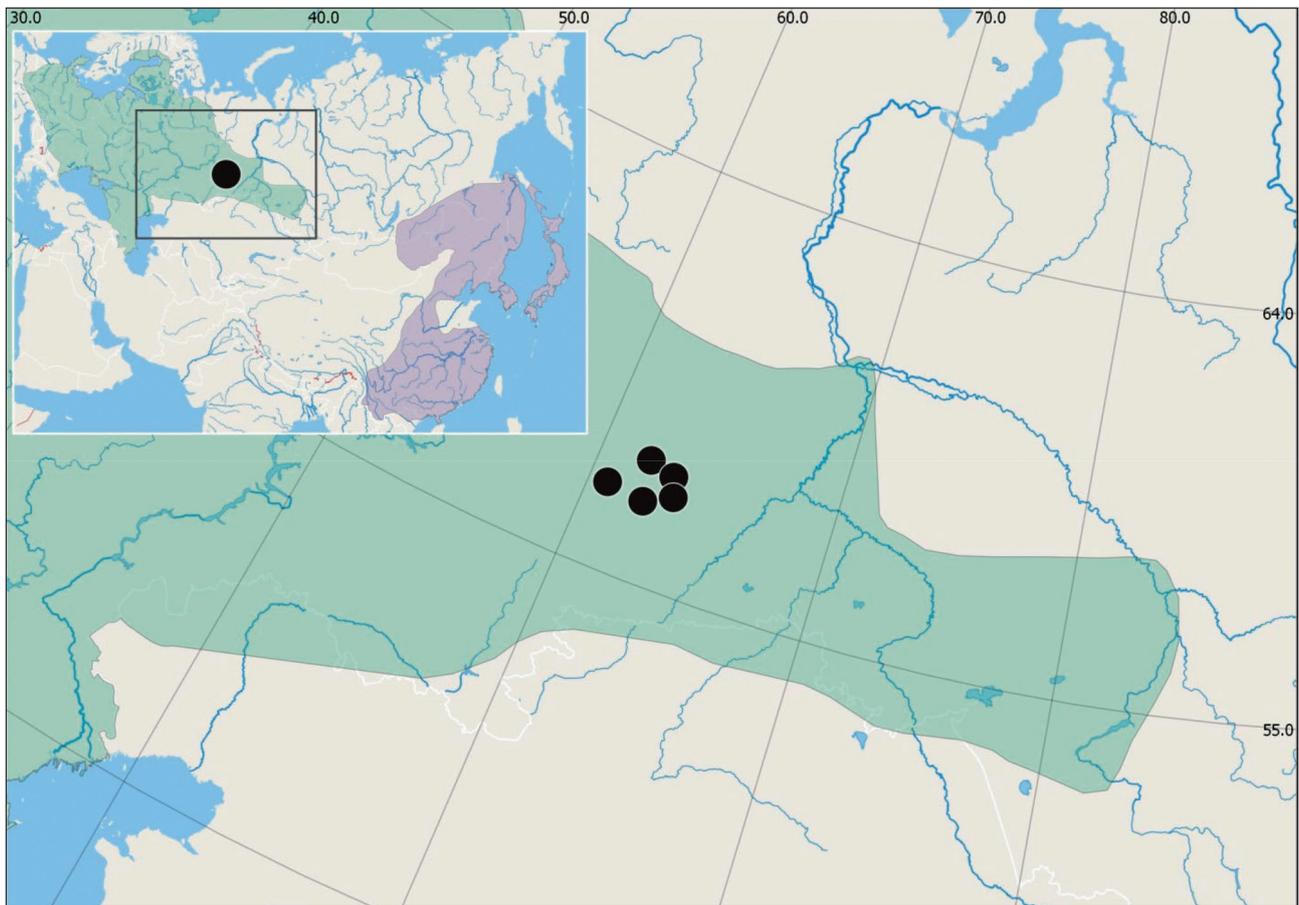


Рис. 1. Географическая локализация места сбора материала. Зелёным цветом обозначен аллохтонный ареал, сиреневым цветом – автохтонный ареал енотовидной собаки (по данным The IUCN Red List [Kauhala, Saeki, 2016] с дополнениями по [Сидоров и др., 2009] и portalу «Млекопитающие России» [Lisovsky et al., 2018]).

чений, сопоставимых с плотностью лисицы. В настоящее время енотовидная собака постоянно обитает на юге области, встречается и в более северных районах, вплоть до г. Ивдель (60° с. ш.). В 1980 г. вид был обнаружен в Тюменской обл. [Кириухин и др., 2002], в 1994 г. – на западе Омской обл. [Сидоров, Мишкин, 1999]. К концу 1990-х гг. хищник освоил многие районы левобережья Иртыша [Кириухин и др., 2002; Сидоров и др., 2009], к настоящему времени ареал достигает левобережья Оби в Новосибирской обл. [Кириухин и др., 2012] (рис. 1).

Столь мощное самостоятельное продвижение на восток вызывает большой интерес с точки зрения изучения возможных адаптивных перестроек у вида, осваивающего новые местообитания.

Цель данной работы – оценить степень морфологической изменчивости краниологических признаков в уральской популяции енотовидной собаки за 30-летний период.

Материал и методы

Материалом для исследования послужила краниологическая коллекция енотовидных собак, хранящаяся в музее Института экологии растений и животных УРО РАН. Коллекция состоит из 203 черепов *N. procyonoides* известного пола, добытых на территории Свердловской обл. в пяти административных районах (Байкаловский, Богдановичский, Ирбитский, Каменский и Талицкий) в период с 1987 по 1990 г., и с 2019 по 2021 г. (рис.1). Западная граница района сбора материала проходит по 61.8° в. д., восточная – по 64.4° в. д., северная – по 57.8° с. ш., южная – по 56.5° с. ш.

Определение возраста животных осуществляли по методам В.С. Смирнова [1959], и Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберга [1967]. Определяли отношение канала верхнего клыка к его наибольшему диаметру в зоне разделения коронки и корня. Отдельно для самцов и самок строили распределения относительной ширины канала клыка. Оба распреде-

ления оказались двухвершинными с пограничными значениями для самцов – 37%; для самок – 36%. Соответственно, зверей с величиной продольного диаметра менее 36–37% относили к взрослым, более – к молодым. У части зверей из зоны трансгрессии распределений возраст был определён путём подсчёта годичных слоёв в цементе клыка [Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 2007]. Возраст молодых животных в выборке, получаемой от охотников, как правило, варьирует от 6 до 10 месяцев.

В анализ неметрических признаков черепа были дополнительно включены особи с неизвестным полом (2 особи 1990 г. добычи и 15 особей 2020 г. добычи), соответственно, выборка составила 220 черепов.

На каждом черепе измеряли 13 признаков [Новиков, 1956] при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм (рисунок 2). Также каждую особь классифицировали по 21 неметрическому признаку черепа, методика описания которых приведена в работе Анзорге с соавторами [Ansorge et al., 2009] (рис. 2).

Размеры черепа и частоты проявления неметрических признаков анализировали в 8 группах: самцов и самок в двух категориях возраста (взрослые/сеголетки) за периоды с 1987 по 1990 г. (период I) и с 2019 по 2021 г. (период II).

Статистический анализ проводили с помощью пакета статистических программ Statistica 8.0. При исследовании изменчивости метрических признаков черепа влияние пола,

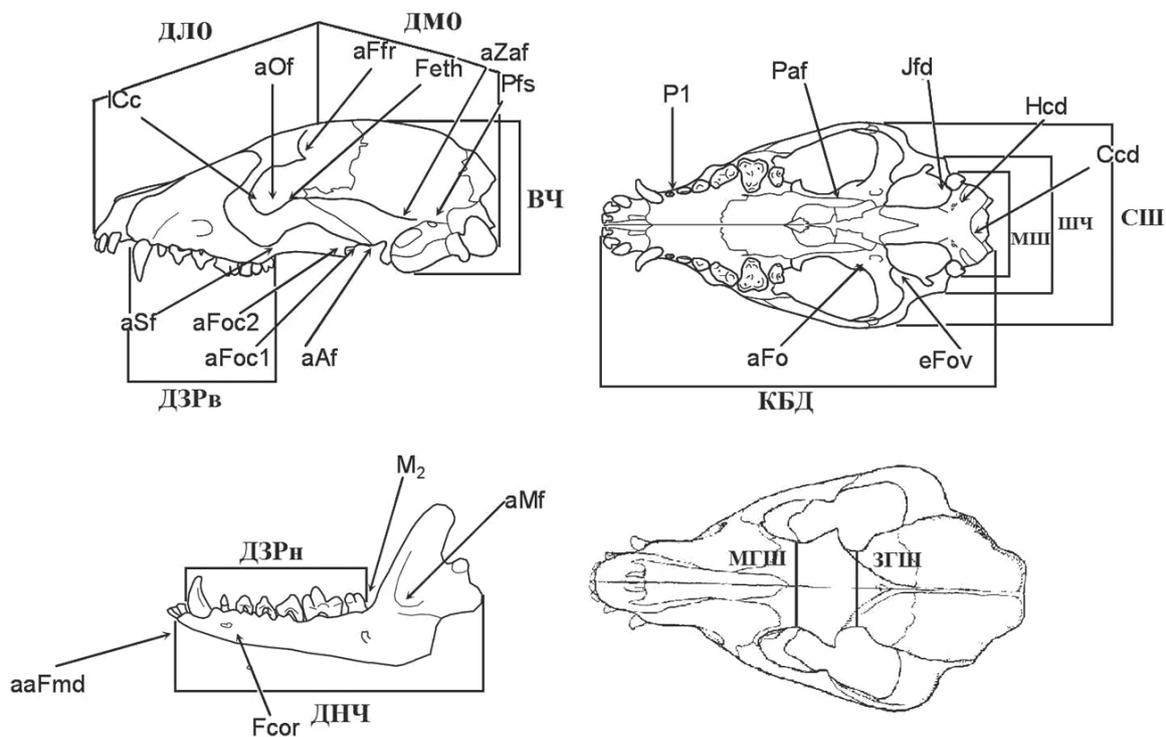


Рис. 2. Схема метрических признаков и локализация неметрических признаков черепа енотовидной собаки. Метрические признаки: КБД – кондилобазальная длина; ДЗРв – длина зубного ряда верхней челюсти; ДНЧ – длина нижней челюсти; ДЗРн – длина зубного ряда нижней челюсти; ДЛЮ – длина лицевого отдела; ДМО – длина мозгового отдела; ШЧ – ширина черепа; СШ – скуловая ширина; МГШ – межглазничная ширина; ЗГШ – заглазничная ширина; МШ – мастоидная ширина; ВЧ – высота черепа; ДК – диаметр клыка. Неметрические признаки: Feth – *foramina ethmoidalia* полностью разделено; аFfr – дополнительное отверстие у *foramen frontale*; Ccd – двойное отверстие *canalis condylaris*; Fosd – *foramen ovale* разделено; еFov – дополнительное отверстие возле *foramen ovale*; Hcd – дополнительное отверстие у *canalis hypoglossus*; Jfd – дополнительное отверстие у *foramen jugulare*; Pfs – *foramina postzygomatica* разделено; аFf – дополнительное отверстие у *foramen alare*; аFoc1 – дополнительное отверстие возле *canalis opticus*; аFoc2 – второе дополнительное отверстие возле *canalis opticus*; Paf – дополнительное отверстие возле *foramen pterygoidea*; ICc – *canalis lacrimalis* полностью разделено; аOf – дополнительное отверстие возле *foramen orbitale*; аSf – дополнительное отверстие возле *foramen sphenopalatinum*; аZaf – дополнительное отверстие возле *foramen zygomaticum*; P1 – первый премоляр отсутствует; ааFmd – дополнительное отверстие *foramen mandibulare*; Fcor – *foramen coronoidale*; аMf – дополнительное отверстие *foramen mentale*; M2 – второй нижний моляр отсутствует.

возраста и даты добычи оценивали с помощью трёхфакторной модели дисперсионного анализа. Степень расхождения выборок во времени оценивали с помощью дискриминантного анализа. Индекс полового диморфизма (I_{SD}) оценивали по формуле (1), предложенной О.Л. Россолимо и И.Я. Павлиновым [1974]:

$$I_{SD} = \frac{X^{\sigma} - X^{\varphi}}{X^{\varphi}} \times 100, \quad (1)$$

где: X^{σ} – среднее значение признака самца; X^{φ} – среднее значение признака самки.

Анализ частот встречаемости фенотипических признаков черепа анализировали с помощью критерия χ -квадрат Пирсона. Для оценки эпигенетического сходства исследуемых выборок по частотам встречаемости неметрических признаков черепа рассчитали среднюю меру дивергенции (Mean Measure of Divergence) по формуле, предложенной Смитом [Smith, 1972] и впоследствии модифицированной Сьоволдом [Sjovold, 1977] и Хартманом [Hartman, 1980], которая широко применяется в морфологических исследованиях [Ansoerge, 2001; Васильев, Васильева, 2009].

Результаты

Метрические признаки черепа

По результатам многофакторной модели дисперсионного анализа метрических признаков черепа у исследованных выборок енотовидной собаки слабо выражен половой диморфизм. Самцы статистически значимо крупнее самок только по 3 признакам из 13: длине мозгового отдела (ДМО), высоте черепа (ВЧ) и диаметру клыка (ДК) (таблица 1, таблица 2).

Величина полового диморфизма исследуемых 13 метрических признаков варьирует от –9.09 до 5.56 (таблица 3). Максимальные значения полового диморфизма характерны для диаметра клыка как среди сеголетков (3.64), так и взрослых (5.56) в выборке периода II. Половой диморфизм среди взрослых оказался выше у 10 признаков из 13 в периоде II. Более существенные различия между взрослыми самцами и самками в выборке периода II выявлены и по результатам дискриминантного анализа (см. ниже, рисунок 3, 4). Расстояние между центроидами комплекса

признаков самцов и самок в выборке 2020-х гг. существенно (значимо) больше ($D_2=8.98$; $F=2.04$; $p=0.022$), чем между таковыми в выборке 1990-х гг. добычи ($D_2=0.60$; $F=0.465$; $p=0.940$). То есть, можно полагать, что, несмотря на очень незначительные различия в величине размеров признаков между взрослыми самцами и самками, по ряду признаков мы наблюдаем определённое увеличение полового диморфизма на 30-летнем интервале времени.

С возрастом у енотовидных собак несколько увеличиваются скуловая ширина (СШ), межглазничная ширина (МГШ), а заглазничная ширина (ЗГШ) напротив уменьшается (таблица 1, таблица 2). За 30-летний период в исследуемых выборках енотовидных собак увеличилась длина мозгового отдела (ДМО), уменьшилась межглазничная и заглазничная ширина (МГШ и ЗГШ) и увеличилась мастоидная ширина черепа (МШ) (таблица 1, таблица 2).

По результатам дискриминантного анализа, в который включили только животных с полным набором данных по 13 метрическим признакам (148 особей), 5 метрических признаков из 13 вносят значимый вклад в дискриминацию исследуемых выборок енотовидной собаки: кондиллобазальная длина черепа (КБД), длина нижней челюсти (ДНЧ), длина мозгового отдела (ДМО), скуловая ширина (СШ) и заглазничная ширина (ЗГШ) (таблица 4).

Доля правильных классификаций колебалась от 33.3% в выборке взрослых самок 2020-х гг. добычи до 85.7% в выборке взрослых самцов 2020-х гг. добычи, однако ни одна особь из 10 самок сеголеток 1990-х гг. добычи не была классифицирована верно. Средняя доля правильных классификаций составила 52.7% (таблица 5).

Самые высокие значения квадратов расстояний Махаланобиса (D_2), рассчитанные при попарном сравнении выборок, получены для взрослых самцов 2020-х гг. добычи, которые по комплексу признаков значимо отличаются от взрослых самцов 1990-х гг. добычи (таблица 6). С другой стороны, взрослые самки 2020-х гг. добычи не отличаются от выборки 1990-х гг. ($p>0.05$).

