

ISSN 1996–1499

2024 №4



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Быков А.Д. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В РЕКЕ ОКА	2
Великоцкая П.А., Подоляко С.А., Литвинов К.В. ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА <i>PSEUDORASBORA PARVA</i> (CYPRINIDAE) В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ	15
Глазунов В.А., Сенатор С.А. ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>AMBROSIA TRIFIDA</i> L. (ASTERACEAE) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	19
Груданов Н.Ю., Третьякова А.С. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ СРЕДНЕГО УРАЛА (В ПРЕДЕЛАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ)	25
Кадетов Н.Г., Чернышов М.П. РАСПРОСТРАНЁННОСТЬ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ В ЗАСТРОЙКЕ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ЗЕЛЁНУЮ ИНФРАСТРУКТУРУ НА ПРИМЕРЕ МОСКОВСКОЙ АГЛОМЕРАЦИИ	37
Кладченко Е.С., Челебиева Э.С., Гостюхина О.Л., Подольская М.С., Лавриченко Д.С. ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТРЕСС И ОТВЕТ АНТИОКСИДАНТНОГО КОМПЛЕКСА ТКАНЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ УСТРИЦ <i>MAGALLANA GIGAS</i> THUNBERG, 1793 ПРИ ПОРАЖЕНИИ РАКОВИН СВЕРЛЯЩЕЙ ГУБКОЙ <i>PIONE VASTIFICA</i> HANCOCK, 1849	49
Колочкина Г.А., Симакова У.В., Ковалёва М.А., Залота А.К., Живоглядова Л.А., Семин В.Л., Тимофеев В.А., Котий В.Г., Бондаренко Л.В. АЗИАТСКАЯ МИДИЯ – <i>ARCUATULA SENHOUSIA</i> (BENSON, 1842) ПРОДОЛЖЕНИЕ ИНВАЗИИ В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ	61
Кривошеина М.Г., Кривошеина Н.П., Озерова Н.А., Озеров А.Л. ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ПОВРЕЖДЕНИЯ КОРНЕЙ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО <i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> MANDEN. (ARIACEAE) ЛИЧИНКАМИ СЦИАРИДЫ <i>BRADYSIA IMPATIENS</i> (JOHANNSEN, 1912) (DIPTERA: SCIARIDAE)	85
Куклина А.Г., Стогова А.В., Капитанова О.А., Виноградова Ю.К. ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ФИТОФАГОВ С ИНВАЗИОННЫМИ ВИДАМИ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕЙ РОССИИ	92
Рафикова О.С., Дубровин Д.И., Веселкин Д.В. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ У ТРАВ В СООБЩЕСТВАХ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ИНВАЗИОННОГО <i>ACER NEGUNDO</i> (SAPINDACEAE, SAPINDALES)	110
Рубанова М.В. ИНВАЗИЯ <i>GYMNOCEPHALUS CERNUUS</i> (LINNAEUS, 1758) ЧУЖЕРОДНЫМИ ТРЕМАТОДАМИ <i>AROPHALLUS MUEHLINGI</i> (JAGERSKIOLD, 1899) И <i>NICOLLA SKRJABINI</i> (IWANITZKY, 1928) В ПРИТОКЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	125
Сенатор С.А., Виноградова Ю.К., Горбунова Е.О., Соколова В.В., Розенберг Г.С., Воронцов Д.О., Третьякова А.С., Крючкова В.А., Ретеюм А.А. КТО И ЧТО СООБЩАЕТ ОБ ИНВАЗИОННЫХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ? РЕЗУЛЬТАТЫ ПЕРВОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ОПРОСА	140
Финенко Г.А., Дацьк Н.А., Аннинский Б.Е., Никольский В.Н. СОСТОЯНИЕ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЕБНЕВИКОВ <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> И <i>BEROE OVATA</i> НА КРЫМСКОМ ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ В 2013–2021 ГГ.	159
Sukhikh N., Chaban O., Alekseev V. GENETIC CHARACTERISTIC OF THE AFRO-ASIATIC SPECIES <i>EUCYCLOPS</i> (<i>EUCYCLOPS</i>) <i>AGILOIDES ROSEUS</i> (CRUSTACEA: COPEPODA) IN CONNECTION WITH ITS FIRST FINDINGS IN NORTH AMERICA: HUMAN MEDIATED DISPERSAL OR HISTORICAL ROOTS	172

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В РЕКЕ ОКА

© Быков А.Д.

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),
Окружной проезд, 19, Москва, 105187
e-mail: 89262725311@mail.ru

Поступила в редакцию 17.06.2024; после доработки 25.09.2024; принята к публикации 19.10.2024

В статье представлен обзор чужеродных видов рыб, обитающих в р. Ока Волжского бассейна. Дается краткая характеристика р. Ока, как среды обитания видов рыб, не характерных для аборигенной речной ихтиофауны. Приводится информация об истории появления этих видов, особенностях биологии, встречаемости в уловах, рыбохозяйственном значении отдельно по участкам реки, расположенным в верховьях, верхнем, среднем и нижнем течениях Оки в границах Орловской, Тульской, Калужской, Московской, Рязанской и Владимирской областей России. Показаны основные векторы инвазий гидробионтов в речную систему Оки по каждому чужеродному виду, зафиксированному в результате ихтиологического мониторинга на данном водотоке. Дается прогноз динамики численности чужеродных видов рыб в зависимости от особенностей репродуктивной биологии, объемов зарыблений и интенсивности рыболовства в р. Ока.

Ключевые слова: инвазия, саморасселение, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-02-14

Введение

Изучению ихтиофауны р. Ока в последние годы со стороны ихтиологов уделялось немало внимания как в рамках ресурсных, так и экологических исследований. Современный состав рыбного населения, включая структуру ихтиоценозов для рипальной и медиальной зон русла реки, а также ее придаточных водоемов был описан в ряде публикаций для отдельных участков верхнего [Иванчев, Иванчева, 2015; Быков, Митенков, 2018а; Быков и др., 2019; Быков, Митенков, 2018б], среднего [Иванчев, Иванчева, 2010] и нижнего течения [Быков, 2022а].

На основании значительного ихтиологического материала, собранного автором в результате многолетних ихтиологических экспедиций, появилась возможность рассмотреть отдельные виды рыб, ранее не обитавшие или не упоминавшиеся в сводках предыдущих исследователей, но регулярно встречающиеся в последние годы как в период проведения учетных съемок, так и в уловах рыболовов-любителей, а также браконьеров.

Целью работы является описание истории появления некоторых видов рыб р. Ока и ее придаточных водоемов, чужеродных по от-

ношению к аборигенной ихтиофауне данного водотока, их встречаемости в уловах, рассмотрение отдельных аспектов биологии и их рыбохозяйственного значения.

Краткая характеристика р. Ока

Ока – второй по протяженности после Камы приток Волги. Река протекает по территории шести субъектов Центрального федерального округа России – Орловской, Калужской, Тульской, Московской, Рязанской и Нижегородской областей. Общая протяженность составляет 1480 км, а площадь водосборного бассейна – 245 тыс. км². К верховьям Оки относится участок реки от истока до устья р. Зуша, к верхнему течению – от устья р. Зуша до устья р. Москва, к среднему – от устья р. Москва до устья р. Мокша и к нижнему – от устья р. Мокша до впадения Оки в Волгу [Бакастов, 1964].

Ока берет начало из родника в д. Александровка Глазуновского района Орловской области. В верховьях, от истоков до впадения р. Крома, Ока течет в северо-западном направлении. Далее русло реки в границах Орловской, а также частично Тульской и Калужской областей дренирует овражно-балочную

сеть Среднерусской возвышенности, меняет направление на северное. От устья р. Угра верхнее течение Оки на отдельных участках меняет направление с восточного на северо-восточное до впадения в нее р. Москва. Русло Оки в ее среднем течении сильно меандрирует по южной границе Мещерской низменности в юго-восточном направлении до устья р. Проня и далее меняет направление в северо-восточном и восточном направлениях вплоть до впадения ее в Волгу.

Наиболее полноводными левыми притоками Оки в границах Калужской области являются реки Жидра и Угра; в границах Московской области – Протва и Москва; в границах Рязанской области – Пра; в границах Владимирской области – Клязьма. Наиболее полноводными правыми притоками Оки в границах Орловской области является р. Зуша; в границах Тульской области – Упа; в границах Московской области – р. Осётр; в границах Рязанской области – Проня и Пара.

Придаточная система водоемов Оки преимущественно представлена различными по площади, кислородному режиму и степени зарастаемости пойменными озерами, наибольшее количество которых расположено в среднем и нижнем течении.

Ока в верхнем течении по комплексу гидрологических и морфометрических показателей условно делится на две группы участков – плесовые и перекатистые. Перекатистые участки с максимальными глубинами в межень не более 2 м расположены на большем протяжении верхнего течения реки до устья р. Лопасня.

Плесовые участки с большими глубинами и замедленным течением расположены локально в верхнем течении Оки в границах Белёвского и Алексинского муниципальных районов Тульской области; Перемышельского и Ферзиковского муниципальных районов Калужской области, а также городского округа Кашира Московской областей (см. рис.). Типично плесовые участки значительной протяженности (более 20 км) расположены преимущественно в среднем течении Оки в границах муниципального округа Коломна и Луховицы Московской области, а также Спасского района Рязанской области.

В среднем и нижнем течении русло Оки имеет смешанные между перекатами и плесами черты. То есть для него характерно смещение относительно глубокого фарватера реки к одному берегу и наличие значительных по площади песчаных перекатов у другого берега.

Русло реки на большем протяжении сложено песками различной крупности, на плесовых участках дно заиленное. Каменистые или галечниковые грунты расположены на перекатистых участках в верховьях и на некоторых участках верхнего течения Оки.

Глубина в медиальной зоне Оки по результатам промеров на 101 учетной гидробиологической станции в летний межень период колебалась от 0.9 до 15 м и составляла в среднем на участках верховьев – 1.6 м; верхнего течения – 2.8 м; среднего течения – 4.6 м; нижнего течения – 3.9 м.

Скорость течения в Оке изменяется в зависимости от морфологии русла, рельефа местности и сезона года. По измеренным гидрометрической вертушкой значениям скорость течения в поверхностном горизонте воды на 101 учетной гидробиологической станции у поверхности изменялась от 0.1 до 1.25 м/с и составляла в среднем на участках верховьев – 0.35 м/с; верхнего течения – 0.45 м/с; среднего течения – 0.4 м/с; нижнего течения – 0.58 м/с.

Ока отличается неравномерностью годового стока, который характеризуется высоким весенним половодьем, низкой летней и зимней меженью и повышенным стоком в осенний период. Основное питание реки происходит за счет атмосферных осадков, и только снежный покров дает 50–60 % годового стока [Зайков, Беленьков, 1937]. Для Оки в последние годы характерны низкие и краткосрочные паводки, обусловленные в основном малоснежными зимами с частыми оттепелями в зимний период. Центральная и притеррасная части высокой поймы верхнего течения Оки не заливаются паводковыми водами уже более 20 лет (с 1994 г.). Замерзает Ока неравномерно после продолжительных морозов обычно в конце ноября – начале декабря. В период оттепелей на значительной площади русла образуются полыньи и промоины.