Таблица 1. Средние значения метрических признаков черепа и стандартная ошибка среднего (мм) в выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Метрические признаки черепа	Сеголетки		Взрослые	
	1990-е гг.	2020-е гг.	1990-е гг.	2020-е гг.
Самцы				
Размер выборки	30	41	23	13
КБД	118.6±0.71	116.8±0.67	118.2±0.80	117.3±1.32
ДЗРв	44.6±0.39	44.7±0.31	44.4±0.41	44.7±0.54
ДНЧ	91.5±0.61	89.4±0.52	91.4±0.68	91.8±0.91
ДЗРн	51.2±0.38	51.7±0.32	51.5±0.43	51.0±0.57
ДЛО	74.9±0.57	72.8±0.50	75.0±0.64	75.1±0.97
ДМО	63.8±0.34	63.9±0.31	63.6±0.39	65.0±0.67
ШЧ	44.6±0.39	44.0±0.37	44.5±0.44	44.8±0.73
СШ	67.0±0.54	65.6±0.50	68.5±0.59	69.6±0.95
МГШ	23.2±0.25	20.0±0.19	23.5±0.28	23.6±0.43
ЗГШ	21.1±0.22	20.0±0.19	20.8±0.25	19.7±0.38
МШ	33.2±0.49	34.0±0.45	33.2±0.57	34.6±0.92
ВЧ	44.5±0.29	44.7±0.26	44.7±0.33	45.1±0.55
ДК	5.6±0.07	5.7±0.06	5.6±0.08	5.7±0.11
Самки				
Размер выборки	11	49	27	9
КБД	117.1±1.18	116.6±0.70	118.0±0.72	118.4±1.42
ДЗРв	44.6±0.59	44.6±0.28	44.7±0.38	44.8±0.65
ДНЧ	90.6±1.04	90.2±0.47	91.8±0.66	90.4±1.09
ДЗРн	50.8±0.62	51.5±0.29	51.5±0.40	52.1±0.69
ДЛО	73.6±0.97	73.2±0.48	74.4±0.60	73.4±1.08
ДМО	62.7±0.56	63.0±0.32	63.3±0.35	63.9±0.67
ШЧ	44.2±0.63	43.7±0.37	44.2±0.40	43.7±0.69
СШ	66.9±0.90	65.4±0.51	68.1±0.57	67.3±1.08
МГШ	23.2±0.41	22.0±0.21	23.2±0.26	22.6±0.48
ЗГШ	21.3±0.38	20.1±0.19	20.9±0.24	19.3±0.43
МШ	32.8±0.78	33.6±0.45	32.8±0.50	33.1±0.87
ВЧ	43.9±0.47	44.2±0.28	44.2±0.30	43.7±0.52
ДК	5.5±0.11	5.5±0.05	5.5±0.07	5.4±0.13

При кластерном анализе матрицы квадратов расстояний Махаланобиса исследуемые выборки 1990-х гг. образуют единый кластер, тогда как среди выборок 2020-х гг. добычи взрослые самцы отделяются от всех исследуемых выборок (рис. 3).

По результатам канонического анализа дискриминантных функций на долю первых двух канонических дискриминантных функций (ДКФ) приходится 74.7% объясняемой дисперсии, причём 48.6% приходится на ДКФ1.

В пространстве первых двух дискриминантных канонических функций (ДКФ)

особи разного пола, возраста и года добычи располагаются в виде одного недифференцированного облака (рис. 4). Тем не менее, средние значения ДКФ1 и ДКФ2 смещаются по фактору «год добычи» вдоль первой ДКФ, тогда как вдоль ДКФ2 исследуемые выборки смещаются по возрасту (рис. 4).

Неметрические признаки черепа

При анализе неметрических признаков черепа на первом этапе проверили связь проявления неметрических признаков с полом и возрастом. Статистически значимые значения критерия χ^2 -квадрат Пирсона при сравне-

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа метрических признаков черепа в исследуемых выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Метрические признаки черепа	Факторы (F-критерий)			
	Период добычи (1990/2020)	Пол (самцы/самки)	Возраст (сеголетки/взрослые)	Взаимодействие факторов
КБД	1.214	0.005	1.128	0.101
ДЗРв	0.449	0.174	0.125	0.013
ДНЧ	2.463	0.051	2.532	3.384
ДЗРн	0.672	0.162	0.114	0.560
ДЛО	2.720	0.944	3.003	3.083
ДМО	4.016*	5.080*	2.182	0.933
ШЧ	1.183	0.720	0.247	1.151
СШ	1.607	1.479	17.049***	1.025
МГШ	6.965**	2.512	5.439*	0.474
ЗГШ	31.123***	0.000	4.864*	0.457
МШ	5.470*	1.681	0.395	0.425
ВЧ	0.000	6.195*	0.686	1.074
ДК	0.387	10.031**	0.614	0.001

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

нии долей встречаемости в разных половых и возрастных группах были получены для признаков $aFfr$, $Fosd$ и Pfs , которых исключили из дальнейшего анализа. Таким образом, анализ мелких aberrаций черепа енотовидной собаки проводили для выборок периода I и перио-

да II по 18 неметрическим признакам черепа.

При сравнении частот исследованных неметрических признаков черепа у шести признаков из 18 обнаружены статистически значимые различия ($p < 0.05$) между выборками енотовидной собаки, собранными в разные

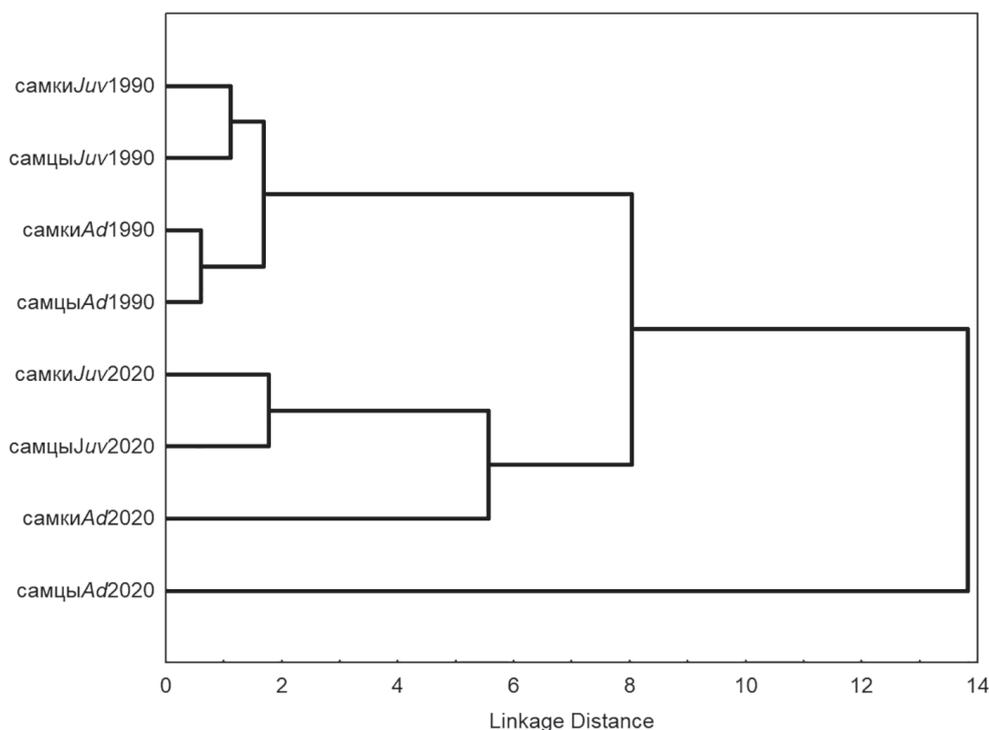


Рис. 3. Кластерная диаграмма значений квадратов расстояний Махаланобиса на основе 13 метрических признаков черепа енотовидной собаки, метод Варда. Ad – взрослые особи, Juv – сеголетки, 1990 – выборка 1990-х гг., 2020 – выборка 2020-х гг.

Таблица 3. Изменения величины полового диморфизма у сеголетков и взрослых енотовидных собак в разные периоды добычи

Признаки	Период I		Период II	
	сеголетки	взрослые	сеголетки	взрослые
КБД	1.28	0.17	0.00	-0.93
ДЗР _в	0.00	-0.67	0.22	-0.22
ДНЧ	0.99	-0.44	-0.89	1.55
ДЗР _н	0.79	0.00	0.39	-2.11
ДЛО	1.77	0.81	-0.55	2.32
ДМО	1.75	0.47	1.43	1.72
ШЧ	0.90	0.68	0.69	2.52
СШ	0.15	0.59	0.31	3.42
МГШ	0.00	1.29	-9.09	4.42
ЗГШ	-0.94	-0.48	-0.50	2.07
МШ	1.22	1.22	1.19	4.53
ВЧ	1.37	1.13	1.13	3.20
ДК	1.82	1.82	3.64	5.56

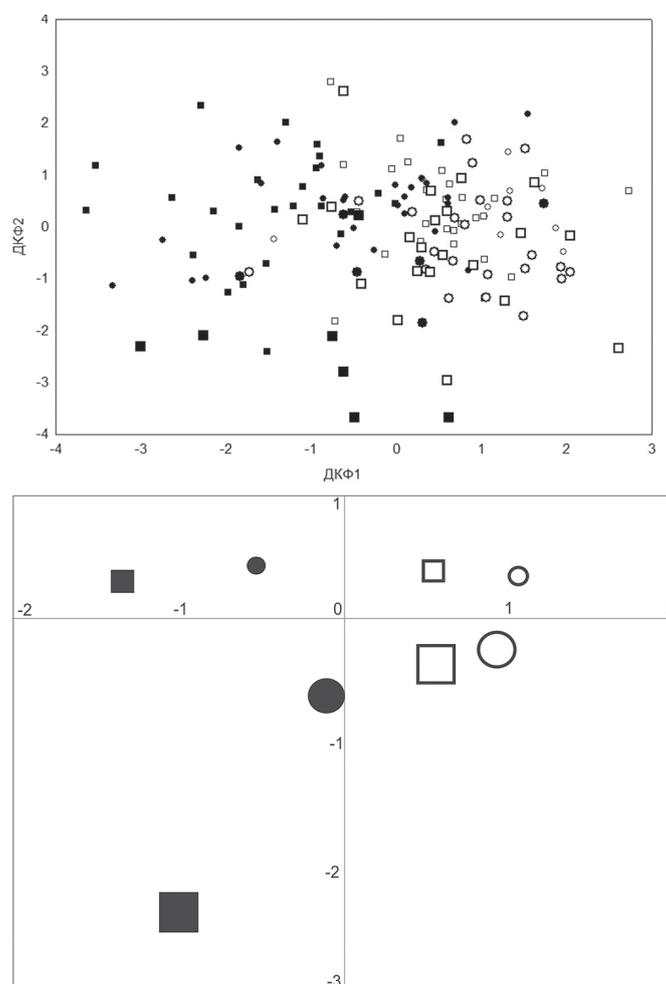


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа 13 метрических признаков черепа в выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи. Белым цветом обозначены выборки 1990-х гг. добычи, чёрным – 2020-х гг. добычи; значком квадрат самцы, значком круг – самки, крупными значками – взрослые животные, мелкими – сеголетки. На верхнем рисунке показана диаграмма рассеивания исследованных особей в пространстве первых двух дискриминантных канонических функций (ДКФ), на нижнем рисунке показано расположение средних значений для каждой половой и возрастной группы в пространстве ДКФ1 и ДКФ2.

Таблица 4. Результаты дискриминантного анализа метрических признаков черепа в исследуемых выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Метрические признаки черепа	λ -Уилкса	F-критерий	p
КБД	0.314	2.37	0.026
ДЗРв	0.293	0.99	0.445
ДНЧ	0.314	2.35	0.027
ДЗРн	0.308	1.97	0.063
ДЛО	0.287	0.58	0.773
ДМО	0.326	3.12	0.005
ШЧ	0.293	0.94	0.480
СШ	0.352	4.87	<0.0001
МГШ	0.285	0.41	0.894
ЗГШ	0.361	5.45	<0.0001
МШ	0.293	0.95	0.474
ВЧ	0.301	1.48	0.178
ДК	0.289	0.72	0.657

Таблица 5. Результаты канонического анализа дискриминантных функций и доля правильных классификаций в половых и возрастных группах енотовидной собаки, добытых в 1990-е и 2020-е гг.

Выборка	Размер выборки	Доля правильных классификаций, %	Среднее значение ДКФ1	Среднее значение ДКФ2
1990-е годы добычи				
Самцы сеголетки	27	59.3	0.54	0.38
Самки сеголетки	10	0	1.04	0.35
Самцы взрослые	21	47.6	0.55	-0.36
Самки взрослые	23	56.5	0.92	-0.24
2020-е годы добычи				
Самцы сеголетки	27	63	-1.33	0.29
Самки сеголетки	27	51.9	-0.52	0.42
Самцы взрослые	7	85.7	-0.99	-2.35
Самки взрослые	6	33.3	-0.10	-0.61

Таблица 6. Значения квадратов расстояний Махаланобиса между исследуемыми выборками енотовидной собаки, добытыми в 1990-е и 2020-е гг. (сравнение по F-критерию).

	Самцы сеголетки 2020	Самцы взрослые 2020	Самки сеголетки 2020	Самки взрослые 2020
Самцы сеголетки 1990	3.89***	10.22***	2.05*	4.81
Самцы взрослые 1990	4.09***	7.67**	2.82**	2.92
Самки сеголетки 1990	6.27***	12.04***	3.28	5.73
Самки взрослые 1990	5.67***	9.06***	2.90**	3.40

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001.

периоды (таблица 7). В выборке животных, добытых в 2020-е гг. (период II), статистически значимо увеличивается доля особей с признаком eFov, aSf и Fcor, и уменьшается доля животных с признаками ICc, aOf и aMf. Два исследуемых неметрических признака черепа (Jfd и aFoc1) не встречались в выбор-

ке животных, добытых в 1990-х гг., однако обнаружены в выборке 2020-х гг. добычи (таблица 7, рис. 5).

Обсуждение

Изучение географической изменчивости метрических признаков черепа на Русской

Таблица 7. Доля особей с наличием исследованных неметрических признаков черепа в выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Неметрический признак черепа	Количество особей, %		χ -квадрат Пирсона (df=1)	p-уровень
	1990 гг. N=94	2020 гг. N=126		
Feth	17.0	23.0	1.39	0.238
Ccd	46.8	27.8	3.17	0.075
eFov	29.8	7.9	11.14	0.001
Hcd	2.1	2.4	0.17	0.685
Jfd	0.0	0.8	0.95	0.331
aAf	88.3	80.2	0.71	0.399
aFoc1	0.0	3.2	3.45	0.063
aFoc2	0.0	0.0	—	—
Paf	47.9	37.3	0.09	0.770
ICc	94.7	81.7	6.87	0.009
aOf	78.7	18.3	79.13	<0.0001
aSf	80.9	96.0	17.19	<0.0001
aZaf	66.0	59.5	0.06	0.807
P1	0.0	0.0	—	—
aaFmd	71.3	67.5	0.53	0.467
Fcor	64.9	78.6	4.14	0.042
aMf	63.8	38.9	14.06	<0.0001
M2	5.3	11.9	2.75	0.097

равнине показало слабую дифференциацию группировок енотовидной собаки [Кораблёв и др., 2012]. Сравнение пространственной изменчивости у трёх видов псовых из близко расположенных локалитетов именно у енотовидной собаки продемонстрировало наименее выраженную изменчивость морфологических признаков в сравнении с волком и лисицей [Кораблёв и др., 2020]. Эти эффекты авторы объясняют как склонностью к бродяжничеству собаки, так и менее выраженной социальной организацией вида.

Сравнение интродуцированных в европейской части России популяций с автохтонными животными также не выявило значительной морфологической дивергенции, хотя по некоторым признакам отличия существуют, в частности, интродуцированные европейские животные имеют большую скуловую ширину и большую общую длину черепа [Korablev, Szuma, 2014].