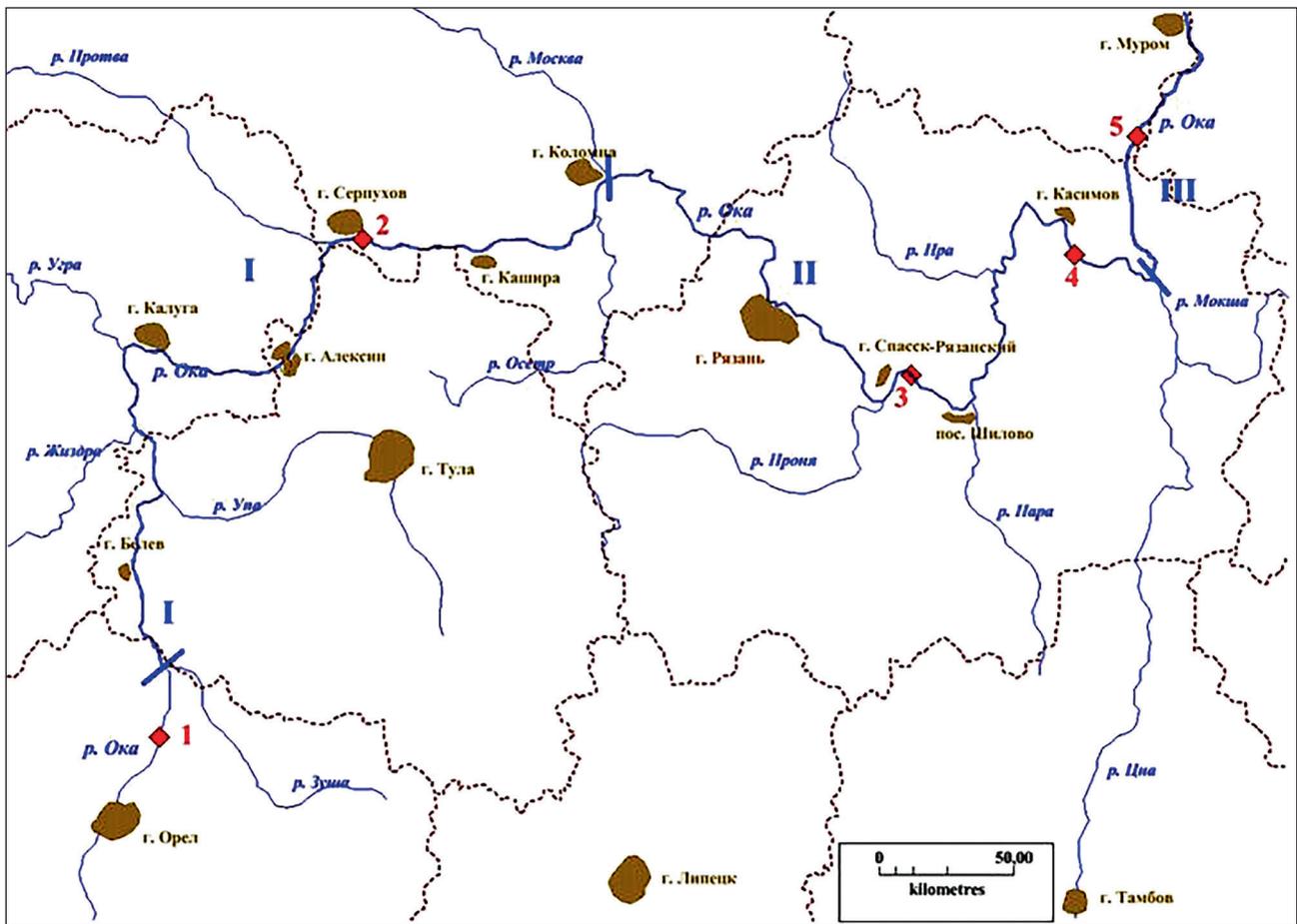


Рис. Карта-схема участков р. Ока (I – верхнее течение; II – среднее течение; III – нижнее течение) с расположением мест первой поймки некоторых чужеродных видов: 1 – бычка-кругляка ниже г. Орёл (53°20' с.ш., 36°23' в.д.); 2 – пестрого толстолобика в районе г. Серпухов (54°53' с.ш., 37°26' в.д.); 3 – звездчатой пуголовки у г. Спасск-Рязанский (54°25' с.ш., 40°25' в.д.); 4 – бычка-цуцика ниже г. Касимов (54°50' с.ш., 41°24' в.д.); 5 – белого толстолобика у д. Воютино (55°12' с.ш., 41°52' в.д.).

Средняя продолжительность ледостава в районе г. Орёл составляет около 100 суток; в районе Калуги и Каширы – 110 суток; Рязани, Касимова, Муром – 115 суток [Гончаров и др., 2011].

Средние показатели температуры воды в летний период 1998–2002 гг. в районе Орловского осетрового рыбоводного завода (далее – Орловский ОРЗ), расположенного в верховьях реки в границах Орловской области, составляли в июне 19.9°C; в июле – 23.7°C; в августе – 20.6°C [Быков, Митенков, 2018а].

Материал и методы

Всего за период рыбохозяйственных исследований ФГБНУ «ВНИРО» в русле и придаточных водоемах Оки в 2007–2020 гг. было поймано 909 экз. девяти чужеродных для Оки видов рыб (табл. 1).

Сбор ихтиологического материала проводили в медали реки с использованием трехстенных и рамовых сетей (шаг ячеи 30–60 мм, длина 30 м) на тоневах участках отдельных учетных станций. Характеристику соотношения рыб в структуре уловов плавных сетей давали с использованием встречаемости рыб, которую определяли по их доле, по численности (%) от всего улова за съемку.

На отдельных участках Оки и в придаточных водоемах применяли также рамовые ставные (шаг ячеи 27–32 мм) сети. В период проведения учетных съемок также исследовали любительские и браконьерские уловы.

Для изучения встречаемости непромысловых видов рыб в рипальной зоне проводили притонения мальковым неводом (длина 5 м, шаг ячеи в крыльях и мотне 6 мм). Структуру уловов малькового невода рассчитывали по

Таблица 1. Объем собранного и обработанного ихтиологического материала из р. Ока, экз.

Участок реки	Верховья	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение	Всего
Субъект РФ	Орловская обл.	Тульская, Калужская, Московская обл.	Московская, Рязанская обл.	Рязанская, Владимирская обл.	
Серебряный карась	32	14	18		64
Сазан	8	2			10
Белый толстолобик				1	1
Пестрый толстолобик		4			4
Ротан		366			366
Обыкновенный горчак	3	34	245	11	293
Бычок-цуцик			79	4	83
Бычок-кругляк	5	31	13	38	87
Звездчатая пуголовка			1		1
Итого	48	451	356	54	909

доле каждого вида от общей величины всего улова за съемку.

Всего на 17 участках верховьев, верхнего, среднего и нижнего течения Оки было проанализировано 255 уловов плавных сетей, 85 уловов ставных сетей, 137 уловов мальковым неводом. Полный биологический анализ рыб проводили по традиционным методикам [Правдин, 1966].

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

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

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

Сведения об особенностях гидрологического и гидрохимического режимов Оки

приводятся по материалам комплексных исследований отдельных ее участков в разные годы [Материалы..., 2017].

Результаты

Серебряный карась *Carassius auratus* complex в верховьях Оки обитал в конце XIX века только в запруженных мельничными плотинами притоках, а русле самой Оки не встречался [Тарачков, 1913]. На Калужском участке верхнего течения Оки, от устья р. Угра до устья р. Калужка он также упоминался А.И. Седовым как обычный вид, обитающий в пойменных озерах и прудах, но не в самом русле реки, еще в 1914–1918 гг. [Седов, 1919].

При инвентаризации ихтиофауны в пойменных озерах среднего течения Оки в 1948–1949 гг. В.В. Селезневым было установлено, что численность серебряного карася в них выше, чем золотого [Селезнев, 1963]. Ежегодные промысловые уловы карася в пойменных озерах Оки в границах Рязанской области в 1973–1975 гг. составляли 2.3–6.0 т [Шимановская и др., 1977].

В 2000–2012 гг. в верховьях Оки (в границах Орловской области) карась был обычным видом только на подпруженном плотиной Орловского ОРЗ участке реки. Его доля в уловах ставных сетей колебалась от 1.4% в 2012 г. до 39.5% в 2010 г. Ниже г. Орёл (до устья р. Зуша) на перекастных участках реки за период наблюдений карась в сетных уловах отсутствовал [Быков, Митенков, 2018a].

В верхнем течении Оки карась отмечался в уловах преимущественно на плесовых участках реки. На Алексинском участке реки в границах Тульской области за период наблюдений 2008–2017 гг. доля карася в уловах плавных сетей составляла в среднем 0.8%. В уловах ставных сетей он отсутствовал. В границах Калужской области за период наблюдений 2008–2017 гг. карась отмечался в уловах плавных сетей только в 2011 г., и его доля в среднем составляла 3.7%. В уловах ставных сетей и малькового невода он отсутствовал [Быков и др., 2019]. В границах Московской области в уловах плавных и ставных сетей, а также малькового невода на всех учетных станциях карась отсутствовал. Обычным видом в уловах кольцевых сетей он был только на Коломенском участке реки осенью 2008 г. и многочисленным (67–95%) – в отдельных пойменных озерах летом 2017 г. [Быков и др., 2018б].

В уловах малькового невода ихтиологов Окского заповедника в 1998–2008 гг. карась был малочислен в пойменных озерах – 0–2.45%. Непосредственно в русле Оки серебряный карась выявлен лишь при обловах двух станций, а его доля в общем улове по реке составляла в среднем 0.2% [Иванчев, Иванчева, 2010]. В среднем и нижнем течении Оки в наших уловах плавных и ставных сетей, а также закидного и малькового невода за период наблюдений серебряный карась отсутствовал [Быков, 2022а].

В отдельных пойменных озерах и на подпруженных плотинами или шлюзами плесовых участках Оки серебряный карась является обычным объектом любительского рыболовства и браконьерского сетного лова. Но на большем протяжении ее русла он редкий объект рыболовства.

Сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1759, или карп различных породных групп, еще в 1914–1918 гг. на Калужском участке Оки от устья р. Угра до устья р. Калужка упоминался А.И. Седовым как редкий вид [Седов, 1919]. В списке С.Б. Подушки [1999] для верхнего течения реки в районе г. Алексин в 90-е годы XX века сазан указан как редкий вид. В среднем течении Оки в границах Рязанской области ежегодные промысловые уловы карпа в

1971–1975 гг. колебались в широких пределах – от 0.1 до 8.9 т [Шимановская и др., 1977].

Искусственным воспроизводством сазана и ежегодным выпуском его молоди в верховья Оки по плановому заданию с 1999 г. занимается подведомственный Росрыболовству Орловский ОРЗ. Выпуск молоди сазана с этого рыбоводного завода осуществляется как в непосредственной близости от Орловского ОРЗ (устье р. Крома), так и на других участках Оки и ее притоков (реки Цон, Орлик, Зуша), расположенных в границах Орловской области. Суммарный объем выпуска сазана в верховья Оки с 2003 по 2011 г. составил 6.67 млн экз.

Нерест сазана в Оке и ее придаточных водоемах не происходит из-за прохождения весеннего паводка до наступления оптимальных для этого вида нерестовых температур.

Кроме того, нарушение технологии подращивания молоди сазана в выростных прудах Орловского ОРЗ (превышение плотности посадки в 10 раз) приводит к ее высокой смертности при выпусках в реку из-за низкой средней массы (5 г) в конце нагульного сезона [Быков, 2014].

Доля сазана в уловах ставных сетей за период наблюдений в верховьях Оки составляла 1–3% [Быков, 2014]. В уловах плавных сетей в районе Калуги единично (1.6% от всего улова) встречался сазан в мае 2010 г. Ниже по течению Оки в учетных орудиях лова за период наблюдений с 2007 по 2019 г. ни в русле реки, ни в придаточных водоемах поймы этот вид не отмечался [Быков и др., 2019].

Сазан в Оке ниже г. Орёл в настоящее время вплоть до устья относится к редким рыбам. Численность этого вида в реке зависит от объемов зарыбления в верховьях Оки, а также уходом отдельных рыб из русловых прудов, расположенных в бассейне реки в период паводков.

Белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) в официальных промысловых уловах в небольших объемах (0.1–0.2 т) не ежегодно регистрировался в Оке в границах Тульской, Рязанской и Владимирской областей начиная с 1979 г. [Уловы..., 1990]. В 2001 г. на Белёвском участке верхнего течения реки белый толстолобик единич-

но (1.5% от всего улова) отмечался в уловах плавных сетей специалистов Верхне-Волжского отделения ГосНИОРХ [Кудинов, Бойцов, 2007]. В списке С.Б. Подушки [1999] для верхнего течения реки в районе г. Алексин белый толстолобик указан как редкий вид.

Белые толстолобики, попадающие в речную систему реки из товарных рыбоводных хозяйств, изредка встречаются в уловах браконьеров. Последнее массовое проникновение белого толстолобика в верхнюю Оку произошло в июне 2016 г., когда после ливневых дождей был произведен резкий сброс воды с плотины Черепетского водохранилища в нижний бьеф. С паводковыми водами по р. Черепеть значительное количество толстолобика мигрировало в Оку. В уловах ФГБНУ «ВНИРО» белый толстолобик за весь период наблюдений на верхней Оке не фиксировался, однако в районе Калуги в июне 2015 г. моторная лодка, используемая в экспедиции, при сплаве вниз по течению прошла над стаями толстолобиков, которые при испуге выпрыгивали из воды, что является характерной для данного вида особенностью поведения.

В нижнем течении Оки белый толстолобик единично (0.1% от всего улова) встречался в уловах закидного невода осенью 2009 г. при облове Кононовской старицы на Меленковском участке реки [Быков, 2022б]. На всем протяжении реки является редким видом, встречаемость его в сетных уловах зависит от ухода отдельных рыб из водоемов Окского бассейна.

Белый амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) изредка ловился в 1972 и 1973 гг. в пойменных водоемах среднего течения Оки в пределах Спасского и Рязанского районов Рязанской области, в 1981 г. впервые был отловлен на разливе Оки в районе Окского заповедника [Бабушкин, Попов, 1976; Панченко, 1990].

Весной 2001 г. в выростных прудах Орловского ОРЗ в поликультуре с сазаном подращивали и молодь белого амура. В том же году сеголетками белого амура (10 тыс. экз.) зарыбляли Оку выше плотины Орловского ОРЗ (Шаховское водохранилище). Местные рыбаки из д. Голубицы и с. Шахово рассказывали автору статьи о единичных поимках

этого вида в ставные сети, преимущественно в осенний период [Быков, Митенков, 2018а].

В наших учетных орудиях лова за период наблюдений с 2007 по 2019 г. ни в русле Оки, ни в ее придаточных водоемах белый амур зафиксирован не был.

Пестрый толстолобик *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845) является обычным видом рыб в затопленном песчаном карьере «Цимлянка», связанном с рекой протокой (на рис. место поймок обозначено под № 2). В нулевые и десятые годы XXI века он регулярно встречался в браконьерских уловах ставных и плавных сетей на Серпуховском участке реки. В контрольных уловах ставных сетей ихтиологами ФГУ «Мосрыбвод» на Серпуховском участке Оки за 2004 г. было поймано 42 экз. толстолобика общей массой 157 кг [Отчет..., 2005].

В 2007 г. в Оке на участке от Рязани до Касимова сотрудниками ФГУ «Центррыбвод» было выпущено 22 тыс. двухлетков пестрого толстолобика. Один экземпляр этого вида был отловлен на разливе Оки близ устья р. Пра 29.04.2009 г. [Иванчев, Иванчева, 2010].

Биологический анализ изъятых у браконьеров пестрых толстолобиков свидетельствует о его созревании (зафиксированы самки и самцы в IV стадии зрелости гонад) в Оке. Объяснить его наличие в реке уходом из товарных хозяйств или малых водохранилищ невозможно, так как в бассейне верхней Оки в рыбоводных хозяйствах пестрого толстолобика не выращивают и зарыбления водохранилищ и прудов этим видом в последние 20 лет не проводят. Вероятнее всего пестрый и белый толстолобики в Оке уже к началу XXI века натурализовались, однако молодь этих видов (сеголетки и личинки) до настоящего времени в уловах малькового невода и ихтиопланктонных ловушек не зафиксирована [Иванчев, Иванчева, 2010; Быков, Митенков, 2018а; Быков, Митенков, 2018б; Быков, Митенков, 2019; Быков, 2021; Быков, 2022б].

В целом, по реке пестрый толстолобик в настоящее время является редким видом в сетных уловах.

Черный амур *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846). В 2007 г. в Оке на Шиловском участке сотрудниками Рязанского об-

ластного отдела ФГУ «Центррыбвод» было выпущено 49,1 тыс. двухлетков черного амура [Иванчев, Иванчева, 2010].

В наших учетных орудиях лова за период наблюдений с 2007 по 2019 г. ни в русле реки, ни в придаточных водоемах поймы черной амур зафиксирован не был. В среднем течении реки возможна миграция единичных экземпляров по р. Проня из водоема-охладителя Рязанской ГРЭС. Со слов дежурных гидроузла Новомичуринского водохранилища этот вид периодически добывается подводными охотниками в накопительных бассейнах нижнего бьефа плотины.

Ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, в Калужскую область проник, вероятно, в конце 1960-х годов. На р. Угра отмечался уже к 1973 г. [Дудковский, Марголин, 2003; Королев, Решетников, 2008]. В заморных пойменных озерах Серпуховского района Московской области ротан был многочислен уже в середине 80-х годов XX века [Быков, 2022б]. В пойменных водоемах Оки в границах Рязанской области ротан появился как чужеродный вид из московского очага саморасселения в 1969–1970 гг. В среднем течении Оки (Рязанская область) в 1960-х годах он был отмечен как редкий, в 1970-х годах – как обычный, а с 1980-х годов – как массовый [Иванчев, Иванчева, 2010].

Высокая численность ротана характерна только для заморных сильнозарастающих пойменных озер с отсутствием в составе местной ихтиофауны хищников (окуня *Perca fluviatilis* L., и щуки *Esox lucius* L.), которые существенно снижают его численность. Концентрация ротана в заливах и старицах, связанных с рекой, значительно ниже, чем в озерах, по причине выедания его хищными видами рыб и весенних паводков, которые «смывают» значительное его количество из характерных для него биотопов [Быков, 2022б].

По результатам обловов русловых прудов и зарастающих торфяных карьеров в бассейне верхней Оки мальковой волокушей в 2017 и 2018 гг. с проективным покрытием макрофитами 15–20% акватории водоема, биомасса ротана составляла не более 15 кг/га. С увеличением зарастаемости прудов до 30% его

биомасса возрастает до 40 кг/га. В отдельных пойменных озерах круглогодично является основным объектом любительского лова.

Обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), вероятнее всего не относится к чужеродным видам в верхнем течении Оки, так как более чем 100 лет назад упоминался как редкий вид в притоках и пойменных озерах еще в работах А.С. Тарачкова [1913] и А.И. Седова [1919]. Однако в дальнейшем, из-за мелких размеров и неиспользования его в качестве промыслового объекта, в 50–60-е годы XX века он не значился при описании состава ихтиофауны Оки А.П. Мусатовым [1966], И.Е. Пермитиным [1964] и Ю.А. Гороховым [1978]. В 80-е годы XX века он считался обычным, а местами многочисленным видом непосредственно в рипальной зоне реки. В июле – сентябре 1987 г. в уловах малькового невода на Калужском и Алексинском участках Оки на половине учетных станций горчак встречался в уловах малькового невода в количестве от 1 до 4 экз/замет [Бойцов, Гуров, 1989]. В июле – сентябре 2001 г. на тех же участках реки его уловы в районе Калуги колебались от 345 до 747 экз. за замет, а в районе Алексина – от 1855 до 2357 экз. за замет [Кудинов, Бойцов, 2007]. В списке С.Б. Подушки [1999] горчак в районе г. Алексин отмечен как редкий вид, вероятно потому, что этим автором не проводились обловы мальковым неводом, а оценку его встречаемости в реке данный автор проводил со слов местных рыбаков. В уловах ихтиологов Окского заповедника в 2009 г. в верховьях Оки и ее притоках в границах Орловской области горчак был обычным, а на отдельных станциях – многочисленным видом [Иванчев, Иванчева, 2015].

В наших уловах малькового невода в верхнем течении реки доля горчака составляла на Белёвском участке в среднем 1.7%; на Калужском – 2.1%; на Алексинском – 2.6% соответственно [Быков и др., 2019].

В среднем течении реки доля горчака в уловах малькового невода ихтиологов Окского заповедника в 1998–2008 гг. составляла в среднем непосредственно в русле Оки 0.61%. В притоках среднего течения Оки горчак является многочисленным видом, и его доля в уловах малькового невода колебалась в преде-

лах 11.37–36.01% [Иванчев, Иванчева, 2010]. В наших уловах малькового невода в 2011 г. доля горчака составляла на Рыбновском участке 7.7%; на Спасском – 47.3%. В 2015 г. на 20 учетных станциях доля горчака составляла на Шиловском участке 0.45%; на Касимовском он отсутствовал.

Горчак является самым многочисленным из рассматриваемой в данной работе группы рыб видом в Оке, однако объектом рыболовства не является.

Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в среднем течении Оки в Рязанской области впервые был обнаружен в 1980-х годах [Иванчев, Иванчева, 2010]. С середины 1980-х годов появился в р. Москва [Цепкин и др., 1992; Соколов и др., 1994], где в настоящее время в черте г. Москвы является обычным видом, и его доля в уловах малькового невода колеблется от 2.4 до 10.9% [Быков, 2023а].

В верховьях Оки (в границах Орловской области) наиболее высоко кругляк был зафиксирован на каменистом перекате у д. Карандаково (на рис. место поимки изображено под № 1), где его доля в уловах малькового невода в 2015 и 2017 гг. колебалась от 2.6 до 9% [Быков, Митенков, 2018а].

На Калужском участке реки в границах Калужской области его доля в наших уловах мальковым неводом составляла в среднем 1,7% [Быков и др., 2019]. На Белёвском и Алексинском участках в границах Тульской области – 0.6 и 0.8% соответственно. В границах Московской области его доля в уловах возрастает от 5.1 % на Серпуховском до 36.6% на Озерском участках реки [Быков, Митенков, 2018б].

В среднем течении Оки в 2011 г. доля кругляка колебалась от 8% на Рыбновском до 17.9% на Спасском участках реки. Ниже по течению на Шиловском участке реки рипальная зона представлена только песчаными грунтами, и кругляк в уловах на 10 учетных станциях не был зафиксирован.

На Касимовском участке нижнего течения реки, где вновь появляются каменистые гряды, его доля в 2015 г. составляла до 1,2%. В границах Владимирской области доля кругляка колебалась от 9% на Меленковском

до 1% на Муромском участках реки [Быков, 2022б].

Доля этого вида в уловах ихтиопланктонных ловушек, выставляемых в русле Оки стационарно, в придонном горизонте на участках верхнего течения (от Белёва до Тарусы) в июне 2015 г. составляла в среднем 0,6% [Митенков, Быков, 2016]; на участках среднего течения (от г. Рыбное до Касимова) в мае – июне 2018 г. – 7.49 % [Быков, 2022б].

Бычок-кругляк на верхней и средней Оке является обычным видом рыб, а на каменистой рипали – многочисленным видом рыб.

Бычок-цуцик *Proterorhynchus marmoratus* в среднем течении Оки в уловах малькового невода ихтиологов Окского заповедника в 1998–2008 гг. отсутствовал [Иванчев, Иванчева, 2010]. Впервые в наших уловах был пойман на Касимовском участке среднего течения Оки между деревнями Ташенка и Мальцево в 2015 г. (на рис. место поимки изображено под № 4). Его доля в уловах малькового невода по трем учетным станциям составляла 23.9%. Является многочисленным видом на заросших гидрофитами участках рипали ниже г. Касимов.

Бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814), упоминаемый В.В. Королевым [2008] как чужеродный представитель окской ихтиофауны в верхнем течении реки, нами в Оке на всем ее протяжении до настоящего времени не был отмечен. По опросным данным, в среднем течении Оки были пойманы единичные экземпляры этого вида [Иванчева, Иванчев, 2010].

Звездчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) в среднем течении Оки впервые была зафиксирована летом 2002 г. Она единично попадалась в мальковый невод на участках Оки с заиленным глинистым дном, где практически отсутствовало течение. Ее доля за 1998–2008 гг. в Оке составляла 0.06% [Иванчева, Иванчев, 2010].