Исследования, проведённые в европейской части аллохтонного ареала, показали, что величина полового диморфизма может варьировать в разных географических попу-

ляциях [Kauhala et al., 1998; Кораблёв и др., 2011]. В Тверской обл. самцы оказались крупнее самок практически по всем изученным краниометрическим признакам [Кораблёв и др., 2012], тогда как в выборках из Финляндии [Kauhala et al., 1998] и Польши [Korablev, Szuma, 2014] половой диморфизм выражен слабо. Для дальневосточных автохтонных популяций выявлена высокая степень полового диморфизма в размерах черепа зверей из Амурской обл., и в то же время показано отсутствие различий между самцами и самками для енотовидных собак из Хабаровского края [Korablev, Szuma, 2014].

В популяции енотовидной собаки Свердловской обл. половой диморфизм размеров черепа выражен слабо, самцы крупнее самок всего по 3 из 13 метрических признаков (таблица 1). Выявлена тенденция увеличения полового диморфизма у 10 из 13 метрических признаков на 30-летнем интервале времени. Максимальные различия, как у молодых, так и у взрослых животных характерны для диаметра клыка. Этот результат совпадает с полученным ранее [Кораблёв и др., 2020].

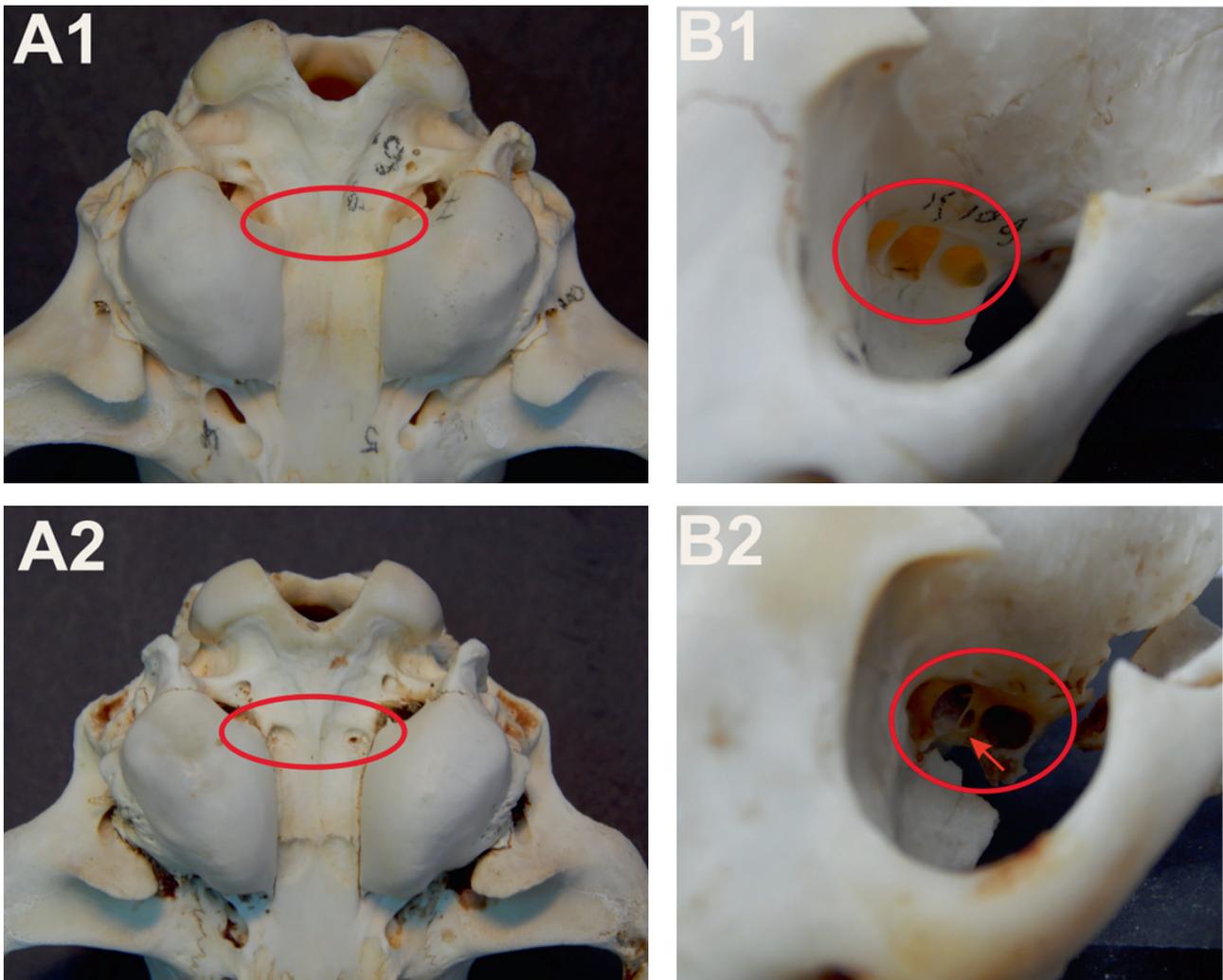


Рис. 5. Проявление неметрических признаков черепа енотовидной собаки Jfd (A1 и A2) и aFoc1 (B1 и B2).

Вероятно, происходит расхождение пищевых экологических ниш самцов и самок, и выражается в адаптации самцов к поимке более крупных жертв. В связи с этим характерно, что максимальные половые различия были обнаружены как у диаметра клыка, так и других признаков зубного и челюстного аппарата [Кораблёв и др., 2020].

При изучении хронографической изменчивости для представителей семейства Canidae отмечено увеличение размеров черепа у волка *Canis lupus* [Раменский и др., 1983, 1985] и обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* [Yom-Tov et al., 2003, 2007, 2013; Госьков, Корытин, 2016; Корытин, 2018] на близких по времени интервалах с выборками енотовидной собаки. Увеличение размеров авторы в основном связывают с глобальным изменением климата, которое может приводить к возрастанию первичной продукции, увеличению количества доступных пищевых ресурсов,

способствующих более интенсивному росту на ранних стадиях онтогенеза [Yom-Tov et al., 2003, 2007, 2013]. В то же время у шакала *Canis aureus* значимых изменений в размерах черепа на протяжении XX в. не выявлено [Yom-Tov, Yom-Tov, 2012]. Для енотовидной собаки показана тенденция (значимого изменения не обнаружено) увеличения общих размеров черепа во времени и в широтном направлении в интродуцированных популяциях Тверской и Вологодской областей [Кораблёв и др., 2011].

В исследованной нами популяции Свердловской обл. выявлены очень незначительные изменения при сравнении отдельных признаков черепа за 30-летний период. Увеличение черепа фиксируется в длине мозгового отдела, в то же время уменьшение черепа отмечается по ширине в области эктоорбитальных отростков. Однако при сопоставлении выборок по всему комплексу метрических призна-

ков (13) выявлены значимые различия в трёх из четырёх половых и возрастных группах (таблица 6). Центроиды облаков точек половых и возрастных групп животных, добытых в период I расположились более компактно в пространстве ДКФ1 и ДКФ2, разброс центроидов точек периода II выражен значительно ярче. То есть, при сопоставлении всего комплекса метрических признаков нами выявлены определённые различия в размерах черепа у молодых самцов и самок, а также у взрослых самцов. Квадрат расстояния Махалано-биса между взрослыми самками, добытыми в разные периоды времени, не достигает необходимого уровня значимости.

Исследование изменчивости мелких aberrаций черепа интродуцированных европейских и автохтонной дальневосточной популяций енотовидной собаки [Ansoerge et al., 2009] показало высокую степень дивергенции между ними. Значения средней меры дивергенции (Mean Measure of Divergence, MMD) между европейскими выборками из Германии, Польши и Финляндии составляли от 0.01 до 0.84 [Ansoerge et al., 2009].

Значение MMD для исследуемых выборок среднеуральской популяции енотовидной собаки, добытых в 1990-х и в 2020-х гг., рассчитанное по той же формуле [Ansoerge et al., 2009], составило 0.15. При сравнении с общим диапазоном изменений MMD, свойственным разным популяциям енотовидной собаки, полученный нами уровень дивергенции синтопных выборок на 30-летнем интервале времени свидетельствует о достаточно слабых изменениях в фенооблике популяции. С другой стороны, появление признаков (рис. 4), которые не были обнаружены в выборке периода I, может говорить об определённом увеличении разнообразия в популяции енотовидной собаки за 30-летний период.

Интродукция енотовидной собаки на европейской части Советского Союза, начатая в первой половине XX в., привела к успешному расселению этого вида далеко за пределами районов выпуска. Современный аллохтонный ареал вида занимает практически всю Центральную Европу и продолжает расширяться как на запад, так и на восток. На восточном макросклоне Среднего Урала еното-

видная собака появилась самостоятельно, и к концу 1980-х гг. здесь сформировалась устойчивая популяция вида с относительно стабильной численностью. За 30-летний период произошли определённые изменения в морфологии черепа. Сопоставление размеров отдельных признаков в разных половых и возрастных группах не показало каких-то существенных, однонаправленных изменений. Значимые различия выявлены при сравнении изменений по всему комплексу метрических признаков среди молодых самцов и самок, а также среди взрослых самцов (таблица 1). Уровень дивергенции по неметрическим признакам также относительно невелик и, в первую очередь, связан с обнаружением новых признаков в выборке периода II.

Заключение

Таким образом, мы наблюдаем относительно слабую дифференциацию морфологических признаков енотовидной собаки во времени по сравнению с другими псовыми [Кораблёв и др., 2020]. Но при этом вид активно продвигается на восток, сохраняя в целом прежний морфологический облик. Сравнение с близкородственными широко распространёнными видами, волком и лисицей [Кораблёв и др., 2020], морфологический облик которых достаточно существенно меняется как в пространстве, так и во времени, свидетельствует, что вид, изначально имевший сравнительно небольшой ареал на Дальнем Востоке и в Юго-Восточной Азии, в настоящее время активно расселяется по Европе и Западной Сибири с минимальными изменениями морфооблика. Возможно, это связано с небольшим промежутком времени, прошедшим с начала интродукции. С другой стороны, слабая внутривидовая морфологическая дифференциация говорит об определённой «монолитности», устойчивости, сбалансированности размеров черепа *N. procyonoides*. С третьей стороны, биологическая особенность енотовидной собаки – способность к зимнему сну – позволяет ей успешнее переживать наиболее суровый зимний сезон, как правило, приводящий к высокой смертности животных. Эксперименты по так называемой «пищевой разгрузке» продемонстрировали

значительно более высокую устойчивость исследуемого вида к голоданию, по сравнению с другими, незимоспящими, видами псовых – лисицей и песцом [Заболотских, 2000]. Средняя выживаемость голодавших еотовидных собак составляла 130 дней, в то время как аналогичный показатель для лисицы был меньше в 4.3 раза [Заболотских, 2000]. Зимний сон позволяет еотовидной собаке «пропускать» фазу повышенной сезонной смертности, вызванной в основном недостатком кормов, и не попадать под действие отбора. Полагаем, что именно эти особенности вида позволяют ему достаточно успешно осваивать и расширять аллохтонный ареал, сохраняя в относительно стабильном состоянии пропорции и размеры черепа.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность открытому и анонимному рецензентам за ценные советы и рекомендации по улучшению статьи.

Финансирование работы

Анализ данных и подготовка статьи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект №122021000084-4).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Работа выполнена на музейном материале и не содержит исследований с участием людей или живых животных в качестве экспериментальных объектов. Черепа еотовидных собак получены от охотников, имевших официальные разрешения на добычу животных.

Литература

- Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 511 с.
- Глушков В.М., Граков Н.Н., Гревцев В.И., и др. Акклиматизация и биотехния в системе управления популяциями охотничьих животных // Киров, 2001. 204 с.
- Госьков А.М., Корытин Н.С. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. 2016. Т. 47. № 6. С. 468–471.
- Заболотских Ю.С. Научные основы и практика пищевых разгрузок в пушном звероводстве // Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 2000. 39 с.
- Клевезаль Г. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. Товарищество науч. изд. КМК, 2007. 282с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Кирюхин С.Т., Телепнев В.Г., Крючков В.С. Изменение ареала некоторых видов животных юга Западной Сибири // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат. междунар. науч.-практ. конф., посвящённой 80-летию ВНИИОЗ (28–31 мая 2002 г.). Киров, 2002. 672 с.
- Кирюхин С.Т., Телепнев В.Г., Крючков В.С., Кузнецов Э.В. Расселение еотовидной собаки по территории Новосибирской области // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат. междунар. науч.-практ. конф., посвящённой 90-летию ВНИИОЗ (22–25 мая 2012 г.). Киров, 2012. 656 с.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, еотовидная собака, американская норка // Известия РАН. 2011. № 2. С. 187–197.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. Краниометрическая изменчивость еотовидной собаки – *Nyctereutes procyonoides* Gray (Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2012. Т. 117. С. 16–25.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Дикарёв С.В. Внутрипопуляционный полиморфизм симпатричных псовых (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): краниометрические данные // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 17–39.
- 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.
- Малафеев Ю.М., Корытин Н.С. Расширение ареала и хозяйственное значение еотовидной собаки на Среднем Урале // Акклиматизация охотничьих животных в СССР: Тез. докл. III Всесоюз. семинара-совещ. по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных. Минск, 1978. С. 128–129.
- Млекопитающие России (Электронный ресурс) // (<http://rusmam.ru/>). Проверено 01.03.2024.
- Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР // Часть II. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. С. 5–65.

- Раменский С.Е., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983. С. 92–102.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г. и др. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в. // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia, Mustelidae) // Бюллетень московского общества испытателей природы. 1974. Т. 79. № 6. С. 23–35.
- Сидоров Г.Н. и др. Пушные звери Среднего Прииртышья (Териофауна Омской области): Моногр. / Г.Н. Сидоров, Б.Ю. Кассал, К.В. Фролов, О.В. Гончарова // Омск: Наука; Полиграфический центр КАН, 2009. 808 с.
- Сидоров Г.Н., Мишкин Б.И. Численность и особенности ландшафтного распределения диких псовых на территории Омской области в XX в // Природа и природопользование на рубеже XXI века. 1999. С. 119–122.
- Смирнов В.С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале // Тр. Салехардского стационара УФАН СССР. 1959. Вып. 1. С. 220–238.
- Allendorf F, Lundquist L Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species // *Conserv. Biol.* 2003. Vol. 17. P. 24–30.
- Ansorge H. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool 1 // *Zoology*. 2001. 104 (3–4). P. 268–277.
- Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R., Stier N. Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonised regions—the epigenetic variability of an immigrant // *Ann. Zool. Fennici*. 2009. Vol. 46. <https://doi.org/10.5735/086.046.0106>
- Clavero M., Garcia-Berthou E. Invasive species are a leading cause of animal extinctions // *Trends Ecol Evol*. 2005. Vol. 20. No. 3. P. 110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // *J. Mammalogy*. 1980. Vol. 61. No. 3. P. 436–448.
- Kauhala K. & Saeki M. *Nyctereutes procyonoides* (Электронный документ) // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T14925A85658776. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T14925A85658776.en>. Проверено 01.03.2024.
- Kauhala K., Viranta S., Kishimoto M., Helle E., Obara I. Skull and tooth morphology of Finnish and Japanese raccoon dogs // *Ann. Zool. Fennici*. 1998. Vol. 35. P. 1–16.
- Korablev N.P., Szuma E. Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: Looking at translocation from a morphological point of view // *Acta Theriol. (Warsz)*. 2014. Vol. 59. P. 61–79. <https://doi.org/10.1007/s13364-012-0127-4>
- Lissovsky A.A., Sheftel B.I., Stakheev V.V., Ermakov O.A., Smirnov D.G., Glazov D.M., Strelnikov D.P., Ekonomov A.V., Titov S.V., Obolenskaya E.V., Kozlov Y.A. & Saveljev A.P. Creating an integrated information system for the analysis of mammalian fauna in the Russian Federation and the preliminary results of this information system // *Russian Journal of Theriology*. 2018. Vol. 17. No. 2. P. 85–90.
- Sjovold T. Non-metrical divergence between skeletal populations: the theoretical foundation and biological importance of CA B // Smith's mean measure of divergence. 1977. Vol. 4. No. 1. P. 1–133.
- Smith C.A.B. Coefficients of biological distance // *Annals of human genetics*. 1972. Vol. 36. P. 241–245.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zool. Anz*. 2012. Vol. 251. No. 4. P. 331–334.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagøe H. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: An effect of improved diet? // *Evol. Ecol. Res*. 2003. Vol. 5. No. 7. P. 1037–1048.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Barreiro J. et al. Body size of the red fox *Vulpes vulpes* in Spain: The effect of agriculture // *Biol. J. Linn. Soc*. 2007. Vol. 90. No. 4. P. 729–734.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Zachos F.E. Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria // *Biol. J. Linn. Soc*. 2013. Vol. 108. No. 3. P. 579–585.

CHRONOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN THE URAL POPULATION OF THE RACCOON DOG (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*)

© 2024 Terekhova E.S.*, Korytin N.S.**, Ranyuk M.N.***

Institute of plant and animal ecology of the RAS, Ekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: *terekhova_es@ipae.uran.ru, **nsk@ipae.uran.ru, ***ranyuk@ipae.uran.ru

Changes in craniometric traits of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in the samples from one locality separated by a 30-year time interval were analyzed. Small differences in both metric and non-metric cranial traits were found. Sexual dimorphism was expressed weakly. For a set of 13 metric traits, significant differences were found in young and adult males in samples separated by a 30-year time interval. No such differences were found in both young and adult females. Analysis of skull aberrations showed a slightly higher level of divergence for a number of traits. Several new phenes of non-metric traits, which were absent in the 1990s sample, were found among individuals captured in the 2020s, indicating a certain increase in diversity in the raccoon dog population over the 30-year period. A weak chronographic variability of cranial features compared to other species of Canidae was found, which was attributed by the authors to a number of physiological peculiarities of the raccoon dog.

Keywords: raccoon dog, morphology, population, intentional introduction, craniological characters.

О НАХОДКЕ *LOBELIA INFLATA* L. (LOBELIACEAE) И НОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

© 2024 Федина Л.А.*, Малышева С.К.***, Репин Е.Н.

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
г. Владивосток, 690022, Россия
e-mail: *triton.54@mail.ru; **malyshsveta@rambler.ru

Поступила в редакцию 28.06.2024. После доработки 02.08.2024. Принята к публикации 23.08.2024

Приведены сведения о местонахождениях чужеродных видов растений в местах их первичной натурализации или из новых локалитетов в Приморском крае (Дальневосточный федеральный округ). Впервые представлены данные о новом для чужеродной флоры Приморского края и Дальнего Востока России виде – *Lobelia inflata* L. (Lobeliaceae), который активно расселяется по экспозиционным участкам дендрария Горнотаёжной станции им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения Российской академии наук (Приморский край, Уссурийский городской округ). В настоящее время *Lobelia inflata* начинает проникать в естественные ценозы, прилегающие к интродукционным участкам дендрария.

Установлены новые местонахождения 12 чужеродных видов сосудистых растений, включая инвазионные виды, внесённые в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока (2021): *Berberoa incana* (L.) DC., *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce, *Impatiens parviflora* DC., *Lotus corniculatus* L., *Leontodon autumnalis* L., *Velarium officinale* (L.) Reichenb.

Ключевые слова: чужеродная флора, флористические находки, Чёрная книга, Дальний Восток России, Приморский край.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-230-239

Введение

Изучение и мониторинг распространения чужеродных видов вследствие антропогенной трансформации состава региональных флор становятся все более актуальными направлениями исследований [Зыкова, Шауло, 2020; Михайлова и др., 2022; Li et al., 2022; Прокопенко, Кудрявцева, 2023; Pringle, 2023]. Приморский край – наиболее густонаселённый, промышленно развитый регион Дальневосточного федерального округа (ДФО), вследствие чего данная территория выделяется высоким уровнем адвентизации флоры, достигающим 24.7% [Кожевников, Кожевникова, 2014а]. В чужеродной флоре Приморского края преобладают виды, успешно натурализовавшиеся в данных природно-климатических условиях: агриофиты, эпекофиты, колонофиты (73.8% от общего числа чужеродных видов). На долю эфемерофитов (видов, кратковременно произрастающих на одном месте) приходится 26.2%. По географическому происхождению большинство чу-

жеродных растений в Приморском крае – это евроазиатско-средиземноморские и американские виды с широкими ареалами [Кожевников, Кожевникова, 2014б].

Для систематического состава чужеродного комплекса флоры Приморского края характерно наибольшее количество специфичных видов (по сравнению с флорой Дальнего Востока в целом), встречающихся только в пределах данного региона. Из 648 чужеродных видов в Приморском крае произрастают 205 специфичных видов растений, среди которых *Sakile edentula* Bigelow, *Coronilla varia* L., *Centunculus minimus* L., *Strigosella africana* (L.) Botsch. и др.; некоторые семейства также отмечены только в Приморском крае, например, Phytolaccaceae (*Phytolacca acinosa* Roxb.), Verbenaceae (*Verbena bracteosa* Michx.), Zygophyllaceae (*Tribulus terrestris* L.) [Кожевников, Кожевникова, 2011].

В последние годы исследователи продолжают находить новые для чужеродной флоры Приморского края виды. Большинство из них

– это эргазиофиты (виды, «ушедшие из культуры»): *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit., *Dicentra spectabilis* (L.) Lem., *Digitalis grandiflora* Mill., *Lavatera trimestris* L., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Salvia nemorosa* L., *Viola sororia* Willd. и др. [Кожевникова, Кожевников, 2016; Кожевникова, 2021; Прокопенко, 2021; Федина, Малышева, 2024].

Цель исследований – выявление новых чужеродных видов и новых местонахождений известных ранее видов во флоре юга Дальнего Востока (Приморский край).

Материал и методы

Исследования чужеродных видов проведены с 2019 по 2023 г. на территории юга Приморского края: Владивостокский городской округ (ВГО), Уссурийский городской округ (УГО), Надеждинский и Хасанский районы. Основными объектами в УГО являются дендрарий Горнотаёжной станции им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения Российской академии наук (ГТС ДВО РАН) и населённые пункты этого округа. Выявление чужеродных видов проводили маршрутно-описательным и стационарным методами. Основой для данной работы послужили собственные исследования, литературные данные [Никитин, 1979; Кожевников, Кожевникова, 2014а; Кожевникова, Кожевников, 2016, 2017; Кожевникова, 2021; и др.], гербарные фонды Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA), Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI), Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова (LE), Московского государственного университета (MW) и электронные ресурсы [Плантариум..., 2024; iNaturalist..., 2024].

Инвазионный статус приводится согласно шкале, опубликованной в «Черной книге флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]: 1 – чужеродные виды, которые активно внедряются в естественные и полустественные сообщества, образуют значительные по площади монодоминантные заросли, вытесняют виды природной флоры; 2 – чужеродные виды, активно расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных, полустественных и естественных местообитани-

ях; 3 – чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях; в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них, по-видимому, смогут внедриться в полустественные и естественные сообщества. Степень натурализации чужеродных растений оценивали по классификации, предложенной в работе Ю.К. Виноградовой с соавторами [Виноградова и др., 2010]. Сведения о первичных ареалах чужеродных видов указаны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [Сосудистые..., 1985–1996] и «Чёрной книге флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021].

Названия растений приведены согласно сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [Сосудистые..., 1985–1996], с учётом данных IPNI [International Plant Names Index..., 2024]. Идентификация *Lobelia inflata* L. проведена Д.А. Бочковым (кафедра экологии и географии растений МГУ) на платформе iNaturalist. Морфологическое описание и ареал *L. inflata* взяты в «Сельскохозяйственной электронной библиотеке знаний» [Сельскохозяйственная..., 2024]. Гербарные образцы собранных растений переданы в региональные гербарии: Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA), Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI).

Результаты и обсуждение

По итогам флористических исследований обнаружен новый для флоры ДФО чужеродный вид *Lobelia inflata* L. (Lobeliaceae Burnett), произрастающий в Приморском крае на экспозиционных участках дендрария ГТС ДВО РАН.

Новый чужеродный вид для флоры российского Дальнего Востока

Lobelia inflata L. (Lobeliaceae)

Однолетнее растение высотой 40–90 см, с тонко-мочковатой корневой системой.

Естественный ареал: Северная Америка, Канада.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2–3.



Рис. 1. *Lobelia inflata* в дендрарии ГТС ДВО РАН.

По степени натурализации является эфекофитом, вектор инвазии – непреднамеренная интродукция.

На платформе iNaturalist первое наблюдение *L. inflata* для Дальнего Востока России (Приморский край) зафиксировано Т.Г. Репиной (17.09.2019) на «Восточноазиатском» участке дендрария ГТС ДВО РАН на северном склоне, ближе к лесу естественного происхождения (дубняк кустарниково-разнотравный). Достоверные сведения о том, что данный вид выращивали целенаправленно, отсутствуют, видимо, произошла случайная интродукция.

Поскольку наибольшее количество экземпляров *L. inflata* произрастает на участке дендрария «Американский» (участок заложен в 1965 г.), то, вероятно, семена этого вида попали сюда с семенами других североамериканских растений из стран, где *L. inflata* произрастает в естественном ареале (США и Канада).

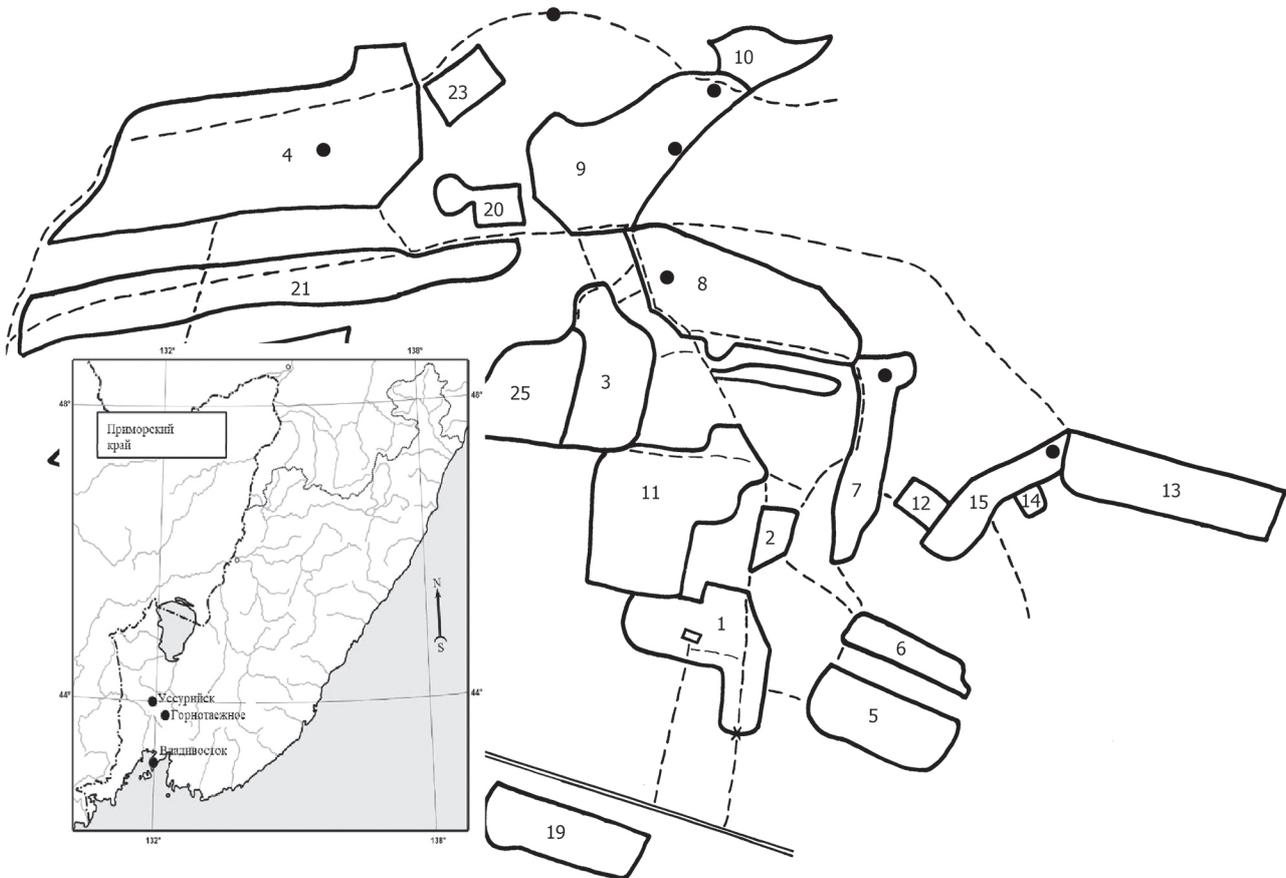


Рис 2. Местонахождения *Lobelia inflata* в дендрарии Горнотаёжной станции ДВО РАН (экспозиционные участки): 4 – Американский, 7 – Восточно-Азиатский, 8 – Центральный, 9 – Европейский, 15 – Котлован. ● – места произрастания *Lobelia inflata*.

В дендрарии ГТС ДВО РАН это однолетнее растение цветёт с июля по октябрь (рис. 1), обильно плодоносит (завязываемость плодов до 90%), формирует семена высокого качества (всхожесть семян 75–80%).

L. inflata произрастает на следующих экспозиционных участках дендрария:

1. Американский участок (43°41'19" с. ш., 132°09'25" в. д.), нижняя часть южного склона (рис. 2). Открытое место недалеко от посадок *Padus virginiana* L. Почва дресвянистая, периодически сухая. Обнаружено до сотни цветущих растений *L. inflata* (июль – сентябрь 2023 г.) и более многочисленные вегетирующие экземпляры. Возможно, данная популяция является инициальной, откуда пошло расселение вида по другим участкам дендрария. Проективное покрытие травянистого яруса составляет 70%. Основной фон создают злаки и *Digitalis grandiflora* Mill.

2. Участок Центральный (43°41'29" с. ш., 132°09'13" в. д.). Средняя часть северного склона с уклоном 3–5°. Почва достаточно плодородная и увлажнённая. *L. inflata* здесь обнаружена в незначительном количестве экземпляров под пологом посадок *Pinus strobus* L., сомкнутость крон 0.8. Травяной покров разреженный, покрытие составляет 50%, преобладающих видов не выделено: *Vicia unijuga* A.Br., *Geranium wilfordii* Maxim., *Commelina communis* L., *Phryma asiatica* (Hara) O. et J. Degener, *Adenocaulon adhaerescens* Maxim., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, *Podocarpium mandshuricum* (Maxim.) Czer.

3. Участок Восточноазиатский (43°41'28" с. ш., 132°09'10" в. д.). Средняя часть северного склона крутизной 8–10°. Несколько одиночных растений *L. inflata* найдены под пологом *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast., сомкнутость крон 0.8. Почва достаточно плодородная и увлажнённая. Общее покрытие травяного покрова 60%. В составе травостоя преобладают: *Adenocaulon adhaerescens*, *Oxalis acetosella* L., *Sanicula rubriflora* Fr. Schmidt ex Maxim.; редко: *Geranium wilfordii*, единично *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.

4. Европейский участок. Нижняя часть южного склона крутизной 3–5° (43°41'21" с. ш., 132°09'09" в. д.). Почва достаточно плодородная, влажная с периодическим пере-

увлажнением после осадков. Малопроезжая лесная дорога по границе участка, открытая поляна. Обнаружены многочисленные растения *L. inflata* разных возрастов, в том числе цветущие. Общее покрытие травяного покрова 100%. Основной фон образуют злаки: *Milium effusum* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca ovina* L.; единично: *Bidens frondosa* L., *Plantago depressa* Willd., *P. major* L.

5. Участок минерализованной противопожарной полосы между участками Европейский и Американский (43°41'20" с. ш., 132°09'18" в. д.). Подножие южного склона, место горизонтальное, ровное. Плодородный слой почвы снят, увлажнение достаточное. Сомкнутость древесного полога 0.7. *L. inflata* здесь растёт тремя обособленными куртинами по 15–20 особей. Травянистый покров разреженный, покрытие порядка 50%. Основу травостоя составляют осоки: *Carex ussuriensis* Kom., *C. xyphium* Kom., *C. siderosticta* Hance, и *Adenocaulon adhaerescens*, *Plantago major*; единично *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom., *Agrimonia pilosa* Ledeb.

6. Участок Европейский, средняя часть южного склона (43°41'24" с. ш., 132°09'13" в. д.). Пешеходная тропа по границе участка и естественного леса. Открытое место, затенение только во второй половине дня. Почва дресвянистая, периодически сухая. Найдено 2 цветущих растения *L. inflata* и несколько вегетирующих экземпляров. Травянистый покров с общим покрытием 90%. Основной фон создают злаки, редко *Trifolium pratense* L., единично *Vicia unijuga*.

7. Участок Котлован, возле посадок *Pinus funebris* Kom., открытое место (43°41'33" с. ш., 132°09'53" в. д.). Почва дресвянистая, периодически сухая. Обнаружено две куртины *L. inflata* по 10–15 особей и несколько отдельно растущих растений. Травянистый покров с общим покрытием 100%. Основной фон образуют злаки и *Digitalis grandiflora* Mill., которая агрессивно вытесняет аборигенные виды растений.

Гербарный сбор: УГО, дендрарий ГТС ДВО РАН, участок Американский, открытое место, цветение, (43°41'19" с. ш., 132°09'25" в. д.). 1.09.2023. Федина Л.А., Малышева С.К. (VLA, VBG1).

Новые местонахождения чужеродных растений на территории Приморского края

***Trigonella caerulea* (L.) Ser. (Fabaceae)**

Одно-двулетнее травянистое растение до 60 (100) см высотой, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Средиземноморье.

Инвазионный статус в Приморском крае: 3.

По степени натурализации является колонифитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается очень редко. Вид распространён в европейской части России, на Кавказе, растёт на лугах, у дорог, на сорных местах. Культивируется как кормовое, пряное и медоносное растение [Сачивко, Босак, 2017; Бобось, 2021]. Отмечено произрастание в Ростовской обл. и Краснодарском крае [Плантариум..., 2024; iNaturalist..., 2024]. В сборнике «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [Сосудистые..., 1985–1996] указаны несколько точек произрастания в Приморском крае. Нами популяция *T. caerulea* обнаружена в новом микрорайоне г. Владивостока.

Гербарный сбор: Приморский край, г. Владивосток, микрорайон Снеговая падь, ул. Анны Щетининой, возле супермаркета «Самбери», на откосе в цветущем состоянии, малочисленная ценопопуляция (до 30 растений), (43°9'43" с. ш., 131°57'9" в. д.). 27.06.2023. Федина Л.А. (VBGI).

***Lotus corniculatus* L. (Fabaceae)**

Многолетнее травянистое растение до 30 (40) см высотой, стержнекорневой поликарпик.

Естественный ареал: Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Индия.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае *L. corniculatus* встречается часто. Впервые в регионе вид обнаружен в 1920 г. в окрестностях г. Уссурийска. До 1990-х гг. считался редким чужеродным видом, после стал активно распространяться в южной части Приморского края. Произрастает в Михайловском, Лазовском, Надеждин-

ском, Партизанском, Ханкайском, Хасанском, Шкотовском, Яковлевском районах; ВГО, Артёмовском городском округе (АГО), УГО; г. Арсеньев, г. Находка. В настоящее время в АГО и в Шкотовском районе на железнодорожных насыпях многочисленны цветущие растения в июле образуют аспект [Виноградова и др., 2021]. Нами *L. corniculatus* также отмечен как аспектирующий вид в УГО по обочинам дороги Уссурийск – Каменушка (на протяжении 10 км).

Внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарные сборы: Приморский край, УГО, в юго-восточной части окраины г. Уссурийск, напротив картонного комбината, цветение, (43°46'36" с. ш., 132°3'2" в. д.). 12.07.2023. Федина Л.А. (VBGI); Приморский край, УГО, обочина дороги Уссурийск – Каменушка, цветение, (43°41'12" с. ш., 132°5'26" в. д.). 29.07.23. Малышева С.К. (VBGI).

***Persicaria hydropiperoides* (Michx.) Small (Polygonaceae)**

Одно-двулетнее травянистое растение до 50 (80) см высотой, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Северная и Южная Америка.

Инвазионный статус в Приморском крае: 3.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается очень редко. В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [Цвелёв, 1989] указаны два местонахождения: г. Владивосток и г. Уссурийск.

Гербарный сбор: Приморский край, УГО, с. Каймановка, ул. Комарова, в придорожном кювете, цветение, (43°37'57" с. ш., 132°13'51" в. д.). 10.09.2023. Федина Л.А. (VBGI).

***Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae)**

Одно-двулетнее травянистое растение до 60 см высотой, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Средняя Азия.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается нередко. В крае вид начал распространяться с 2000-х гг. Первые сборы в регионе произведены в 2002 г. в г. Владивостоке (р-н Первая речка) [Прокопенко, Кудрявцева, 2023]. В последние годы этот чужеродный вид широко распространяется в г. Владивостоке и его пригороде [iNaturalist, 2024]. Обнаружены местопроизрастания в г. Находка, в Надеждинском (п. Раздольное), в Михайловском (п. Новошахтинский) районах. Отмечено проникновение во вторичные кустарниковые сообщества [Виноградова и др., 2021]. Нами *I. parviflora* впервые приводится для УГО.

Вид внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарный сбор: Приморский край, г. Уссурийск, остановка «Кожзавод», канава вдоль дороги, многочисленная популяция (до 100 растений), цветение, (43°45'52" с. ш., 132°0'24" в. д.). 26.08.2023. Малышева С.К. (VBGI).

Leontodon autumnalis L. (Asteraceae)

Многолетнее травянистое растение до 40 (60) см высотой, стержнекорневой поликарпик.

Естественный ареал: Европа, Средиземноморье, Скандинавия, европейская часть России, Кавказ, Зап. Сибирь.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2–3.

По степени натурализации является эфекофитом, вектор инвазии – непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается нередко. Первая находка была произведена в 1919 г. на территории современного г. Уссурийска. С 1980-х гг. вид стал широко распространяться по г. Владивостоку и его пригородам; встречается на островах: Русский, Аскольд, Рейнеке. Большинство сборов произведены в южных районах края: Хасанском, Надеждинском, Михайловском, Черниговском, Пограничном, Анучинском, Партизанском; городских округах: Владивостокском, Уссурийском, Артёмовском [Виноградова и др., 2021].

Произрастает в заповедниках Кедровая падь и Уссурийском им. В.Л. Комарова [Коркишко, 2000; Флора, 2006]. Нами вид отмечен вдоль автодороги А-360 (Уссурийск – Влади-

восток) часто возле заправок, придорожных кафе и магазинов; в бухте Лазурная (ВГО) многочисленные растения *L. autumnalis* растут у домиков кемпинга.

Вид внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарные сборы: Приморский край, УГО, с. Горнотаёжное, поляна возле офисного здания, массовое цветение, (43°41'44" с. ш., 132°9'26" в. д.). 15.09.2023. Федина Л.А., Малышева С.К. (VBGI; VLA); Приморский край, УГО, юго-восточная окраина г. Уссурийск, напротив картонного комбината, цветение, (43°46'34" с. ш., 132°3'2" в. д.). 12.07.2023. Федина Л.А. (VBGI); Приморский край, Надеждинский район, с. Алексеевка, территория заправки, цветение, (43°33'25" с. ш., 131°57'42" в. д.). 26.08.2023. Малышева С.К. (VBGI)

Xanthoxalis stricta (L.) Small (Oxalidaceae)

Многолетнее травянистое растение до 30 (40) см высотой, тонко-длиннокорневищный столонообразующий поликарпик.

Естественный ареал: Северная Америка.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2.

По степени натурализации является эфекофитом, вектор инвазии – непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается редко. Произрастание отмечено в Хасанском районе (галечники р. Рязановка, р. Пойма), п. Витязь; Шкотовском районе (п. Шкотово); Кавалеровском районе (галечники р. Зеркальная, MW0112527), п. Кавалерово; во ВГО, Артёмовском ГО, УГО, г. Находка [Поспелова и др., 2019; Дмитриева, Черномырдина, 2020; iNaturalist..., 2024]. Нами собрана на грядках интродукционного питомника ГТС ДВО РАН (УГО).

Вид внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарный сбор: Приморский край, УГО, с. Горнотаёжное, питомник ГТС ДВО РАН, цветение, (43°41'42" с. ш., 132°9'16" в. д.). 1.09.23. Малышева С.К. (VBGI).

Symphytum caucasicum M. Vieb. (Boraginaceae)

Многолетнее травянистое растение до 100–150 см высотой, короткокорневищный поликарпик.

Естественный ареал: Кавказ.

Инвазионный статус в Приморском крае: 1–2.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии – эргазиофит.

На территории Приморского края довольно многочисленный вид, часто используется в культуре, нередко дичает и формирует монодоминантные заросли. В последние годы широко распространился в г. Владивостоке и его пригородах; встречается в районах: Хасанский, Тернейский, Надеждинский; в Артёмовском ГО; в городах: Спасск-Дальний, Дальнереченск, Дальнегорск, Уссурийск. В окрестностях г. Находка выявлена натурализация *S. caucasicum* в луговые и кустарниковые придорожные сообщества [iNaturalist..., 2024].

Нами отмечен в Хасанском районе, где произрастает в п. Славянка вдоль дороги по ул. 50 лет Октября (42°51'51" с. ш., 131°23'54" в. д.). Также вид обнаружен в г. Владивостоке на откосах дорожного полотна по ул. Кирова, 2 (43°10'5" с. ш., 131°54'43" в. д.), довольно обильно выявлен на спуске к бухте Стеглянуха (ВГО, 43°8'44" с. ш., 132°3'17" в. д.). В УГО (с. Горнотаёжное) на залежных землях произрастает большая популяция *S. caucasicum* (площадь более 50 м²).

Внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока как наиболее опасный инвазионный вид [Виноградова и др., 2021].

Гербарный сбор: Приморский край, УГО, с. Горнотаёжное, заброшенный огород, плодonoшение, (43°41'39" с. ш., 132°9'21" в. д.). 2.09.2023. Малышева С.К. (VBGI).

Neslia paniculata (L.) Desv. (Brassicaceae)

Одно-двулетнее травянистое растение до 80 см высотой, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Европа, Средиземноморье.

Инвазионный статус в Приморском крае: 3.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии – непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается редко. Отмечена в окрестностях Владивостока (1967, VBGI117478), в районах: Шкотовском (1967, VBGI117475; 1947, MW0960150),

Михайловском (1983, VBGI117474), Надеждинском (2014, VBGI89471), Хасанском (2014, VBGI88634), Кавалеровском (1973, MW0080816); в городских округах: Артёмовском (2004, VBGI117470), Уссурийском в с. Каймановка (2010, VBGI89890) и в с. Каменушка (2013, VBGI32254). Произрастает единичными экземплярами на территории Уссурийского заповедника им. В.Л. Комарова [Флора..., 2006]. В Лазовском заповеднике встречается в посевах на кордоне (1945, MW0080815). Нами выявлена в УГО в с. Каймановка, возле полевой дороги, малочисленные растения (43°38'2" с. ш., 132°13'52" в. д., цветение, 7.07.2023) и на питомнике в с. Горнотаёжное. В г. Владивостоке в микрорайоне Снеговая падь произрастает на откосах возле новостроек (43°9'37" с. ш., 131°57'15" в. д., детская площадка, ул. Анны Щетининой).

Гербарный сбор: Приморский край, УГО, с. Горнотаёжное, среди сорняков на грядах питомника ГТС ДВО РАН, единичные растения, конец цветения, (43°41'42" с. ш., 132°9'17" в. д.). 23.07.2023. Малышева С.К. (VBGI).

Cichorium intybus L. (Asteraceae)

Одно-двулетнее травянистое растение до 100 см высотой, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Средиземноморье, Евразия, Северная Африка.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2–3.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии – непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае в настоящее время встречается часто. Многочисленные популяции наблюдаются в районах: Михайловский, Черниговский, Шкотовский, Спасский; городских округах: Владивостокский, Уссурийский, Дальнегорский, Партизанский, Находкинский; на островах Рейнеке и Русский [iNaturalist..., 2024]. Нами вид обнаружен: г. Владивосток, р-н Снеговая падь, возле супермаркета «Самбери» в цветущем состоянии (43°9'43" с. ш., 131°57'11" в. д., 16.09.2023). Массово распространился вдоль трассы в районе бухты Патрокл (Владивостокский ГО). В Уссурийском ГО

произрастает вдоль дорог на подъездах к сёлам Горнотаёжное, Кондратеновка, Глуховка и к г. Уссурийск. Встречается единичными экземплярами в Надеждинском районе вдоль федеральной трассы А-370 (Владивосток – Хабаровск). В последние годы *C. intybus* проявляет тенденцию к широкому расселению в крае.

Гербарный сбор: Приморский край, г. Владивосток, откос напротив дома по ул. Анны Щетининой 15, многочисленная ценопопуляция, цветение, (43°9'43" с. ш., 131°57'10" в. д.). 22.10.2023. Федина Л.А. (VLA, VBGI)

Centaureum pulchellum (Sw.) Druce (Gentianaceae)

Однолетнее растение высотой 5–15 см, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Европа.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается редко.

Вид впервые найден в 1964 г. в пос. Мраморный Хасанского района. В 1979 г. был обнаружен на сорном лугу в дельте р. Раковка возле г. Уссурийск и в окрестностях г. Владивостока (ст. Угольная) на прибрежном лугу [Нечаева, 1981]. В настоящее время произрастание отмечено в районах: Хасанский, Надеждинский, Черниговский, Партизанский, Шкотовский; в городских округах: Владивостокский, Артёмовский, Уссурийский, Находкинский, Дальнегорский; на островах Русский и Попова [Виноградова и др., 2021]. *C. pulchellum*, несмотря на редкую встречаемость, имеет тенденцию к расселению.

Внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарный сбор: Приморский край, УГО, юго-восточной часть окраины г. Уссурийск, напротив картонного комбината, немногочисленные экземпляры в цветущем состоянии, (43°46'42" с. ш., 132°2'57" в. д.). 12.07.2023. Федина Л.А. (VBGI).

Berteroa incana (L.) DC. (Brassicaceae)

Двулетнее растение высотой 25–70 см, стержнекорневой поликарпик.

Естественный ареал: Евразия, Средиземноморье.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2–3.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

В Приморском крае встречается часто, но малочисленными экземплярами.

Впервые собран в 1920 г. на железнодорожной насыпи в окрестностях г. Уссурийска. К 1990-м гг. вид достаточно широко распространился по Приморскому краю. В настоящее время встречается в районах: Дальнереченский, Надеждинский, Хасанский, Спасский, Черниговский, Хорольский, Михайловский, Лазовский, Шкотовский, Партизанский, Дальнегорский, Ханкайский, Кавалеровский, Чугуевский; в ГО: Находкинский, Уссурийский и Владивостокский; в г. Дальнереченск. В 2022 г. вид обнаружен на о. Русский [Виноградова и др., 2021; iNaturalist..., 2024], произрастает в Уссурийском заповеднике [Флора..., 2006].

Внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарный сбор: Приморский край, УГО, с. Каймановка, пустырь возле засохшего пруда ул. Комарова, цветение, (43°37'58" с. ш., 132°13'41" в. д.). 4.07.2023. Федина Л.А. (VBGI).

Velarum officinale (L.) Reichenb. (Brassicaceae)

Однолетнее травянистое растение высотой 25–50 см, стержнекорневой монокарпик.

Естественный ареал: Евразия, Средиземноморье.

Инвазионный статус в Приморском крае: 2–3.

По степени натурализации является эпекофитом, вектор инвазии –непреднамеренная интродукция.

Массовый вид в Приморском крае, впервые собран в 1911 г. в окрестностях г. Владивостока. Произрастает в районах: Дальнереченский, Красноармейский, Дальнегорский, Хасанский, Лазовский, Черниговский, Шкотовский, Надеждинский, Партизанский, Кавалеровский, Тернейский; в городских округах: Уссурийский, Находкинский Владивостокский, Артёмовский. Встречается на островах: Русский, Рейнике, Фальшивый. Произрастает в Уссурийском и Лазовском

заповедниках [Флора..., 2006; Виноградова и др., 2021; iNaturalist..., 2024]. Нами *V. officinale* отмечен в новом микрорайоне г. Владивостока «Снеговая падь» и в УГО в сёлах Горнотаёжное и Каймановка.

Внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

Гербарные сборы: Приморский край, УГО, с. Каймановка, пустырь возле засохшего пруда ул. Комарова, цветение, (43°37'55" с. ш., 132°13'57" в. д.). 25.06.2023. Федина Л.А. (VBGI); Приморский край, УГО, с. Каймановка, обочина полевой дороги, плодоношение, (43°38'23" с. ш., 132°14'36" в. д.). 8.07.2023. Федина Л.А. (VBGI).

Заключение

Lobelia inflata является новым чужеродным видом для флоры Дальневосточного федерального округа в целом. Пятилетние наблюдения (2019–2023 гг.) показали, что растения *L. inflata* проходят полный цикл развития за вегетационный период, формируют полноценные семена. Характеристики генеративного развития свидетельствуют о хорошем потенциале для дальнейшей натурализации этого вида. Растения *L. inflata* произрастают на открытых полянах по границе естественного леса и на экспозиционных участках дендрария ГТС ДВО РАН.

Выявленные новые местонахождения чужеродных растений на территории Приморского края показывают, что площадь их произрастания увеличилась. Также чужеродные виды были обнаружены в местах, где они ранее не отмечались. Так, впервые для Уссурийского ГО указывается чужеродный вид *Impatiens parviflora*. За последние годы значительно увеличилась встречаемость *Cichorium intybus* на юге Приморского края, который по скорости распространения претендует быть внесённым в очередное издание Чёрной книги флоры Дальнего Востока. В дальнейшем необходим мониторинг выявленных новых популяций чужеродных видов.

Благодарности

Авторы выражают большую благодарность Т.Г. Репиной за представление наблюдений *Lobelia inflata* на сайте iNaturalist.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200183-8).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бобось И.М. Изменчивость хозяйственно-ценных признаков видов пажитника // Научный взгляд в будущее. 2021. Т. 1. № 23. С. 42–47.
- 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., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2010. 503 с.
- Дмитриева Е.А., Черномырдина И.Н. Видовое разнообразие адвентивных растений г. Владивостока и анализ их жизненных форм // Современные научные исследования: актуальные вопросы, достижения и инновации. Сб. статей XII Междунар. научно-практич. конф. (Пенза, 5 июня 2020 г.). Пенза: Наука и просвещение, 2020. С. 29–35.
- Зыкова Е.Ю., Шауло Д.Н. Находки во флоре Новосибирской области // Turczaninowia. 2020. Т. 23. № 3. С. 58–66.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры // Комаровские чтения. 2011. Вып. 58. С. 5–36.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Чужеродные виды растений во флоре российского Дальнего Востока и региональные закономерности их географической дифференциации // Вестник ДВО РАН. 2014а. № 3 (175). С. 12–19.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Таксономический состав и особенности природной флоры Приморского края // Комаровские чтения. 2014б. Вып. 62. С. 7–62.
- Кожевникова З.В. Новые и редкие заносные виды сосудистых растений в Приморском крае //

- Turczaninowia. 2021. Т. 24. № 4. С. 186–201. doi: 10.14258/turczaninowia.24.4.17.
- Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. Новые и редкие заносные виды во флоре Приморского края // Комаровские чтения. 2016. Вып. 64. С. 208–218.
- Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. Новые и редкие виды заносных растений для флоры Российского Дальнего Востока // Комаровские чтения. 2017. Вып. 65. С. 89–102.
- Коркишко Р.И. Сосудистые растения заповедника «Кедровая падь» // Флора и фауна заповедников. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. 84 с.
- Михайлова С.И., Эбель Т.В., Шереметова С.А., Эбель А.Л. Сорные растения в агроценозах и зернопродукции Кемеровской области // Вестник КрасГАУ. 2022. № 6 (183). С. 58–64. doi: 10.36718/1819-4036-2022-6-58-64.
- Нечаева Т.И. Новые сведения об адвентивной флоре г. Владивостока // Бюллетень Главного ботанического сада. 1981. Вып. 121. С. 54–55.
- Никитин В.В. Географическое распространение важнейших сорных растений СССР и их динамика // Ботанический журнал. 1979. Т. 64. № 7. С. 943–949.
- Плантариум (Электронный ресурс) // (<https://www.plantarium.ru>). Проверено 19.04.24.
- Поспелова Е.Б., Прокопенко С.В., Кудрявцева Е.П. Флора Кавалеровского района Приморского края // Комаровские чтения. 2019. Вып. 67. С. 54–164.
- Прокопенко С.В. Находки адвентивных растений в Приморском крае // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2021. Т. 126. № 3. С. 47–48.
- Прокопенко С.В., Кудрявцева Е.П. Инвазионные виды растений Приморского края // Комаровские чтения. 2023. Вып. 71. С. 7–69.
- Сачивко Т.В., Босак В.Н. Малораспространённые пряно-ароматические культуры – теперь в госреестре // Наше сельское хозяйство. 2017. № 5. С. 38–40.
- Сельскохозяйственная электронная библиотека знаний (Электронный ресурс) // (<https://www.cnsnb.ru/AKDIL/0019/base/RL/000172.shtm>). Проверено 20.04.24.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Федина Л.А., Малышева С.К. Находки и новые местонахождения чужеродных видов сосудистых растений на юге Приморского края // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 17. № 1. С. 118–125.
- Флора, растительность и микобиота заповедника «Уссурийский». Владивосток: Дальнаука, 2006. 300 с.
- Цвелёв Н.Н. Сем. Polygonaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1989. Т. 4. С. 73.
- iNaturalist (Electronic resource) // (https://www.inaturalist.org/observations?place_id=any&taxon_id=950620). Accessed 19.04.24.
- International Plant Names Index (IPNI). (Electronic resource) // (<https://www.ipni.org>). Accessed 20.05.24.
- Li Y., Song T., Lai Y., Huang Y., Fang L., Chang J. Status, mechanism, suitable distribution areas and protection countermeasure of invasive species in the karst areas of Southwest China // *Frontiers in Environmental Science*. 2022. Vol. 10. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.957216>
- Pringle J.S. Records of Some Adventive or Naturalized Plant Species in Ontario // *The Great Lakes Botanist*. 2023. Vol. 61 (3–4): 4. P. 97–104. doi: <https://doi.org/10.3998/glb0t.4117>

ABOUT THE FINDING OF *LOBELIA INFLATA* L. (LOBELIACEAE) AND NEW LOCATIONS OF ALIEN PLANT SPECIES IN THE PRIMORSKY TERRITORY

© 2024 Fedina L.A.*, Malysheva S.K.***, Repin E.N.

Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia of the FEB of the RAS,
Vladivostok, 690022, Russia
e-mail: *triton.54@mail.ru; **malyshsveta@rambler.ru

Information on the locations of alien plant species in the places of their primary naturalization or from new localities in the Primorsky Territory (Far Eastern Federal District) is provided. For the first time the data are presented on an alien species new to the alien flora of Primorsky Territory and the Russian Far East – *Lobelia inflata* L. (Lobeliaceae), which is actively settling in the exposition areas of the arboretum of the V.L. Komarov Mining and Taiga Station of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Primorsky Territory, Ussuriysky City District). Currently, *Lobelia inflata* is beginning to penetrate into the natural cenoses adjacent to the introduced areas of the arboretum.

New locations of 12 alien species of vascular plants have been established, including invasive species included in the Black Book of Flora of the Far East (2021): *Berberoa incana* (L.) DC., *Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce, *Impatiens parviflora* DC., *Lotus corniculatus* L., *Leontodon autumnalis* L., *Velarium officinale* (L.) Reichenb.

Keywords: alien flora, floral findings, Black book, Far East of Russia, Primorsky Territory.

THE HISTORY OF AUSTRALIA'S FERAL CAMELS (SHORT COMMUNICATION)

Yannick Borkens ^{a,b}

^aInstitut für Pathologie; Virchowweg 15; Charité Campus Mitte; Charité; 10117 Berlin; Berlin; Germany

^bHumboldt-Universität zu Berlin; Unterep den Linden 6; 10117 Berlin; Berlin; Germany

e-mail: yannick.borkens@charite.de

Received November 21, 2023; revised July 6, 2024; accepted August 24, 2024

It is well known that Australia has a significant population of feral camels. However, few people know that Australia is home to the largest number of wild camels in the world. As an introduced species, they pose a significant threat to the Australian ecosystems. But why do so many camels live in Australia? The purpose of this presentation is to provide a historical account of the Australian camel population, including the timing of introduction and origin of the Australian individuals, the population development history of the different species, suitable habitats, species harvesting, ecological and economic impacts, and strategic considerations for future management.

Keywords: Australia's Wildlife; Camels; Feral Animals; Mammals; Northern Territory; Sustainability
DOI:10.35885/1996-1499-17-3-240-242

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

References

- Aghakouchak, A., Feldman, D., Stewardson, M.J., Saphores, J.D., Grant, S., and Sanders, B., Australia's drought: lessons for California, *Science*, 2014, vol. 343, no. 6178, pp. 1430–1431.
- Almathen, F., Charruau, P., Mohandesan, E., Mwacharo, J.M., Orozco-terWengel, P., Pitt, D., Abdussamad, A.M., Uerpmann, M., Uerpmann, H.P., Cupere, B.D., Magree, P., Alnageeb, M.A., Salim, B., Raziq, A., Dessie, T., Abdelhadi, O.M., Banabazi, M.H., Al-Ekna, M., Walzer, C., Faye, B., Hofreiter, M., Peters, J., Hanotte, O., and Burger, P.A., Ancient and modern DNA reveal dynamic of domestication and cross-continental dispersal of the dromedary, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2016, vol. 113, no. 24, pp. 6707–6712.
- Azhar, E.I., Hui, D.S.C., Memish, Z.A., Drosten, C., and Zumla, A., The Middle East Respiratory Syndrome (MERS), *Infect. Dis. Clin. N. Am.*, 2019, vol. 33, no. 4, pp. 891–905.
- BBC, Australia to cull thousands of camels. BBC. 2020. <https://www.bbc.com/news/newsbeat-51032145>. Accessed April 01, 2022.
- Biancolini, D., Vascellari, V., Melone B., Blackburn, T.M., Cassey, P., Scrivens, S.L., and Rondinini, C., DAMA: the global Distribution of Alien Mammals database, *Ecology*, 2021, vol. 102, no. 11, pp. e03474.
- Box, J.B., McBurnie, G., Strehlow, K., Guest, T., Campbell, M., Bubb, A., McConnell, K., Willy, S., Uluru, R., Kulitja, R., Bell, B., Burke, S., James, R., Kunoth, R., and Stockman, B., The impact of feral camels (*Camelus dromedarius*) on remote waterholes in central Australia, *Rangel. J.*, 2016a, vol. 38, no. 2, pp. 191–200.
- Box, J.B., Nano, C.E.M., McBurnie, G., Waller, D.M., McConnell, K., Brock, C., Paltridge, R., McGilvray, A., Bubb, A., and Edwards, G.P., The impact of feral camels (*Camelus dromedarius*) on woody vegetation in arid Australia, *Rangel. J.*, 2016b, vol. 38, no. 2, pp. 181–190.
- Bradby, K., Fitzsimons, J.A., Del Marco, A., Driscoll, D.A., Ritchie, E.G., Lau, J., Bradshaw, C.J.A., and Hobbs, R.J., Ecological connectivity or Barrier Fence? Critical choices on the agricultural margins of Western Australia, *Ecol. Manag. Restor.*, 2014, vol. 15, no. 3, pp. 180–190.
- Brasher, S., Camels, *New Statesman*, 2014, vol. 143, no. 5205, p. 67.
- Chuluunbat, B., Charruau, P., Silbermayr, K., Khorloojav, T., and Burger, P.A., Genetic diversity and population structure of Mongolian domestic Bactrian camels (*Camelus bactrianus*), *Anim. Genet.*, 2014, vol. 45, no. 4, pp. 550–558.
- Corman, V.M., Muth, D., Niemeyer, D., and Drosten, C., Hosts and sources of endemic human coronaviruses, *Adv. Virus. Res.*, 2018, vol. 100, pp. 163–188.
- Coventry, J., Edwards, G., and Zeng, B., The odyssey of managing feral camels and their impacts – is there an Achilles' heel?, *Aust. Zool.*, 2010, vol. 35, no. 2, pp. 251–264.
- Crameri, G., Durr, P.A., Barr, J., Yu, M., Graham, K., Williams, O.J., Kayali, G., Smith, D., Peiris, M., Mackenzie, J.S., and Wang, L.F., Absence of MERS-CoV antibodies in feral camels in Australia: implications for the pathogen's origin and spread, *One Health*, 2015, vol. 1, pp. 76–82.
- Dighe, A., Jombart, T., Van Kerkhove, M., and Ferguson, N., A systematic review of MERS-CoV seroprevalence and RNA prevalence in dromedary camels: Implications for animal vaccination. *Epidemics*, 2019, vol. 29, pp. 100350.
- Dittmann, M.T., Runge, U., Lang, R.A., Moser, D., Galeffi, C., Kreuzer, M., and Clauss, M., Methane Emission by Camelids, *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 4, pp. e94363.