В наших уловах малькового невода на всем протяжении Оки за весь период наблюдений отсутствовала. Однако единично встречалась в уловах ихтиопланктонных ловушек на Спасском участке среднего течения Оки (в границах Рязанской области) [Быков, 2022б].

Обсуждение

Для увеличения рыбопродуктивности водохранилищ и русловых прудов в Окском бассейне с целью наиболее рационального освоения их сырьевой базы методами «пастбищной аквакультуры» в 80-е годы XX века проводили целенаправленную интродукцию высокопродуктивных гидробионтов. Через плотины водохранилищ в период сработки уровня воды в притоки Оки периодически проникали растительноядные виды рыб. Так, например из Черепетского водохранилища (водоем-охладитель Черепетской ГРЭС) белый толстолобик регулярно попадал в р. Черепеть и далее в Оку. Последний массовый его уход из данного водоема наблюдался в июне 2016 г.

Сходным путем периодически происходила миграция толстолобиков и белых амуров из Щекинского (водоем-охладитель Щекинской ГРЭС) и Новомичуринского (водоем-охладитель Рязанской ГРЭС) водохранилищ в притоки первого порядка Оки – реки Упа и Проня. Кроме того, пойменные озера среднего течения Оки (в 70–80-е годы XX века) и непосредственно ее русло на Шиловском участке специально зарыбляли двумя видами толстолобика и черного амура в 2007 г. Орловский рыбоводный завод Росрыболовства регулярно с 1998 г. зарыбляет верховья Оки сазаном [Быков, 2014].

Активное расширение ареалов мелких чужеродных видов (горчак, ротан, бычки) и серебряного карася привело к появлению данных саморасселенцев в бассейне Оки еще в 80-е годы XX века.

Важным инвазионным коридором для чужеродных видов рыб (прежде всего бычков) является р. Москва, в которой кругляк с балластными водами судов речфлота появился, вероятно, еще раньше, чем в Оке [Цепкин и др., 1992; Соколов и др., 1994]. В р. Москва периодически из московских водохранилищ проникает также сазан, молодь которого периодически зарыбляют эти водоемы [Быков, 2023а].

Бетонные плотины в верховьях Оки (например, у Орловской ТЭЦ, у д. Ломовец), с одной стороны, препятствуют расселению саморасселенцев (например, бычка-кругляка) вверх по течению, а с другой стороны, затруд-

няют миграцию молоди сазана, выпускаемой Орловским ОРЗ вниз по течению Оки [Быков, Митенков, 2018а].

Количество чужеродных видов рыб в Оке возрастает вниз по течению с 7 до 12. Наиболее распространенными на всем ее протяжении являются серебряный карась, горчак, бычок-кругляк и многочисленный только в заморных озерах ротан. Сазан, белый амур и толстолобики встречаются на всем протяжении реки, но являются редкими видами в уловах промысловых орудий лова. Обитание черного амура и бычка-песочника в наших уловах пока не подтверждается. В среднем течении Оки бычок-цуцик является обычным видом на участках зарастающей рипали (ниже г. Касимов), а звездчатая пуголовка – редким видом (табл. 2).

При рассмотрении таксономической структуры ихтиофауны Оки необходимо отметить, что наибольшая доля чужеродных видов характерна для семейств Gobiidae и Odontobutidae (100%), а доля чужеродных видов Cyprinidae незначительно возрастает вниз по течению реки (от 22 до 25%). Представители Percidae, Esocidae, Siluridae, Cobitidae, Nemacheilidae и Acipenseridae являются для Оки только аборигенами (табл. 3).

Наблюдая динамику встречаемости чужеродных видов в Оке, возможно, прогнозировать появление новых, прежде всего саморасселяющихся видов, например, бычка-головача *Ponticola kessleri* (Günther, 1861), который является обычным видом на городском участке р. Москва [Быков, 2023а].

В ближайшие годы прогнозируется также появление амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) в верхнем течении Оки при расселении его по р. Упа из Щекинского водохранилища, где данный вид впервые был зафиксирован в 2019 г. и уже является обычным по встречаемости в уловах малькового невода видом рыб [Быков, 2023б].

Заключение

Количество чужеродных видов рыб в Оке увеличивается вниз по течению, так как биотопическое разнообразие русла реки расширяется, а впадение притоков увеличивает вероятность их миграции из водохранилищ.

Таблица 2. Современный состав чужеродных видов рыб в р. Ока

Семейства, виды рыб	Верховья (Орловская обл.)	Верхнее течение (Тульская, Калужская, Московская обл.)	Среднее течение (Московская, Рязанская обл.)	Нижнее течение (Рязанская, Владимирская обл.)
Cyprinidae – Карповые				
1. <i>Carassius auratus complex</i> – серебряный карась	2	2	2	2
2. <i>Cyprinus carpio</i> – сазан	2	1	1	1
3. <i>Hypophthalmichthys nobilis</i> – пестрый толстолобик	–	1	1	1
4. <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> – белый толстолобик	1	1	1	2
5. <i>Stenopharyngodon idella</i> – белый амур	1	1	1	1
6. <i>Mylopharyngodon piceus</i> – черный амур	–	–	1	–
7. <i>Rhodeus sericeus</i> – обыкновенный горчак	1	2	3	2
Gobiidae – Бычковые				
8. <i>Neogobius fluviatilis</i> – бычок-песочник	–	1	1	1
9. <i>Neogobius melanostomus</i> – бычок-кругляк	2	2	2	2
10. <i>Proterorhinus marmoratus</i> – бычок-цуцик	–	–	2	2
11. <i>Benthophilus stellatus</i> – звездчатая пуголовка	–	–	1	1
Odontobutidae – Одонтобутовые				
12. <i>Percottus glenii</i> – ротан	1	3	2	1
Всего видов	7	9	12	11

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

Таблица 3. Соотношение представителей аборигенных и чужеродных видов в составе ихтиофауны в р. Ока

Соотношение представителей аборигенных и чужеродных видов в составе ихтиофауны	Верховья (Орловская обл.)		Верхнее течение (Тульская, Калужская, Московская обл.)		Среднее течение (Московская, Рязанская обл.)		Нижнее течение (Рязанская, Владимирская обл.)	
	Количество видов							
	n	%	n	%	n	%	n	%
Cyprinidae – Карповые								
Аборигенных	18	78.3	19	76	21	75	19	76
Чужеродных	5	21.7	6	24	7	25	6	24
Percidae – Окуневые								
Аборигенных	3	100	4	100	4	100	4	100
Чужеродных	0		0		0		0	
Esocidae – Щуковые								
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0	
Siluridae – Сомовые								
Аборигенных	0		1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0	
Cobitidae – Вьюновые								
Аборигенных	1	100	3	100	3	100	3	100
Чужеродных	0				0		0	
Nemacheilidae – Немахейловые								
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0	

Lotidae – Налимовые								
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0	
Gobiidae – Бычковые								
Аборигенных	0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	1	100	3	100	3	100
Odontobutidae – Одонтобутовые								
Аборигенных	0		0		0		0	
Чужеродных	1	100	1	100	1	100	1	100
Acipenseridae – Осетровые								
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0	
Cottidae – Керчаковые								
Аборигенных	1	100	1	100	1	100	1	100
Чужеродных	0		0		0		0	
Всего видов:	34	100	39	100	45	100	42	100
в т.ч. аборигенных	27	79.4	31	79.5	34	75.5	32	76.2
в т.ч. чужеродных	7	20.6	8	20.5	11	24.4	10	23.8

Большинство мелких чужеродных видов натурализовались в Оке и зафиксированы в уловах. Встречаемость отдельных представителей китайского равнинного фаунистического комплекса (белый и черный амур) в уловах, с одной стороны, будет зависеть от объемов зарыбления молодь этих видов водохранилищ, расположенных на притоках Оки, и их миграцией через плотины вниз по течению, а с другой стороны, у предположительно натурализовавшихся толстолобиков – от эффективности естественного воспроизводства.

Наиболее многочисленными чужеродными видами на всем протяжении Оки являются горчак, серебряный карась, бычок-кругляк, а в заморных пойменных озерах также ротан. Количество чужеродных видов рыб в реке будет увеличиваться преимущественно за счет мелких по размерам саморасселенцев, вероятнее всего представителей семейств Gobiidae (бычок-головач) и Cyprinidae (амурский чебачок).

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Список литературы

- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 382 с.
- Бабушкин Г.М. Ротан (головешка) в водоемах Рязанской области // Докл. МОИП (II полугод. 1972 г. – I полугод. 1973 г.). Зоология и ботаника. М., 1976. С. 118–119.
- Бабушкин Г.М., Попов В.А. Дополнения к ихтиофауне Рязанской области // Докл. МОИП (октябрь – декабрь 1973 г.). Зоология и ботаника. М., 1976. С. 42–44.
- Бакастов С.С. Некоторые данные по гидрологии реки Оки от Калуги до устья // Загрязнение и самоочищение р. Оки. Тр. ЗИН АН СССР. 1964. Т. 32. С. 11–23.
- Бойцов М.П., Гуров В.П. Эффективность воспроизводства рыб верховьев равнинных рек в условиях антропогенного воздействия // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 294. С. 64–70.
- Быков А.Д. Оценка эффективности работ по вселению сазана в водоемы Центрального региона России (на примере р. Ока и Вазузского водохранилища) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2014. № 3. С. 38–46.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А. Результаты рыбохозяйственных исследований в верховьях Оки // Рыбное хозяйство. 2018а. № 1. С. 59–66.

- Быков А.Д., Митенков Ю.А. Результаты рыбохозяйственного обследования р. Ока в границах Московской области // Тр. ВНИРО. 2018б. Т. 171. С. 123–140.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А., Палатов Д.М. Результаты рыбохозяйственного обследования реки Оки в границах Калужской области // Вопросы рыболовства. 2019. Т. 20. № 2. С. 164–182.
- Быков А.Д. Видовой состав и распределение ранней молоди рыб в период покатных миграций в среднем течении р. Ока // Труды ВНИРО. 2021. Т. 186. С. 91–100.
- Быков А.Д. Результаты рыбохозяйственного обследования реки Оки в границах Владимирской области // Вопросы рыболовства. 2022а. Т. 23. № 1. С. 32–46.
- Быков А.Д. Биология ротана-головешки *Percottus glenii* Dybowski, 1877, в пойменных озерах реки Оки // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2022б. Т. 16. № 2 (193). С. 92–107.
- Быков А.Д. Современная ихтиофауна реки Москвы // Тр. ВНИРО. 2023а. Т. 192. С. 113–126.
- Быков А.Д. Чужеродные виды рыб в водоемах-охладителях АЭС и ГРЭС Центральной России // Российский журнал биологических инвазий. 2023б. Т. 16. № 2. С. 23–39.
- Гончаров А.В., Исаев В.А., Лобченко Е.Е., Ничипорова И.П. Особенности кислородного режима в бассейнах Волги, Оби и Лены // Водные ресурсы. 2011. Т. 38. № 5. С. 564–570.
- Горохов Ю.А. Рыбохозяйственное значение р. Оки // Известия ГосНИОРХ. 1978. Т. 137. С. 100–105.
- Дудковский Н.И., Марголин В.А. Особенности освоения головешкой-ротаном пойменных озер Оки и Жиздры // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Мат. X Региональной научной конференции. Калуга: Гриф, 2003. С. 750–755.
- Зайков Б.Д., Беленьков С.Ю. Средний многолетний сток рек СССР. Л.; М.: Гидрометиздат, 1937. 77 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. Рязань: Голос губернии, 2010. 292 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Ихтиофауна бассейна верхней Оки в Орловской области // Тр. Окского ГПБ заповедника. Рязань. 2015. Вып. 33. С. 130–143.
- Королев В.В., Решетников Ю.С. Редкие и малочисленные виды круглоротых и рыб бассейна верхней Оки в пределах Калужской области // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 5. С. 611–624.
- Кудинов М.Ю., Бойцов М.П. Состояние ихтиофауны и естественного воспроизводства рыб верхней Оки // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 2007. Вып. 336. С. 138–146.
- Материалы, обосновывающие объемы возможного вылова водных биоресурсов во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, на 2018 год. В 2 кн. Т. IV: Волжско-Каспийский рыбохозяйственный бассейн. Кн. 1: Северный рыбохозяйственный район Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна. Фонды ФГБНУ «ВНИРО». М., 2017. 330 с.
- Мусатов А.П. Биология и промысловая характеристика некоторых рыб р. Оки // Вопросы ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. 1. С. 26–32.
- Отчет о работе по контролю за состоянием сырьевой базы рыбохозяйственных водоемов и регулированию рыболовства Серпуховской межрайонной государственной инспекции рыбоохраны за 2004 год // Фонды ФГУ «Мосрыбвод». 2005. 11 с.
- Панченко И.М. Ихтиофауна водоемов Окского заповедника и ее особенности // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. 1990. С. 154–182.
- Пермитин И.Е. Ихтиофауна р. Оки // Загрязнение и самоочищение р. Оки. Тр. ЗИН АН СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 32. С. 208–215.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 265 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Подушка С.Б., Шебанин В.М. Современная ихтиофауна реки Оки в районе города Алексина // Бюллетень ИНЭНКО. 1999. Вып. 1. С. 31–35.
- Седов А.И. Список рыб р. Оки у гор. Калуги // Известия КОИПиМК. Кн. 3. Калуга, 1919. С. 121–122.
- Селезнев В.В. Рыбы водоемов Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. Вологда. Вып. 5. 1963. С. 5–26.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3. № 4. С. 74–89.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А. Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москвы и некоторые данные о ее состоянии // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 634–641.
- Тарачков А.С. Наблюдения над рыбами в р. Оке и ее притоках в окрестностях г. Орла // Известия общества для исследования природы Орловской губернии. Орёл; Киев, 1913. С. 30–39.
- Терещенко В.Г., Надилов С.Н. Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 2. С. 169–178.
- Уловы рыбы в основных рыбопромысловых реках СССР за 1980–1985 гг. М.: Изд-во ЦНИИТЭИРХ, 1990. 23 с.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И., Русалимчик А.В. Экология бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) – случайного акклиматизанта в водоемах бассейна Москвы-реки // Биологические науки. 1992. № 1. С. 46.
- Шимановская Л.Н., Чистобаева Р.Е., Танасийчук Л.Н., Новикова Г.А. Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971–1975 гг. // Известия ГосНИОРХ. Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л., 1977. Т. 126. С. 3–63.

ALIEN FISH SPECIES IN THE OKA RIVER

© Bykov A.D.

All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Okružhny Proezd, 19,
Moscow, 105187
e-mail: 89262725311@mail.ru

The article presents an overview of alien fish species living in the Oka River of the Volga basin. A brief description of the Oka River is given as a habitat for fish species that are not typical of the native ichthyofauna. Information on the history of the appearance of these species, the peculiarities of biology, the occurrence in catches, and the fishery significance at different river sections located in the upper, middle and lower reaches of the Oka River within the borders of the Oryol, Tula, Kaluga, Moscow, Ryazan and Vladimir regions of Russia are given. The main vectors of invasions of aquatic organisms into the Oka river system for each alien species recorded as a result of ichthyological monitoring in this watercourse are shown. The forecast of the dynamics of the number of alien fish species depending on the characteristics of reproductive biology, the volume of stocking and the intensity of fishing in the Oka River is given.

Keywords: invasion, self-settling, naturalization.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* (CYPRINIDAE) В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ

© 2024 Великоцкая П.А.^{1*}, Подоляко С.А.^{1,2**}, Литвинов К.В.¹

¹ФГБУ «Астраханский государственный заповедник» Минприроды России, Астрахань 414021

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва 117997

e-mail: *velikotskayapolina@gmail.com; **philopator@bk.ru

Поступила в редакцию 24.06.2024. После доработки 14.09.2024. Принята к публикации 22.10.2024

Сообщается о первом обнаружении в западной части авандельты чужеродного для дельты Волги вида рыб – амурского чебачка *Pseudorasbora parva*. Ювенальная особь (общая длина тела 25.0, стандартная – 20.5 мм) поймана 27.04.2024 г. на южной границе охранной зоны Дамчикского участка

Ключевые слова: амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, инвазия, морфология, Каспийское море, дельта Волги, западная часть авандельты

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-15-18

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) – единственная рыба из этого рода в ихтиофауне России с длиной тела до 11 см и максимальной продолжительностью жизни 5 лет.

Этот вид включен в перечень самых опасных инвазионных видов России [Решетников и др., 2018]. Нативный ареал этого вида охватывает «реку Амур, внутренние водоемы Китая, Монголии, Японии, Кореи, Лаоса, Тайваня и на островах Хайнань» [Konishi и др., 2003]. Вторичный ареал амурского чебачка на территории России пока небольшой (Дон, Кума, реки Кавказа) и в крупнейшем речном бассейне ее Европейской части (Волжском) он ранее не встречался.

За последние полвека *P. parva* распространился по водоемам Евразии, значительно расширив свой ареал в результате непреднамеренной интродукции, произошедшей параллельно со вселением дальневосточных видов рыб [Абраменко, 2012; Карабанов и др., 2013]. В результате, благодаря благоприятным условиям среды, амурский чебачок широко расселился в водоемах и водотоках Средней Азии и Казахстана [Алиев и др., 1963; Батраева, 1970], Грузии [Шония и др., 2011], Армении [Пипоян и др., 2015], Азербайджана [Карабанов и др., 2013], Ирана [Roudbar и др., 2015], а также по всей южной части Европы до Англии [Bianco, 1988].

Благодаря «своей высокой экологической пластичности, репродуктивной специфике, защите потомства и высокой миграции личинок и мальков» [Поздняк, 1988] уже в начале 1970-х гг. *P. parva* проник в природные пресные водоемы Понто-Каспийско-Аральской провинции. Основным источником *P. parva* в естественных водоемах являются расположенные вблизи прудовые хозяйства.

В настоящее время «в Европейской части России популяции амурского чебачка встречаются в бассейнах рек Кубань, Дон, в частности есть данные о выходе *P. parva* в Таганрогском заливе Азовского моря, где соленость колеблется от 5 до 7 ‰» [Подушка, 1999].

В бассейнах каспийских рек России *P. parva* встречается в нижнем течении рек Кума и Терек [Поздняк, 1988; Богущкая и др., 2004; Пашков и др., 2004]. В 2019–2020 гг. молодь амурского чебачка встречалась у берегов Калмыкии в Северном Каспии [Петрушкиева и др., 2021]. В 2021–2022 гг. натурализация амурского чебачка была выявлена в водотоках и водоемах Дагестана (реки Сулак, Гамриозень, Улучай, Рубас, озеро Мочох) [Бархалов и др., 2023].

В целом, на сегодняшний день имеется обширный список публикаций по распространению амурского чебачка за пределами его нативного ареала.

Цель нашей работы – сообщить о первом случае поимки амурского чебачка в бассейне Волги, в Астраханском государственном заповеднике.

Материал и методы

Ювенильная особь амурского чебачка поймана 27.04.2024 г. на южной границе охранной зоны Дамчикского участка Астраханского заповедника в ходе плановой биосъемки в рамках работ по многолетнему мониторингу в точке с координатами 45.3840936 с.ш. 47.8827057 в.д. (см. рис.), на глубине 55–60 см, грунт был песчано-илистый.

В Астраханском государственном заповеднике многолетние мониторинговые учеты молоди рыб в авандельте Волги проводят ежегодно с апреля по октябрь начиная с 1953 г. Для лова используют мальковый невод (тканку). Тканка состоит из кутца, которой изготовлен из мельничного газа № 15–21 и двух крыльев из килечной дели с размером ячеи 5–6 мм, каждое длиной 3 м (размеры кутца 1.0 м × 1.0 м, длина – 1.5 м; высота стенки крыла – 1.0 м, общая ширина орудия лова – 6.0 м; уловистость – 33%). Во время лова облавливаются участки акватории площадью 30 м².

На месте вылова рыбу зафиксировали в 4%-ном растворе формальдегида, камеральную обработку и описание экземпляра выполняли в полевой лаборатории Дамчикского участка ФГБУ «Астраханский государственный заповедник».

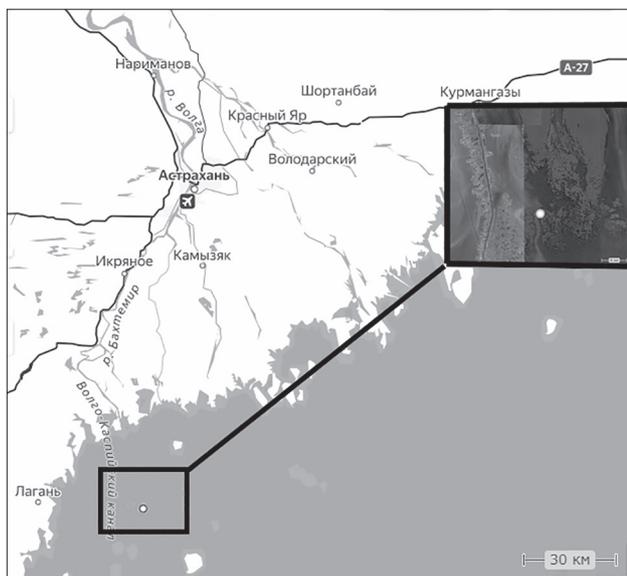


Рис. Место находки амурского чебачка в дельте Волги.

Результаты

Изученный экземпляр – ювенальная особь общей длиной (TL) 25.0 мм, стандартная (SL) – 20.5 мм массой 0.16 г.

Тело удлиненное, немного сжатое с боков, вдоль всего тела, начиная от рыла до окончания чешуйного покрова, тянется темная пигментная полоса.

Экземпляр хранится в лаборатории эколого-биологических исследований ФГБУ «Астраханский государственных заповедник».

Обсуждение

В дельте Волги *Pseudorasbora parva* обнаружен впервые. Водоемом-донором для амурского чебачка при этом не может являться Цимлянское водохранилище на Дону, в котором он отмечен с 2002 г. [Болдырев и др., 2021]. Он до сих пор не обнаружен в Волго-Ахтубинской пойме и в водохранилищах Волго-Донского канала [Вехов, Горский, 2010; Вехов, личное сообщение, 2024]. Следует опровергнуть и возможность возникновения инвазионного коридора по течению Волги с ее верховьев – вид не встречен в уловах ИБВВ РАН, проводившихся в бассейне Волги [Karabanov et al., 2018].

Находка вида на ООПТ, вне маршрутов судового хода и зон воздействия прудовых хозяйств, позволяет также исключить вероятность проникновения вида в водоем-реципиент с балластными водами и минимизировать возможность его аквакультурного происхождения.

Наиболее вероятный вариант вселения амурского чебачка в западную часть авандельты Волги – вдоль западного побережья Каспийского моря. Такое расселение может являться следствием сильного распреснения северо-западной части Каспийского моря в теплые сезоны, наблюдаемого в последние годы [Хлебопашев и др., 2022]. В пользу последнего варианта говорит и тот факт, что появление *P. parva* уже второй зарегистрированный факт расселения представителей пресноводной ихтиофауны из рек Калмыкии и Дагестана в дельту Волги за 2021–2024 гг. Первый такой случай – вселение обыкновен-

ного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782), обнаруженное нами в 2021 г. в этом же районе (инвазия горчака в авандельту Волги произошла в 2022 г.) [Великоцкая и др., 2023].

По одному пойманному экземпляру трудно судить, имеет ли место начало натурализации амурского чебачка в дельте Волги, – это станет ясно при условии его повторных обнаружений.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках Госзадания Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (тема № FMWE-2024-0018) и программы Летописи природы ФГБУ «Астраханский государственный заповедник».