- Dolev, E., The first recorded aeromedical evacuation in the British Army – The true story, *J. R. Army Med. Corps.*, 1986, vol. 132, pp. 34–36.
- Dr-Victor-von-Doom, Datei:Verbreitung von Kamelen in Australien.png. Wikipedia. 2010. https://de.m.wikipedia.org/wiki/Datei:Verbreitung_von_Kamelen_in_Australien.png. Accessed April 05, 2022.
- Duke, M., Arabana and The Ghan, Master's Thesis, Monash University, Melbourne, Australia, 2017.
- Edwards, G.P., Saalfeld, K., and Clifford, B., Population trend of feral camels in the Northern Territory, Australia, *Wildl. Res.*, 2004, vol. 31, no. 5, pp. 509–517.
- Edwards, G.P., Zeng, B., Saalfeld, W.K., and Vaarzon-Morel, P., Evaluation of the impact of feral camels, *Rangel. J.*, 2010, vol. 32, no. 1, pp. 43–54.
- Edwards, G., Digby, D., O'Leary, P., Rafferty, D., Jensen, M., Woolnough, A., Secomb, N., Williams, M., Schwartzkopff, K., and Bryan, R., Planning and conducting aerial culling operations for feral camels, *Rangel. J.*, 2016, vol. 38, no. 2, pp. 153–162.
- Fitzpatrick, K., The Burke and Wills Expedition and the Royal Society of Victoria, *Historical Studies: Australia and New Zealand*, 1963, vol. 10, no. 40, pp. 470–478.
- Hart, Q., Saunders, G., and Lane, C., The Australian Feral Camel Management Project – 15th Australasian Vertebrate Pest Conference. NINTIONLIMITED. 2011. <https://www.nintione.com.au/resources/rao/the-australian-feral-camel-management-project/>. Accessed March 25, 2022.
- Hart Q, and Edwards, G., Outcomes of the Australian Feral Camel Management Project and the future of feral camel management in Australia, *Rangel. J.*, 2016, vol. 38, no. 2, pp. 201–206.
- Ji, R., Cui, P., Ding, F., Geng, J., Gao, H., Zhang, H., Yu, J., Hu, S., and Meng, H., Monophyletic origin of domestic Bactrian camel (*Camelus bactrianus*) and its evolutionary relationship with the extant wild camel (*Camelus bactrianus fesus*), *Anim. Genet.*, 2009, vol. 40, no. 4, pp. 377–382.
- Kabir, N.A., The economic plight of the Afghans in Australia, 1860 – 2000, *Islam Stud.*, 2005, vol. 44, no. 2, pp. 229–250.
- Kaethner, B., See, P., and Pennington, A., Talking camels: a consultation strategy for consent to conduct feral camel management on Aboriginal-owned land in Australia, *Rangel. J.*, 2016, vol. 38, no. 2, pp. 125–133.
- Kang, H., Zsoldos, R.R., Sole-Guitart, A., Narayan, E., Cawdell-Smith, A.J., and Gaughan, J.B., Heat stress in horses: a literature review, *Int. J. Biometeorol.*, 2023, vol. 67, no. 6, pp. 957–973.
- Kearney, S.G., Carwardine, J., Reside, A.E., Fisher, D.O., Maron, M., Doherty, T.S., Legge, S., Silcock, J., Woinarski, J.C.Z., Garnett, S.T., Wintle, B.A., and Watson, J.E.M., Ten threats to Australia's imperilled species and implications for a national conservation response, *Pac. Conserv. Biol.*, 2018, vol. 25, no. 3, pp. 231–244.
- Lethbridge, M., Saalfeld, K.W., and Edwards, G.P., Measured reductions in the density of camels under the Australian Feral Camel Management Project, *Rangel. J.*, 2016, vol. 38, no. 2, pp. 173–179.
- Lundgren, E.J., Ramp, D., Ripple, W.J., and Wallach, A.D., Introduced megafauna are rewilding the Anthropocene, *Ecography*, 2017, vol. 41, no. 6, pp. 857–866.
- McCarthy, P.H., The importation of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) into Australia during 1840–1841, *Aust. Vet. J.*, 1980, vol. 56, no. 11, pp. 547–551.
- McGregor, M., and Edwards, G., Guest Editorial: Managing the impacts of feral camels, *Rangel. J.*, 2010, vol. 32, no. 2, pp. I–III.
- Ming, L., Yuan, L., Yi, L., Ding, G., Hasi, S., Chen, G., Jambi, T., Hedayat-Evright, N., Batmunkh, M., Khongr Badmaevna, G., Gan-Erdene, T., Ts, B., Zhang, W., Zulipikaer, A., Hosblig, Erdemt, Natyrov, A., Mamay, P., Narenbatu, Meng, G., Narangerel, C., Khongorzul, O., He, J., Hai, L., Lin, W., Sirendalai, Sarentuya, Aiyisi, Li, Y., Wang, Z., and Jirimutu, Whole-genome sequencing of 128 camels across Asia reveals origin and migration of domestic Bactrian camels, *Commun. Biol.*, 2020, vol. 3, pp. 1.
- Modrow, S., Falke, D., Truyen, U., and Schätzl, H., 2009. Coronaviren, In *Molekulare Virologie*, Modrow, S., Falke, D., Truyen, U., and Schätzl, H., Eds., Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 2009, pp. 246–262.
- Northern Territory Government, Feral Camel. Northern Territory Government. 2015. <https://nt.gov.au/environment/animals/feral-animals/feral-camel>. Accessed March 24, 2022.
- Parks and Wildlife Service, Camels in Western Australia. Department of Biodiversity, Conservation and Attractions. 2014. <https://www.dpaw.wa.gov.au/management/pests-diseases/202-camels-in-western-australia?show-all=1>. Accessed March 24, 2022.
- Peiris, J.S., Guan, Y., and Yuen, K.Y., Severe acute respiratory syndrome, *Nat. Med.*, 2004, vol. 10, pp. 88–97.
- Pollock, D., Managing the unmanageable: reinstating the dingo for pastoral sustainability in Australian rangelands, *Proc. R. Soc. Vic.*, 2021, vol. 133, no. 1, pp. 27–31.
- Pople, A.R., and McLeod, S.R., Demography of feral camels in central Australia and its relevance to population control, *Rangel. J.*, 2010, vol. 32, no. 1, pp. 11–19.
- Potts, Camel hybridization and the role of *Camelus bactrianus* in the Ancient Near East, *J. Econ. Soc. Hist. Orient.*, 2004, vol. 47, no. 2, pp. 143–165.
- Radford, D., and Hetz, H., Aussies? Afghans? Hazara refugees and migrants negotiating multiple identities and belonging in Australia, *Soc. Identities*, 2020, vol. 27, no. 3, pp. 377–393.
- Rawat, N., Astonishing story of Australian camels. Why thousands of them are shot dead routinely. India Today. 2020. <https://www.indiatoday.in/world/story/astonishing-story-of-australian-camels-why-thousands-of-them-are-shot-dead-routinely-1635687-2020-01-11>. Accessed March 24, 2022.
- Rockx, B., Kuiken, T., Herfst, S., Bestebroer, T., Lamers, M.M., Oude Munnink, B.B., de Meulder, D., van Amerongen, G., van den Brand, J., Okba, N.M.A., Schipper, D., van Run, P., Leijten, L., Sikkema, R., Verschoor, E., Verstrepen, B., Bogers, W., Langermans, J., Drosten, C., van Vliissingen, M.F., Fouchier, R., de Swart, R., Koopmans, M., and Haagmans, B.L., Comparative

- pathogenesis of COVID-19, MERS, and SARS in a nonhuman primate model, *Science*, 2020, vol. 368, no. 6494, pp. 1012–1015.
- Rybczynski, N., Gosse, J.C., Harington, C.R., Wogelius, R.A., Hidy, A.J., and Buckley, M., Mid-Pliocene warm-period deposits in the High Arctic yield insight into camel evolution, *Nat. Commun.*, 2013, vol. 4, pp. 1550.
- Turner, T., A story of coincidence: Norman Huon, Imperial Camel Corps, AIF, *Sabretache*, 1999, vol. 40, no. 2, pp. 26–29.
- Twigg, L.E., Lowe, T.J., Martin, G.R., Wheeler, A.G., Gray, G.S., Griffin, S.L., O'Reilly, C.M., Butler, T.L., Robinson, D.J., and Hubach, P.H., The ecology of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in coastal southern Western Australia, *Wildl. Res.* 1998, vol. 25, no. 2, pp. 97–111.
- Underwood, J., The organisation of the Imperial Camel Brigade, 1916 – 1918, *Sabretache*, 2003, vol. 44, no. 4, pp. 5–14.
- Visconti, M., The Afghans and their camels in Australia, *Antipodes*, 2000, vol. 14, no. 1, pp. 17–21.
- Wieler, L.H., “One Health” – linking human, animal and environmental health, *Int. J. Med. Microbiol.*, 2014, vol. 304, no. 7, pp. 775–776.
- Wilson, R.T., Perceptions and problems of disease in the one-humped camel in southern Africa in the late 19th and early 20th century, *J. S. Afr. Vet. Assoc.*, 2008, vol. 79, no. 2, pp. 58–61.
- Zaki, A.M., van Boheemen, S., Bestebroer, T.M., Osterhaus, A.D.M.E., and Fouchier, R.A.M., Isolation of a novel coronavirus from a man with pneumonia in Saudi Arabia, *New Engl. J. Med.*, 2012, vol. 367, no. 19, pp. 1814–1820.
- Zohaib, A., Saqib, M., Athar M.A., Chen, J., Khan, S., Taj, Z., Sadia, H., Tahir, U., Tayyab, M.H., and Qureshi, M.A., Countrywide survey for MERS-Coronavirus antibodies in dromedaries and humans in Pakistan. *Viol. Sin.*, 2018; vol. 33, no. 5, pp. 410–417.

BEGINNING OF THE INVASION OF *IMPATIENS GLANDULIFERA* (*BALSAMINACEAE*) IN ARMENIA

Fayvush George*, Janjughazyan K.** , Hovhannisyan H.***, Aleksanyan A.****

Department of geo-botany and eco-physiology, A. Takhtajyan Institute of Botany of the NAS of RA, Acharyan str. 1, Yerevan 0063, Armenia

*gfayvush@yahoo.com; **kar2035@mail.ru

hripsime.hov1991@gmail.com; * alla.alexanyan@gmail.com

Corresponding author: G. Fayvush (gfayvush@yahoo.com)

Received April 29, 2024; revised July 24, 2024; accepted August 24, 2024

The intensive invasion of the species *Impatiens glandulifera* was discovered during a route survey organised in 2023 in the areas where potentially invasive alien plant species was already registered. As determined, the main population has been experiencing a substantial increase since 1991, going from just 10-15 individuals to around 500. Additionally, a separate population of this species was found over 6 km away from the initial locality with over 700 individuals. It is assumed that the species was introduced as an ornamental plant for cultivation on an erf, from where it “escaped” and naturalised in a semi-natural habitat. The paper presents history of the introduction, establishment as well as current status of the discovered populations in Armenia. Hence, further research and monitoring of the entire population are necessary to determine the vector of penetration, predict the further spread of this species, and develop control measures.

Key words: Armenia, invasive alien plants, new records, new population, *Impatiens glandulifera*
DOI:10.35885/1996-1499-17-3-243-244

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYYY

References

- Akatova, T. V., Akatov, V. V. Elevational Distribution of Alien Plant Species in the Western Caucasus. Russian Journal of Biological Invasions, 2019. Vol. 10(3). pp. 205–219. DOI:10.1134/s2075111719030044. 10.1134/s2075111719030044.
- Annotated catalogue, Annotirovanny catalog derevjev i kustarnikov botanicheskikh sadov i dendroparkov Armjanskoj SSR [Annotated catalogue of trees and shrubs growing in botanical gardens and arboretum of Armenian SSR]. Bulletin of Botanical garden, Academy of Sciences of Armenian SSR, 1985, v. 27, p. 1-160.
- Balezentiene, L., Phytotoxicity and allelopathic impact of *Impatiens glandulifera*. Biologija, 2018, v. 64, N 2, p. 629-641, <https://doi.org/10.26651/allelo.j/2018-45-1-1174>.
- Barsegyan, A. M. Vodno-bolotnaja rastitel'nost' Armjanskoj SSR [Water-marsh vegetation of Armenian SSR], 1990, Yerevan, Academy of Sciences of Armenian SSR, 354 p. CABI Compendium, <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.28766>
- Coakley, S., Petti, C. Impacts of the Invasive *Impatiens glandulifera*: Lessons Learned from One of Europe's Top Invasive Species. Biology, 2021, v. 10, N. 7, p. 619, <https://doi.org/10.3390/biology10070619>.
- Coşkunçelebi, K., Terzioğlu, S. Contribution to the Alien Flora of Turkey: *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae). KSU J. Agric Nat, 2022, v. 25, N 1, p. 78-82. <https://doi.org/10.18016/ksutarimdogavi.870316>
- Fayvush, G., Aleksanyan, A., Mestoobitanija Armenii [Habitats of Armenia]. Yerevan, Institute of Botany NAS RA, 2016, 360 p.
- Fayvush, G., Aleksanyan, A., Wong, L.J., Pagad, S., Global Register of Introduced and Invasive Species - Armenia. 2020, Version 1.4. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/w96h3j> accessed via GBIF.org on 2021-01-16.
- Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T., Lipinskaya, T., Vicente, J.R., Chapter 1: Introducing biological invasions and the IPBES thematic assessment of invasive alien species and their control. In: Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong T., (eds.) Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services., IPBES secretariat, 2023, Bonn, Germany, <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430723>.
- Shkhagapsoev S.Kh., Chadaeva V.A., Taysumov M.A., Shkhagapsoeva K. Blacklist of Flora of the Chechen Republic. Russian Journal of Biological Invasions, 2022, Vol. 13, N. 4. pp. 551-561. DOI:10.1134/S2075111722040129
- Takhtajyan, A.L., Karta rajonov flory Armjanskoj SSR [Map of floristic regions of Armenian SSR]. In: Takhtajyan AL (ed.). Flora of Armenia, Yerevan, Academy of Sciences of Armenian SSR, 1954, v. 1, p. 3.
- Tamanyan, K.G., Fayvush, G.M., K probleme floristicheskikh rajonov Armenii [On the problem of floristic regions of Armenia]. Flora, vegetation and floristic resources of

Armenia, Yerevan, Institute of Botany NAS RA, 2009, v. 17, p. 73-78.
Tuniyev, B. S., Timukhin, I. N. 2017. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien

species of vascular plants on the Sochi Black Sea Coast (Russia). Nature Conservation Research, 2017, v, 2, N. 4, p. 2–25. DOI:10.24189/ncr.2017.046.

THE IMPACT OF SMALL-SCALE DISTURBANCES ON COMPOSITION AND DISTRIBUTION PATTERN OF NON-NATIVE PLANT SPECIES AND THEIR RISK ASSESSMENT ALONG THE FOREST'S ROADSIDE AND INTERIOR

Bijay Thakur^{a,*}, Akash Chetry^{a,**}, Bidyut Sarania^{b,***}, Ashalata Devi^{a,****}

^a Department of Environmental Science, Tezpur University, Assam, 784028, India

^b Centre for Ecological Sciences, Indian Institute of Science, Bengaluru, 560012, India

*e-mail: [*ashalatadevi12@gmail.com](mailto:ashalatadevi12@gmail.com), [**bijaythakur3095@gmail.com](mailto:bijaythakur3095@gmail.com), [***chetry.akash1@gmail.com](mailto:chetry.akash1@gmail.com), [****bidyutsarania@gmail.com](mailto:bidyutsarania@gmail.com)

Received April 11, 2024; revised July 24, 2024; accepted August 28, 2024

The invasion and spread of non-native species pose significant threat to the ecological balance and structural stability of natural ecosystems, and this study aims to provide a comprehensive understanding of the spatial distribution and richness of both native and non-native plant species in a tropical forest of Nameri National Park, India. A vegetation assessment using quadrat sampling was conducted with a focus on forest roads and the adjacent forest of the park. Further, the study also identified potential non-native invasive plant species for the park using invasion indices and risk assessment parameters. Overall, a total of 135 plant species were recorded during the survey, comprising 103 native species (50% herb, 13% shrub and 37% tree) and 32 non-native species (75% herb, and 25% shrub). Of the total non-native species, 93% were recorded on human trails, and 43% in adjacent forests. Notably, a decrease in the number of non-native species was observed as one moved deeper into the forest. This fluctuation in the occurrence of non-native plant species suggests that the dispersion of non-native propagules along roads significantly influences the forest landscape. Additionally, the study identified seven non-native species (22%) posing a high invasion risk. These species, with high and medium-level risk classifications, should be the primary focus of invasion prevention and control efforts. Priority should be given to controlling the spread of non-native species within the protected area, ensuring the preservation of the ecological integrity of Nameri National Park.

Key words: forest road, invasion indices, invasion risk, Nameri National Park, native and non-native plant species, tropical forest.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-245-248

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

References

- Amor, R. L., and Stevens, P. L., Spread of weeds from a roadside into sclerophyll forests at Dartmouth, Australia, *Weed Res.*, 1976, vol. 16, no. 2.
- Anderson, L. G., Rocliffe, S., Haddaway, N. R., and Dunn, A. M., The role of tourism and recreation in the spread of non-native species: A systematic review and meta-analysis, *PLoS ONE.*, 2015, vol. 10, no. 10, pp. 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140833>
- Barbosa, N. P. U., Fernandes, W. W., Carneiro, M. A. A., and Júnior, L. A. C., Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields), *Biol Invasions.*, 2010, vol. 12, no. 11, pp. 3745–3755. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9767-y>
- Bhatta, S., Joshi, L. R., and Shrestha, B. B., Distribution and impact of invasive alien plant species in Bardia National Park, western Nepal, *Environ Conserv.*, 2020, vol. 47, no. 3, pp. 197–205. <https://doi.org/10.1017/S0376892920000223>
- Blyth, S., Chape, S., Fish, L., Fox, P., and Spalding, M., United Nations list of protected areas, 2003.
- Bongaarts, J., Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, *Popul Dev Rev.*, 2019, vol. 45, no. 3, pp. 680–681. <https://doi.org/10.1111/padr.12283>.
- Bonilla, N.O., and Pringle, E.G., Contagious seed dispersal and the spread of avian-dispersed exotic plants, *Biological Invasions.*, 2015, vol. 17, pp. 3409–3418. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0966-4>.
- BSI (Botanical Survey of India), 2023, <https://bsienviis.nic.in/Database/InvasiveAlienspecies>. Accessed August 23, 2023.
- Cadenasso, M. L., and Pickett, S. T. A., Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors, *Conserv Biol.*, 2001, vol. 15, no. 1, pp. 91–97.

*Corresponding author: Ashalata Devi, Professor, Department of Environmental Science, Tezpur University, Napaam-784028, Assam, India. Email: ashalatadevi12@gmail.com.