Литература

- Абраменко М.И. Особенности пищевого поведения амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Cyprinidae: Gobioninae) в новых условиях обитания // Вестник Южного научного центра РАН. 2012. Т. 8. № 4. С. 81–87.
- Алиев Д.С., Веригина И.А., Световидова А.А. Видовой состав рыб, завозимых вместе с белым амуром и толстолобиком из Китая // Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: АН Туркменской ССР, 1963. С. 178–180.
- Бархалов Р.М., Рабазанов Н.И., Столбунов И.А., Артаев О.Н., Амаева Ф.Ш. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) в водоемах и водотоках Дагестана // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2023. № 4. С. 7–17.
- Батраева М.Н. К биологии амурского чебачка // В кн.: Биология водоемов Казахстана. Алма-Ата: Казахский филиал ВГБО, 1970. С. 18–20.
- Богущая Н.Г., Кудерский Л.А., Насека А.М., Сподарёва В.В. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 155–171.
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Хоружая В.В., Самотеева В.В. Ихтиофауна Цимлянского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2021. Т. 61. № 1. С. 36–45.
- Великоцкая П.А., Подоляко С.А. Новые данные о биологии обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* в дельте Волги // Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий – 5: Тр. Всероссийской научной конференции. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2023. С. 48–50.
- Вехов, личное сообщение, 2024.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Мустафаев Н.Д. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – новый вид в ихтиофауне Азербайджана // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 41–50.
- Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные о составе и распространении видов акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоемов Северо-Западного Кавказа // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. 2004. № 1 (приложение). С. 46–52.
- Петрушкиева Д.С., Бугаков А.А., Панфилий С.А., Панфилий А., Браташев В.Н. Молодь непромысловых видов рыб в Северном Каспии у побережья Республики Калмыкия // В сб.: Каспий: прошлое, будущее, настоящее. Астрахань, 2021. С. 57–61.
- Пипоян С.Х., Аракелян А.С. О распространении амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) по водоемам Армении // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 67–74.
- Подушка С.Б. Проникновение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в Азовское море // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. Вып. 1. СПб.: Тема, 1999. С. 36–37.
- Поздняк В.Г. Амурский чебачок в бассейне реки Кумы // В сб.: Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: СПГИ, 1988. С. 64–65.
- Решетников А.Н., Карабанов Д.П., Зиброва М.Г., Дгебурадзе Ю.Ю. *Pseudorasbora parva* – Амурский чебачок // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 563–572.
- Хлебопашев П.В., Полухин А.А., Литвинов К.В., Борисенко Г.В., Буханов М.В., Грабовский А.Б., Завьялов П.О., Калинина О.Ю., Костылева А.В., Кременецкий В.В., Селиверстова А.М., Степанова С.В. Экспедиционные исследования современного состояния экосистемы авандельты р. Волги в период половодья // Океанология. 2022. Т. 62. № 5. С. 838–840.
- Шония Л., Джапошвили Б., Кокосадзе Т. Инвазийный вид *Pseudorasbora parva* (Teleostei, Cyprinidae) в экосистеме озера Базалети // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 10. С. 1277–1280.
- Bianco P.G. Occurrence of the Asiatic gobionid *Pseudorasbora parva* (Temminck and Schlegel) in south eastern Europe // Journal of Fish Biology. 1988. V. 32. P. 973–974.
- Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I. et al. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama Reservoirs (results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. 2018. No. 82 (85). – P. 67–81.
- Konishi M., Hosoya K., Takata K. Natural hybridization between endangered and introduced species of *Pseudorasbora*, with their genetic relationships and characteristics inferred from allozyme analyses // Journal of Fish Biology. 2003. V. 63. P. 213–231.
- Roudbar A.J., Vatandoust S., Eagderi S., Jafari S., Mousavibabet H. Freshwater fishes of Iran; an updated checklist // AACL Bioflux. 2015. V. 8. No. 6. P. 855–909.

THE FIRST FIND OF THE STONE MOROCO *PSEUDORASBORA PARVA* (CYPRINIDAE) IN THE VOLGA DELTA

© 2024 Velikotskaya P.A.^{1*}, Podolyako S.A.^{1,2**}, Litvinov K.V.¹

¹FSBI “Astrakhan State Reserve” Ministry of Natural Resources and Environment of Russia, Astrakhan, 414021

²Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997

e-mail: *velikotskayapolina@gmail.com; **philopator@bk.ru

The first find of the stone moroco (*Pseudorasbora parva*), an alien fish species in the Volga delta, in the western segment of the avandelta is reported. A juvenile specimen (total body length 25.0, standard length – 20.5 mm) was caught on the 27th of April, 2024 on the southern borderline of the Damchiksky security zone.

Keywords: stone moroco *Pseudorasbora parva*, invasion, morphology, Caspian Sea, Volga delta, western segment of the avandelta.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *AMBROSIA TRIFIDA* L. (ASTERACEAE) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

©2024 Глазунов В.А.^{1*}, Сенатор С.А.²

¹Тюменский научный центр СО РАН, Тюмень 625026

²Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва 127276

e-mail: *v_gl@inbox.ru; stsenator@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.08.2024; после доработки 25.09.2024; принята к публикации 19.10.2024

В августе 2024 г. в г. Тюмени (Тюменская область, Россия) впервые для Западной Сибири обнаружен опасный инвазионный вид *Ambrosia trifida* L. (Asteraceae). Этот вид включен в перечень 100 наиболее агрессивных чужеродных видов России и в список 100 наиболее опасных инвазионных видов Европы. Представлены сведения о локалитете вида, предполагаемом векторе инвазии, видовом составе сообщества.

Ключевые слова: амброзия, инвазионный вид, новая находка, Сибирь.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-19-24

Введение

Большинство регионов мира заселены видами животных и растений, происходящими из других частей земного шара. Выявление таких чужеродных (неместных) видов является актуальной задачей [Rušek, Prach, 2003; Gioria et al., 2023] и имеет решающее значение для осуществления эффективных карантинных мер, мониторинга инвазий и путей их распространения. Быстрая идентификация чужеродных таксонов может значительно сократить время, необходимое для реагирования на новые или потенциальные вторжения [Rušek et al., 2013].

Ambrosia trifida L. (Амброзия трехраздельная, Asteraceae) – вид североамериканского происхождения, проникший в Европу и Азию в конце XIX в. В естественном ареале это однолетнее растение занимает прибрежные и рудеральные местообитания, а также является основным сорняком в посевах однолетних культур [Chauvel et al., 2021].

Распространение *A. trifida* угрожает урожайности сельскохозяйственных культур и здоровью населения. Наряду с *Ambrosia artemisiifolia* L., амброзия трехраздельная является одним из основных видов, способствующих развитию аллергического ринита [Montagnani et al., 2023]. Это высококонкурентный вид, способный эффективно извлекать воду и пи-

тательные вещества из почвы, таким образом сокращая ресурсы, необходимые для роста и развития других растений, что может привести к значительным потерям урожайности сельскохозяйственных культур [Savić, 2021]. Присутствие одного растения амброзии на 1 м² способствует снижению урожайности более чем на 50% кукурузы и более чем на 75% сои и хлопчатника [Regnier et al., 2016]. Растения *A. trifida* выделяют аллелопатические химические вещества, которые могут стимулировать прорастание других сорняков, например *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. [Wang et al., 2005]. После натурализации *A. trifida* может поддерживать свою популяцию, препятствуя естественной сукцессии [Chauvel et al., 2021]. Установлено, что видовое богатство и плотность запасов семян в местных растительных сообществах значительно снизились в течение восьми лет после натурализации *A. trifida*, что нанесло серьезный ущерб природным экосистемам [Wang et al., 2022]. Растения *A. trifida* обладают высокой продуктивностью и по сравнению с *A. artemisiifolia* имеют более выраженные конкурентные преимущества. Эта особенность способствует доминированию *A. trifida* над другими сорными видами: *Chenopodium album* L., *Polygonum aviculare* L., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Echinochloa crus-galli* и др. [Savić, 2021].

A. trifida входит в перечень 100 наиболее агрессивных чужеродных видов России [Самые..., 2018] и включена в список 100 наиболее опасных инвазионных видов Европы [Nentwig, 2018], в связи с чем необходим мониторинг очагов проникновения этого вида.

Целью настоящей публикации является обнародование сведений о первом местонахождении *A. trifida* в Западной Сибири с описанием условий ее произрастания.

Материал и методика

A. trifida обнаружена в августе 2024 г. во время полевых работ по изучению биологического разнообразия, проводящихся в г. Тюмени (57,158921 с.ш., 65,483309 в.д.). Исследования проводились традиционным маршрутно-флористическим методом. Растения были загербаризированы и переданы в гербарии Института проблем освоения Севера (TMN), Тюменского государственного университета (HTSU) и Гербарий им. А.К. Скворцова Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА). Два экземпляра высотой 113 и 62 см, один – в стадии

цветения, другой – вегетации, были выявлены 14.08.2024 г. Еще один экземпляр высотой 25 см в стадии начала бутонизации был отмечен 21.08.2024 г. Растения произрастали на газоне – клумбе прямоугольной формы шириной около 1.5 м, расположенном вдоль стены у южной стороны офисного здания. Газон засеян травосмесью из *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и *Phleum pratense* L., уход и стрижка не проводятся (рис. 1).

Номенклатура видов приведена согласно WFO Plant List [WFO Consortium, 2024].

Результаты и обсуждение

Основу сообщества, где отмечены растения *A. trifida*, составляет *Bromopsis inermis* совместно с *Amaranthus retroflexus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Sonchus arvensis* L., *S. oleraceus* L., *Lactuca serriola* L., *Geranium sibiricum* L. и другими видами (табл. 1). Вдоль стены здания высажен *Heliopsis helianthoides* (L.) Sweet. subsp. *scabra* (Dun.) Fisch. По краю встречается поросль *A. negundo* L. Все три экземпляра *A. trifida* произрастали на внешней стороне газона, у границы с асфальтирован-



Рис. 1. Растения *Ambrosia trifida* на газоне.

Таблица 1. Флористический состав сообщества с *Ambrosia trifida*

№	Название вида	Проективное покрытие, %	Примечание
1	<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	70	
2	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	25	Вдоль края газона
3	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	10	Группами
4	<i>Phleum pratense</i> L.	5	
5	<i>Ambrosia trifida</i> L.	<5	У наружного края
6	<i>Lactuca serriola</i> L.	<5	
7	<i>Geranium sibiricum</i> L.	5	
8	<i>Polygonum aviculare</i> subsp. <i>neglectum</i> (Besser) Arcang.	5	У наружного края
9	<i>Sonchus arvensis</i> L.	5	У внутреннего края
10	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	5	
11	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	1	
12	<i>Chenopodium album</i> L.	1	
13	<i>Scorzoneroidea autumnalis</i> (L.) Moench	1	
14	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	1	
15	<i>Achillea millefolium</i> L.	1	Группой
16	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	1	Группой
17	<i>Trifolium pratense</i> L.	1	
18	<i>Dactylis glomerata</i> L.	1	
19	<i>Erigeron canadensis</i> L.	1	
20	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	1	
21	<i>Pastinaca sativa</i> L.	1	
22	<i>Potentilla norvegica</i> L.	1	
23	<i>Potentilla tobolensis</i> Th. Wolf. ex Pavlov	1	

ной дорожкой. В центральной, более широкой части газона амброзия не выявлена. Здесь высажена *Picea pungens* Engelm., в травяном покрове доминируют *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav., *Plantago major* L., *Trifolium repens* L., *Arctium tomentosum* Mill.

Первые местонахождения *A. trifida* в Российской Федерации были выявлены в 1935–1940 гг. [Москаленко, 2001]. В настоящее время центры массовой натурализации этого вида расположены в европейской части России – Заволжье (Самарская область, юг Татарстана), Предуралье (Оренбургская область, Башкортостан), Предволжье (запад Саратовской области), Хоперско-Бузулукская равнина (северо-запад Волгоградской области), юго-запад Окско-Донского плоскоместья и Калачская возвышенность (центр и юг Воронежской области) [Афонин и др., 2022; Дудов, Серегин, 2024].

В целом считается, что *A. trifida* распространилась в Юго-Восточной Азии шире, чем

в Европе, возможной причиной чего являются более благоприятные локальные условия [Chauvel et al., 2021]. В условиях современного изменения климата прогнозируется расширение вторичных ареалов всех видов рода амброзия в направлении Северной и Восточной Европы, в том числе в России и странах Балтии [Rasmussen et al., 2017; Chauvel et al., 2021; Афонин и др., 2022].