- Capinha, C., Essl, F., Seebens, H., Moser, D. and Pereira, H.M., The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene, *Science*, 2015, vol. 348, no. 6240, pp. 1248-1251.
- Chaudhary, N., and Narayan, R., The advancing dominance of *Ageratum conyzoides* L. and *Lantana camara* L. in dry tropical peri-urban vegetation in India, *Int. Res. J. Environ. Sci.*, 2013, vol. 2, no. 11, pp.88-95.
- Chaudhary, R., Shrestha, B. B., Thapa, H., and Siwakoti, M., Status and impacts of invasive alien plant species in Parsa National Park, central Nepal, *Banko Janakari.*, 2020, vol. 30, no. 1, pp. 21–31. <https://doi.org/10.3126/banko.v30i1.29179>
- Chen, J., Zhang, Y., Liu, W., Wang, C., Ma, F. and Xu, H., Distribution Patterns and Determinants of Invasive Alien Plants in China, *Plants.*, 2023, vol. 12, no. 12, pp. 2341.
- Choudhury, M. R., Deb, P., and Singha, H., Status of invasive plant species in the dry savanna grasslands of Rajiv Gandhi Orang National Park, Assam, *International Journal of Ecology and Environmental Sciences.*, 2017, vol. 43, no. 3, pp. 245–250.
- Christen, D., and Matlack, G., The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach, *Conserv Biol.*, 2006, vol. 20, no. 2, pp. 385–391.
- Cottam, G., and Curtis, J. T., The use of distance measures in phytosociological sampling, *Ecology.*, 1956, vol. 37, no. 3, pp. 451–460.
- Curtis, J. T., The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities. University of Wisconsin Pres, 1959.
- Darwin, C., On the origin of species by means of natural selection, *Acad Med.*, 1951, vol. 26, no. 243, pp.5.
- Datta, A., Kühn, I., Ahmad, M., Michalski, S. and Auge, H., Processes affecting altitudinal distribution of invasive *Ageratina adenophora* in western Himalaya: The role of local adaptation and the importance of different life-cycle stages, *PloS one*, 2017, vol. 12, no. 11, p.e0187708.
- Debnath, A., and Debnath, B., Diversity , Invasion Status and Usages of Alien Plant Species in Northeastern Hilly State of Tripura : A Confluence of Indo-Barman Hotspot, 2017, pp. 212–235. <https://doi.org/10.4236/ajps.2017.82017>
- DeFerrari, C. M., and Naiman, R. J., A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington, *J. Veg. Sci.*, 1994, vol. 5, no. 2, pp. 247–258.
- Divakara, B. N., Parsad, S., and Das, R., Density, Frequency, Abundance and Distribution of Invasive Alien Plants in Forest Areas of Jharkhand-India, *Forest Health Management. Institute of Forest Genetics and Tree Breeding, Coimbatore.*, India, 2013, pp. 331–343.
- Dogra, K.S., Kohli, R.K., and Sood, S.K., An assessment and impact of three invasive species in the Shivalik hills of Himachal Pradesh, India, *International Journal of Biodiversity and Conservation.*, 2009, vol. 1, no. 1, pp. 4-10.
- Fei, S., Phillips, J., and Shouse, M., Biogeomorphic impacts of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.*, 2014, vol. 45, pp. 69–87.
- Feng, J., and Zhu, Y., Alien invasive plants in China: risk assessment and spatial patterns, *Biodiversity and Conservation*, 2010, vol. 19, pp.3489-3497.
- Forman R. T. T., and Alexander L. E., Roads and Their Major Ecological Effects, *Annu Rev Ecol Evol Syst.*, 1998, Vol. 29, pp. 207-231. <https://www.j.29,207-231>.
- Fox, M. D., and Fox, B. J., The susceptibility of natural communities to invasion, *Ecology of Biological Invasions .*, 1986, pp. 57–66. <https://eurekamag.com/research/001/717/001717023.php>
- Foxcroft, L. C., Jarošík, V., Pyšek, P., Richardson, D. M., and Rouget, M., Límites de Áreas Protegidas como Filtros para la Invasión de Plantas, *Conserv Biol.*, 2011, vol. 25, no. 2, pp. 400–405. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01617.x>
- Fu, D., Wu, X., Huang, N., and Duan, C., Effects of the invasive herb *Ageratina adenophora* on understory plant communities and tree seedling growth in *Pinus yunnanensis* forests in Yunnan, China, *Journal of Forest Research.*, 2018, vol. 23, no. 2, pp. 112-119.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (2023), <https://www.gbif.org/>. Accessed August 23, 2023.
- Gelbard, J. L., and Belnap, J., Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape, *Conserv Biol.*, 2003, vol. 17, no. 2, pp. 420–432. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01408.x>
- Gilliam, F. S., The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems, *BioScience.*, 2007, vol. 57, no. 10, pp. 845–858.
- Golivets, M., Ecological and biological determination of invasion success of non-native plant species in urban woodlands with special regard to short-lived monocarps, *Urban Ecosyst.*, 2014, vol. 17, pp. 291–303.
- Haider, S., Lembrechts, J. J., McDougall, K., Pauchard, A., Alexander, J. M., Barros, A., Cavieres, L. A., et al., Think globally, measure locally: The MIREN standardized protocol for monitoring plant species distributions along elevation gradients, *Ecology and Evolution.*, 2022, vol. 12, no. 2, <https://doi.org/10.1002/ece3.8590>
- ILORA (Indian Alien Flora Information) (2023), <https://ilora2020.wixsite.com/ilora2020/data>. Accessed August 24, 2023.
- Kanjilal U.N., and Bor N.L., *Flora of Assam*. Omsons Publications, New Delhi, 2005.
- Kaur, S., Batish, D.R., Kohli, R.K., and Singh, H.P., *Ageratum conyzoides*: an Alien Invasive Weed in India. Invasive alien plants: an ecological appraisal for the Indian subcontinent, *Invasive Alien Plants: An Ecological Appraisal for the Indian Subcontinent* (eds J.R. Bhatt et al.) 2012, vol. 5, no. 1, pp. 57.
- Kosaka, Y., Saikia, B., Mingki, T., Tag, H., Riba, T., and Ando, K., Roadside distribution patterns of invasive alien plants along an altitudinal gradient in Arunachal Himalaya, India, *Mt Res Dev.*, 2010, vol. 30, no. 3, pp. 252–258. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-10-00036.1>
- Landres, P. B., Morgan, P., and Swanson, F. J., Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems, *Ecol Appl.*, 1999, vol. 9, no. 4, pp. 1179–1188.
- Lodge, D. M., Biological invasions: lessons for ecology, *Trends Ecol Evol.*, 1993, vol. 8, no. 4, pp. 133–137.
- Loke, T. Y., Margrove, J. A., Ahmad, B., Jikim, G. E., Endawie, A. C., Hatta, S. M., Andrew, A. P., and Maycock, C. R., The invasion of alien species *Miconia*

- crenata* (Vahl) Michelang in disturbed/undisturbed lowland mixed dipterocarp and Kerangas forests in Sabah, Malaysia, Taiwan., 2023, vol. 68, no. 2.
- Ma, J. S., and H. R. Li., The checklist of the alien invasive plants in China, Higher Education Press, Beijing, 2018.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F. A., Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control, *Ecol Appl.*, 2000, vol. 10, no. 3, pp. 689–710.
- Martin, P. H., Canham, C. D., and Marks, P. L., Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance, *Frontiers in Ecology and the Environment.*, 2009, vol. 7, no. 3, pp. 142–149.
- Misra, R., *Ecology Work Book*, Oxford and IBH Publishing Company. New Delhi, 1968.
- Mlambo, D., *Plant invasion pathways and drivers of invasion success*, LAP LAMBERT Academic publishing, London, 2022.
- Mungi, N.A., Qureshi, Q., and Jhala, Y.V., Expanding niche and degrading forests: Key to the successful global invasion of *Lantana camara* (sensu lato), *Global Ecology and Conservation.*, 2020, vol. 23, p.e01080.
- Napaldet, J.T., Plant species and ecosystem diversity along national road in mountain sites: The case of Kennon Road in Cordillera Central Range, Philippines, Taiwan., 2023, vol. 68, no. 3, pp. 339–348.
- Nath, A., Sinha, A., Lahkar, B. P., and Brahma, N., In search of Aliens: Factors influencing the distribution of *Chromolaena odorata* L. and *Mikania micrantha* Kunth in the Terai grasslands of Manas National Park, India, *Ecological Engineering.*, 2019, vol. 131, pp. 16–26.
- Odum, E. P., *Fundamentals of Ecology.*, 3rd edn. Athens, GA: WB Saunders Company, 1971.
- Panetta, F. D., and Hopkins, A. J. M., Weeds in corridors: invasion and management, *J. Nat. Conserv.*, 1991, vol. 2, pp. 341–351.
- Parendes, L. A., and Jones, J. A., Role of Light Availability and Dispersal in Exotic Plant Invasion along Roads and Streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon., 2000, vol. 14, no. 1, pp. 64–75.
- Pathak, R., Negi, V.S., Rawal, R.S., and Bhatt, I.D., Alien plant invasion in the Indian Himalayan Region: state of knowledge and research priorities, *Biodiversity and Conservation.*, 2019, vol. 28, no. 12, pp. 3073–3102.
- Pathak, R., Negi, V., and Yadava, A., Distribution pattern of dominant invasive alien plants in forests of Kumaon region in West Himalaya, *Nieindia.Org.*, 2021, vol. 5199, no. 4, pp. 325–332. <http://nieindia.org/Journal/index.php/ijees/article/view/2384>
- Pauchard, A., and Alaback, P. B., Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges, *For. Ecol. Manag.*, 2006, vol. 223, no. 1–3, pp. 327–335.
- Pielou, E. C., Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse, *Am Nat.*, 1966, vol. 100, no. 914, pp. 463–465.
- Powell, K. I., Chase, J. M., and Knight, T. M., A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales, *Am. J. Bot.*, 2011, vol. 98, no. 3, pp. 539–548.
- POWO (Plants of the World Online) (2023), Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <https://powo.science.kew.org/>. Accessed August 24, 2023.
- Raghubanshi, G. P. S. A. S., Plant invasions along roads : a case study from central highlands , India, 2009, pp. 191–198. <https://doi.org/10.1007/s10661-008-0527-8>
- Rai, P.K., and Singh, J.S., Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health, *Ecological indicators.*, 2020, vol. 111, p.106020.
- Reddy, C. S., Catalogue of invasive alien flora of India, *Life Sci J.*, 2008, vol. 5, no. 2, pp. 84–89.
- Saikia, M.K., and Saikia, P.K., 2012. Wildlife habitat evaluation and mammalian checklist of Nameri National Park, Assam, India, *Biores Bull.*, 2012, vol. 4, pp. 185–199.
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., et al., Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools, *Proc Natl Acad Sci USA.*, 2018, vol. 115, no. 10, pp. E2264–E2273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Sekar, K. C., Invasive Alien Plants of Indian Himalayan Region — Diversity and Implication, 2012, pp. 177–184.
- Sengupta, R., and Dash, S. S., A comprehensive inventory and ecological assessment of alien plant invasion in mizoram, India, *Indones J For Res.*, 2020, vol. 7, no. 2, pp. 135–154. <https://doi.org/10.20886/ijfr.2020.7.2.135-154>
- Sengupta, R., and Dash, S. S., A Comprehensive Inventory of Alien Plants in the Protected Forest Areas of Tripura and their Ecological Consequences, *Nelumbo.*, 2021, vol. 63, no. 1, pp. 163. <https://doi.org/10.20324/nelumbo/v63/2021/165154>
- Shannon, C. E., and Weiner, V., *A mathematical Theory of Communication*, University Press. Illinois Urban, 1949, pp. 101–107.
- Sharma, G. P., Singh, J. S., and Raghubanshi, A. S., Plant invasions: Emerging trends and future implications, *Curr. Sci.*, 2005, vol. 88, no. 5, pp. 726–734.
- Shrestha, B. B., Shrestha, U. B., Sharma, K. P., Thapa-Parajuli, R. B., Devkota, A., and Siwakoti, M., Community perception and prioritization of invasive alien plants in Chitwan-Annapurna Landscape, Nepal, *J Environ Manage.*, 2019, vol. 229, pp. 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.06.034>
- Shrestha, N., Xu, X., Meng, J. and Wang, Z., Vulnerabilities of protected lands in the face of climate and human footprint changes, *Nat Commun.*, 2021, vol. 12, no. 1, pp. 1632.
- Shukla, B. K., and Sinha, G. P., An inventory of invasive alien species of Chhattisgarh India. *Bioherald, Int J Biodiv Environ.*, 2012, vol. 2, no. 2, pp. 126–133.
- Singh, H. B., Kumar, A., and Adhikari, B. S., Status Of Invasive Alien Plant Species (IAPs) In Arunachal Pradesh, India: A Review, *Int J Res Biosci Agric Technol.*, 2021, vol. 17, pp. 604–614.
- Singh, K. P., Shukla, A. N., and Singh, J. S., State-level inventory of invasive alien plants, their source regions and use potential, *Curr Sci.*, 2010, vol. 99, no. 1, pp. 107–114.
- Sorensen, T. A., A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the

- vegetation on Danish commons, *Biol. Skar.*, 1948, vol. 5, pp. 1–34.
- Spellerberg, I. A. N., Ecological effects of roads and traffic: a literature review, *Global Ecology & Biogeography Letters.*, 1998, vol. 7, no. 5, pp. 317–333.
- Spicer, M. E., Radhamoni, H. V. N., Duguid, M. C., Queenborough, S. A., and Comita, L. S., Herbaceous plant diversity in forest ecosystems: patterns, mechanisms, and threats, *Plant Ecol.*, 2022, vol. 223, no. 2, pp. 117–129. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01202-9>
- Strona, G., Stringer, S.D., Vieilledent, G., Szantoi, Z., Garcia-Ulloa, J. and A. Wich, S., Small room for compromise between oil palm cultivation and primate conservation in Africa, *PNAS.*, 2018, vol. 115, no. 35, pp. 8811–8816.
- Sullivan, J. J., Williams, P. A., Timmins, S. M., and Smale, M. C., Distribution and spread of environmental weeds along New Zealand roadsides, *N. Z. J. Ecol.*, 2009, pp. 190–204.
- Sundarapandian, S. M., and Subashree, K., Status of invasive plants in Tamil Nadu, India: their impact and significance. In *Plant biodiversity: monitoring, assessment and conservation*, 2017, pp. 371–387.
- Toral, V., Causton, C., Jager, H., Trueman, M., Izurieta, J., Araujo, E., Cruz, M., Zander, K., Izurieta, A., and Garnett, S. T., Alien species pathways to the Galapagos, *PLoS ONE.*, 2017, vol. 12, no. 9, pp. 1–21.
- Tripathi, R.S., and Yadav, A.S., Population regulation of *Eupatorium adenophorum* Spreng. and *E. riparium* Regel: effect of population density, soil nitrogen and light intensity, *Plant and Soil.*, 1982, vol. 65, pp. 35–49.
- Trombulak, S. C., and Frissell, C. A., Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities, *Conserv Biol.*, 2000, vol. 14, no. 1, pp. 18–30.
- Tyser, R. W., and Worley, C. A., Alien flora in grasslands adjacent to road and trail corridors in Glacier National Park, Montana (USA), *Conserv Biol.*, 1992, vol. 6, no. 2, pp. 253–262.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H., Weigelt, P., Kartesz, J., and Nishino, M., Global exchange and accumulation of non-native plants, *Nature.*, 2015, vol. 525, no. 7567, pp. 100–103.
- Weber, E., and Gut, D., Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe, *J Nat Conserv.*, 2004, vol. 12, no. 3, pp. 171–179.
- Whitford, P. B., Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth, *Ecology.*, 1949, vol. 30, no. 2, pp. 199–208.
- Yang, Y., Bian, Z., Ren, W., Wu, J., Liu, J. and Shrestha, N., Spatial patterns and hotspots of plant invasion in China, *Glob. Ecol. Conserv.*, 2023, vol. 43, no. 02424.
- Yates, E. D., Levia Jr, D. F., and Williams, C. L., Recruitment of three non-native invasive plants into a fragmented forest in southern Illinois, *For. Ecol. Manag.*, 2004, vol. 190, no. 2–3, pp. 119–130.