Для Сибири ранее уже были известны места произрастания амброзии. Так, в 1961 г. она была известна в Иркутской области [Москаленко, 2001] и к 1974 г. занимала там 14 га [Никитин, 1983]. В 1980 г. амброзия трехраздельная была обнаружена на территории Алтайского края [Терехина, 2015]. В 1969 г. была обнаружена на Дальнем Востоке – в Амурской области [Москаленко, 2001]. Приводится в составе адвентивной флоры г. Хабаровска [Небайкин, Антонова, 1990; GBIF.org ..., 2024b]. В Гербарии МГУ (MW) имеется образец амброзии из г. Находка (Приморский

край. – прим. авт.), собранной Т. Нечаевой 27.06.1989 г. на железнодорожных путях ст. Бархатная [Серегин, 2024]. Эти очаги были ликвидированы, и до настоящего времени перечисленные регионы свободны от этого инвазионного вида [Москаленко, 2001; Терехина, 2015]. Вероятно, по этой причине амброзия трехраздельная отсутствует в более поздних региональных флористических сводках и конспектах [Шауло, 1997; Зуев, 2005; Конспект ..., 2008; Зуев, Красников, 2012] и в Черной книге флоры Сибири [2016]. Для Курганской и Тюменской областей ранее не указывалась [Науменко, 2008; Глазунов и др., 2017; 2020 и др.].

Появление амброзии в г. Тюмени, скорее всего, связано со случайной интродукцией с посеянной в начале вегетационного сезона травосмесью, поскольку привозной грунт для устройства клумб и газонов, как правило, не используется, а декоративные многолетники высажены с противоположной стороны газона.

Ближайшие местонахождения вида находятся на Среднем и Южном Урале, в Свердловской (г. Екатеринбург и его окрестности, г. Нижний Тагил) и Челябинской (г. Челябинск) областях (рис. 2), где амброзия встречается на пустырях, в садах, дендропарках, при этом фиксируются единичные случаи

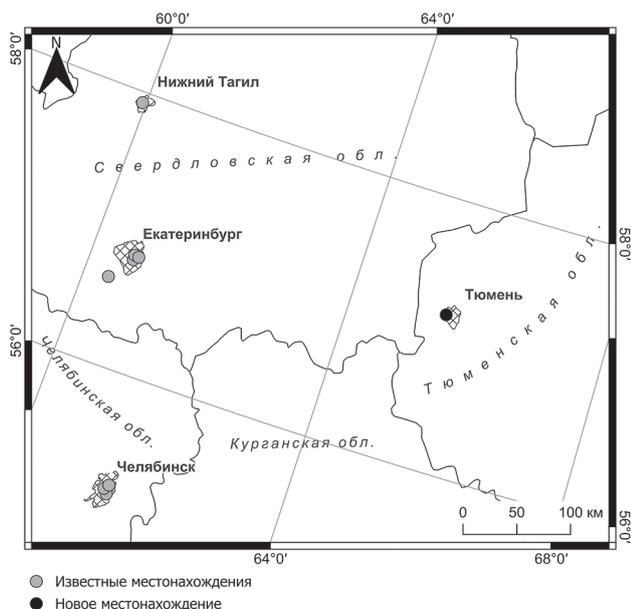


Рис. 2. Находки *Ambrosia trifida* в Урало-Сибирском регионе (карта подготовлена с использованием программного обеспечения QGIS (2024), автор: А.В. Фахретдинов).

повторных находок в одном месте на протяжении двух сезонов [GBIF.org..., 2024a]. В Республике Башкортостан *A. trifida* натурализовалась в естественных сообществах – по поймам степных рек [Абрамова и др., 2021].

Современные условия теплообеспеченности в г. Тюмени близки к экологическому минимуму, необходимому для вызревания семян у *A. trifida*, и данную территорию можно отнести к зоне потенциальной спорадической встречаемости вида. Растения амброзии, зацветающие в г. Тюмени в середине августа, в теплые годы имеют шанс дать зрелые плоды в сентябре. Успех инвазии *A. trifida* в Тюменской области пока еще неясен, однако изменение климата может повысить вероятность распространения этого вида в новом регионе.

В случае успешного семенного возобновления *A. trifida* для Тюменской, Свердловской и Челябинской областей, согласно шкале, построенной на оценке уровня агрессивности инвазионных видов и особенностях их распространения [Нотов и др., 2010], будет являться «потенциально инвазионным видом, способным к возобновлению в местах проникновения и проявившим себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов (статус 4)». Принимая во внимание высокую семенную продуктивность вида – на одном растении может образовываться от 270 до 5 тысяч семян [Абрамова и др., 2021] – и его высокую конкурентоспособность в сообществах, представляется вероятным, что повторное проникновение *A. trifida* и отсутствие своевременных мер искоренения может привести к его более широкому распространению в регионе. В связи с этим необходимо организовать мониторинг существующих и новых мест нахождения *A. trifida*.

Финансирование работы

Исследование проведено в рамках государственных заданий Министерства науки и высшего образования РФ по темам: ТюмНЦ СО РАН «Западная Сибирь в контексте Евразийских связей: человек, природа, социум» (№ FWRZ-2021-0006) и ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№ 122042600141-3).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Черная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 174 с.
- Афонин А.Н., Баранова О.Г., Сенатор С.А., Федорова Ю.А., Абрамова Л.М., Прохоров В.Е., Бочко Т.Ф., Панасенко Н.Н., Пикалова Н.А., Владимиров Д.Р., Григорьевская А.Я., Ли Ю.С. Распространение и натурализация *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на Европейской территории России // Бот. журн. 2022. Т. 107. № 4. С. 350–359.
- Глазунов В.А., Науменко Н.И., Хозяинова Н.В. Определитель сосудистых растений Тюменской области. Тюмень: РГ «Проспект», 2017. 744 с.
- Глазунов В.А., Хозяинова Н.В., Хозяинова Е.Ю. Флора города Тюмени // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 4, С. 420–497.
- Дудов С.В., Серегин А.П. Карта *Ambrosia trifida* // Атлас флоры России / ред. А.П. Серегин. (Электронный ресурс). М.: МГУ, 2024. // (<https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d=P&openparams=%5Bopen-id%3D313901834%5D>). Дата обновления карты 13.02.2023. Проверено 23.08.2024.
- Зуев В.В. Семейство Asteraceae, или Compositae – Астровые, или Сложноцветные // В кн.: Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука, 2005. С. 209–242.
- Зуев В.В., Красников А.А. Семейство Asteraceae Bercht. et J. Presl, или Compositae Giseke // В кн.: Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 302–360.
- Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) / В.В. Чепинога и др.; под ред. Л.И. Малышева. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 2008. 327 с.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. М.: Гос. инспекция по карантину растений РФ (Росгоскарантин), 2001. 277 с.
- Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского ун-та, 2008. 512 с.
- Небайкин В.Д., Антонова Л.А. Адвентивная флора Хабаровска // В сб.: Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 26–35.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. М.: Наука, 1983. 455 с.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- 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.
- Серегин А.П. Образец MW0144819 из коллекции «Гербарий МГУ» // Депозитарий живых систем «Ноев Ковчег» (направление «Растения») / ред. А.П. Серегин (Электронный ресурс). М.: МГУ, 2024. // (<https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d=P&openparams=%5Bopen-id%3D3835592%5D>). Проверено 21.08.2024.
- Терехина Т.А. Карантинные сорные растения Южной Сибири // В сб.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сборник научных статей по материалам XIV Международной научно-практической конференции (25–29 мая 2015 г., Барнаул). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. С. 41–46.
- Черная книга флоры Сибири / отв. ред. А.Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 440 с.
- Шауло Д.Н. *Ambrosia L.* – Амброзия // В кн.: Флора Сибири. Т. 13: Asteraceae (Compositae). Новосибирск: Наука; Сиб. предприятие РАН, 1997. С. 57–58.
- Chauvel B., Fried G., Follak S., Chapman D., Kulakova Y., Le Bourgeois T., Marisavljevic D., Monty A., Rossi J.-P., Starfinger U., Tanner R., Tassus X., van Valkenburg J., Regnier E. Monographs on invasive plants in Europe № 5: *Ambrosia trifida* L. // Botany Letters. 2021. Vol. 168. P. 167–190.
- GBIF.org (19 August 2024) GBIF Occurrence Download (Электронный документ). 2024a. // (<https://doi.org/10.15468/dl.6a49xy>). Проверено 19.08.2024.
- GBIF.org (22 August 2024) GBIF Occurrence Download (Электронный документ). 2024b (<https://doi.org/10.15468/dl.82t8za>). Проверено 22.08.2024.
- Gioria M., Hulme P.E., Richardson D.M., Pyšek P. Why Are invasive plants successful? // Annual Review of Plant Biology. 2023. Vol. 74. P. 635–670.
- Montagnani C., Gentili R., Citterio S. Ragweed is in the air: *Ambrosia L.* (Asteraceae) and pollen allergens in a changing world // Current Protein & Peptide Science. 2023. Vol. 24. Is. 1. P. 98–111.
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Montserrat V. More than “100 worst” alien species in Europe // Biol. Invasions. 2018. 20. P. 1611–1621.
- Pyšek P., Hulme P.E., Meyerson L.A., Smith G.F., Boatwright J.S., Crouch N.R., Figueiredo E., Foxcroft L.C., Jarošík V., Richardson D.M., Suda J., Wilson J.R.U. Hitting the right target: taxonomic challenges for, and of, plant invasions (Электронный документ) // AoB PLANTS. 2013. Vol. 5. plt042. // (<https://doi.org/10.1093/aobpla/plt042>). Проверено 25.08.2024.
- Pyšek P., Prach K. Research into plant invasions in a crossroads region: history and focus // Biological Invasions. 2003. Vol. 5. Pp. 337–348.
- QGIS. Free and Open Source Geographic Information System (Электронный ресурс). 2024. // (<https://qgis.org/>). Проверено 22.08.2024.
- Rasmussen K., Muscarella R., Thyrring J., Borchsenius F. Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia L.*) in Europe and their potential impact on human health (Электронный документ) // PeerJ.

2017. 5: e3104. // (<https://doi.org/10.7717/peerj.3104>). Проверено 25.08.2024.
- Regnier E.E., Harrison S.K., Loux M.M., Holloman C., Venkatesh R., Diekmann F., Taylor R., Ford R.A., Stoltenberg D.E., Hartzler R.G., Davis A.S., Schutte B.J., Cardina J., Mahoney K.J., Johnson W.G. Certified crop advisors' perceptions of giant ragweed (*Ambrosia trifida*) distribution, herbicide resistance, and management in the corn belt // *Weed Science*. 2016. Vol. 64 (2). P. 361–377.
- Savić A.M. *Ambrosia trifida* L. (Giant ragweed) (Электронный документ) // *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*. 2021. Issue 141. Pp. 35–47. // (<https://doi.org/10.2298/ZMSPN2141035S>). Проверено 29.09.2024.
- Wang H., Liu T. Dong H., Zhao W., Liu X., Wang R., Xu W. Changes in the composition of the soil seed bank of grassland after giant ragweed (*Ambrosia trifida* L.) invasion (Электронный документ) // *Journal of Environmental Management*. 2022. Vol. 317. Article 115468 // (<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115468>). Проверено 25.08.2024.
- Wang P., Liang W.J., Kong C.H., Jiang Y. Allelopathic potentials of volatile allelochemicals from *Ambrosia trifida* L. on other plants // *Allelopathy Journal*. Vol. 2005. Iss. 1. P. 131–136.
- WFO Consortium. World Flora Online Plant List June 2024 (2024-06) [Data set] (Электронный документ) // *Zenodo*. 2024. // (<https://doi.org/10.5281/zenodo.12171908>). Проверено 18.08.2024.

FIRST FIND OF *AMBROSIA TRIFIDA* L. (ASTERACEAE) IN WESTERN SIBERIA

©2024 Glazunov V.A.^{1*}, Senator S.A.²

¹Tyumen Scientific Centre, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, 625026

²N.V Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276

e-mail: *v_gl@inbox.ru; stsenator@yandex.ru

In August 2024, a dangerous invasive species *Ambrosia trifida* L. (Asteraceae) was revealed in Western Siberia in Tyumen (Tyumen region, Russia) for the first time. This species is included in the list of 100 the most aggressive alien species in Russia and in the list of 100 the most dangerous invasive species in Europe. Information on the locality of the species, the supposed vector of invasion, and the species composition of the community is presented.

Key words: giant ragweed, invasive species, new find, Siberia.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ СРЕДНЕГО УРАЛА (В ПРЕДЕЛАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ)

©2024 Груданов Н.Ю.*, Третьякова А.С.**

Ботанический сад Уральского отделения РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, г. Екатеринбург, 620144, Россия
e-mail: *nickolai.grudanoff@yandex.ru, **as.tretyakova1@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.04.2024. После доработки 01.10.2024. Принята к публикации 22.10.2024

Впервые представлен обзор чужеродных видов растений, встречающихся в водоёмах и водотоках Среднего Урала (Свердловская область). Всего было обследовано 57 водных объектов: 42 водоёма (21 озеро, 21 искусственный водоём: пруд или водохранилище) и 15 водотоков (крупные, средние и малые реки). В результате проведённых исследований во флоре высших водных и прибрежно-водных растений было обнаружено 28 видов чужеродных растений. Среди них 8 собственно водных видов и 20 прибрежно-водных. Показаны основные векторы инвазии чужеродных водных и прибрежно-водных растений. Отмечено, что в условиях повышенной температуры воды в водоёмах-охладителях ГРЭС и АЭС произрастают термофильные виды чужеродных водных растений. Приводятся сведения о степени натурализации этих видов на территории региона. Сведения могут быть использованы для мониторинга чужеродных, в том числе инвазионных видов в водоёмах и водотоках Среднего Урала.

Ключевые слова: высшие водные растения, прибрежно-водные растения, интродукция, натурализация, Свердловская область, фитоинвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-25-36

Введение

Инвазии признаны одной из главных угроз биологическому разнообразию и стабильности экосистем [Mack et al., 2000; Pimentel, 2005; Самые опасные..., 2018]. В связи с этим они привлекают большое внимание со стороны исследователей. Важное место занимает изучение вопросов фитоинвазий в водных экосистемах [Zedler, Kercher, 2004; Thiébaud, 2007; Gallardo, Aldridge, 2013; Sinclair et al., 2020].

Инвазионные водные и прибрежно-водные виды растений часто образуют моновидовые сообщества, изменяют структуру среды обитания, круговорот питательных веществ, продуктивность водных растительных сообществ, модифицируют пищевые сети, снижают биоразнообразие [Ehrenfeld, 2003; Zedler, Kercher, 2004; Thiébaud, 2007; Gallardo, Aldridge, 2013]. Факторами, способствующими проникновению таких видов в водоёмы, являются связность водных путей и разнообразные источники инвазий, наличие несомкнутых участков растительного покрова, образующихся из-за природных и антропогенных нарушений, высокое содержание

минеральных элементов в воде [Папченков, 2003; Thiébaud, 2007; Соловьева, 2009; Gallardo, Aldridge, 2013]. Чужеродные растения, внедряющиеся в пресноводные водоёмы, имеют общие черты, например быстрый рост, высокую продуктивность при притоке питательных веществ, большой миграционный потенциал, обеспечивающийся распространением диаспор течением воды, ветром и водоплавающими птицами [Zedler, Kercher, 2004; Sinclair et al., 2020].

В настоящее время достаточно хорошо изучено видовое разнообразие чужеродных растений в водоёмах и водотоках некоторых регионов Российской Федерации: Поволжья [Папченков, 2003; Соловьева, 2009], Московской области [Щербаков, Майоров, 2013; Майоров и др., 2020], Вятско-Камского Предуралья [Капитонова, 2021] и др. Исследователями проведена инвентаризация чужеродных водных и прибрежно-водных растений, даны обзоры истории их появления, распространения и натурализации в регионе. Особый интерес с точки зрения фитоинвазий представляют водоёмы-охладители электростанций, так как здесь создаются условия для

существования термофильных растений [Катанская, 1979; Кацман, 2004; Яныгина и др., 2009].

На Среднем Урале флора водоёмов и водотоков до настоящего времени не являлась предметом специальных исследований. Соответственно, отсутствуют сведения о встречаемости чужеродных растений в водоёмах и водотоках. Целью нашего исследования является изучение распространения и степени натурализации чужеродных видов растений, встречающихся в водных объектах Среднего Урала в пределах Свердловской области, анализ путей и способов их интродукции на территории региона.

Материал и методика

В состав флоры водоёмов и водотоков включены водные, прибрежно-водные и заходящие в воду (береговые) растения [Папченков и др., 2003]. Исследования проведены на территории Среднего Урала в пределах Свердловской области в подзонах южной тайги и северной лесостепи. Основной рельеф определяется двумя типами мегарельефа: низкогорным и равнинным. В южной части таёжной зоны распространены преимущественно серые лесные почвы, на крайнем юго-западе и юго-востоке (северная лесостепь) встречаются выщелоченные и оподзоленные чернозёмы и лугово-чернозёмные почвы. Климат Свердловской области континентальный. Годовая сумма осадков уменьшается с северо-запада на юго-восток: в центральной части и западных предгорьях выпадает 550–650 мм, на юго-востоке области – 320–350 мм. Среднемесячная температура воздуха самого холодного месяца (января) -16°C , самого тёплого месяца (июля) $+18^{\circ}\text{C}$. Продолжительность залегания снежного покрова около 160 дней. Продолжительность вегетационного периода около 170 дней. Сумма положительных температур в центральной части области 1400–1600 $^{\circ}\text{C}$, а в крайних юго-западных и юго-восточных районах до 1600–1800 $^{\circ}\text{C}$. Гидротермический коэффициент в центральных районах составляет 1.4–1.6, а в крайних юго-западных и юго-восточных – 1.2–1.4 [Куликов и др., 2013].

По территории Свердловской области проходит водораздел двух крупнейших речных бассейнов Евразии: Волжско-Камского и Обь-Иртышского. Водораздел проходит в меридиональном направлении примерно вдоль 60° в.д. К западу от водораздела наиболее крупными реками являются Чусовая и Уфа. К востоку от водораздела протекают такие крупные реки, как Исеть, Пышма и Тура. Густота речной сети в Горном Урале доходит до 300 м на 1 км² площади бассейна. К востоку и к западу от водораздела степень густоты речной сети постепенно уменьшается, достигая своего минимума в Южном Зауралье, где она не превышает 160 м на 1 км² площади.

Озёра на территории Среднего Урала распространены крайне неравномерно. Свыше 90% общего количества их расположено в пределах восточного склона и Зауралья. В горной зоне, а также на западном склоне и в Предуралье озёр мало. Озёра Среднего Урала в основном неглубокие (средняя глубина 3 м) и сравнительно небольшие по площади. Котловины их имеют тектоническое происхождение [Урал и Приуралье, 1968].

Исследования выполнены в 2018–2023 гг. традиционным маршрутным методом. Всего было обследовано 57 водных объектов: 42 водоёма (21 озеро, 21 искусственный водоём: пруд или водохранилище) и 15 водотоков (крупные, средние и малые реки). Список обследованных объектов и обнаруженных чужеродных видов представлен в таблице 1.

На каждом водном объекте, в зависимости от его размера, было выполнено 3–5 маршрутов. Обследовались участки акватории водоёмов и рек и береговая линия протяжённостью 50–100 м. На каждом маршруте составлялся список встреченных видов. В состав флоры включались растения, произрастающие в воде, у уреза воды, на переувлажнённых участках берега вблизи уреза воды. Собственные материалы были дополнены данными из литературных источников и музея Института экологии растений и животных УрО РАН [SVER].

Латинские названия растений приведены в соответствии с ресурсом Plants of the World Online [POWO, 2024]. Биоморфологический анализ выполнен с использованием системы

Таблица 1. Распределение чужеродных видов растений по обследованным водным объектам

Местонахождение	Широта	Долгота	Присутствие вида(ов)
Алапаевский р-н, р. Реж между с. Арамашево и Коптелово	57.60116... 57.68222	61.74011... 61.76007	<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & A.Gray, <i>Elodea canadensis</i> Michx., <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Ep. pseudorubescens</i> A.K. Skvortsov
Артёмовский р-н, д. Сарафаново, пруд на р. Бобровка	57.50998	61.89398	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Oxybasis rubra</i> (L.) S. Fuentes, Uotula & Borsch
Артёмовский р-н, оз. Белое	57.27876	61.67702	<i>Elodea canadensis</i>
Артёмовский р-н, с. Покровское, р. Бобровка	57.35534	61.69729	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Lemna gibba</i> L.
Богдановичский р-н, д. Орлова, оз. Кукуян	56.76262	61.74765	<i>Elodea canadensis</i>
Верхнепышминский р-н, оз. Балтым	57.04298	60.58598	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium pseudorubescens</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> Royle
Верхнепышминский р-н, оз. Вашты	57.06811	60.53712	<i>Elodea canadensis</i>
г. Берёзовский, пруд Шиловский	56.921577	60.857349	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Ep. pseudorubescens</i>
г. Екатеринбург, Верх-Исетский р-н, оз. Чусовое	56.75424	60.31318	<i>Elodea canadensis</i>
г. Екатеринбург, Железнодорожный р-н, оз. Песчаное	56.89799	60.31937	<i>Elodea canadensis</i>
г. Екатеринбург, Калиновский лесопарк, р. Камышенка	56.91867	60.64422	<i>Conium maculatum</i> L., <i>Egeria densa</i> Planch., <i>Epilobium pseudorubescens</i> , <i>Impatiens glandulifera</i>
г. Екатеринбург, оз. Шарташ	56.84858	60.71017	<i>Acer negundo</i> L., <i>Atriplex intracontinentalis</i> Sukhor., <i>Oxybasis glauca</i> (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch, <i>O. rubra</i> , <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lactuca tatarica</i> (L.) C. A. Mey., <i>Solanum nigrum</i> L., <i>Sonchus oleraceus</i> L.
г. Екатеринбург, р. Исеть	56.81484	60.63326	<i>Acer negundo</i> , <i>Atriplex intracontinentalis</i> , <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lactuca tatarica</i> , <i>Lipandra polysperma</i> (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch, <i>Oxybasis glauca</i> , <i>O. rubra</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>
г. Екатеринбург, р. Патрушиха	56.75784	60.63841	<i>Acer negundo</i> , <i>Atriplex intracontinentalis</i> , <i>Conium maculatum</i> , <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Iris pseudacorus</i> L., <i>Lemna gibba</i> , <i>Oxybasis glauca</i> , <i>O. rubra</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>
г. Заречный, вдхр. Белоярское	56.84822	61.31262	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Solanum nigrum</i>
г. Каменск-Уральский, вдхр. Волковское	56.36271	61.99131	<i>Bidens frondosa</i> L.
г. Каменск-Уральский, р. Каменка	56.41917	61.90092	<i>Atriplex intracontinentalis</i> , <i>Conium maculatum</i> , <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Lipandra polysperma</i> , <i>Oxybasis glauca</i> , <i>O. rubra</i> ,
г. Красноуфимск, оз. Бутки	56.62345	57.81056	<i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Lipandra polysperma</i> , <i>Oxybasis glauca</i> , <i>O. rubra</i>

Таблица 1. Продолжение

Местонахождение	Широта	Долгота	Присутствие вида(ов)
г. Нижний Тагил, вдхр. Нижнетагильское	57.88901	60.00109	<i>Acer negundo</i> , <i>Elodea canadensis</i>
г. Среднеуральск, оз. Исетское	56.98042	60.44730	<i>Bidens frondosa</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium pseudorubescens</i> , <i>Lemna gibba</i>
г. Сухой Лог, пруд на р. Пышма	56.91476	62.05216	<i>Acer negundo</i>
Каменский р-н, д. Чайкина, р. Багаряк	56.17404	61.86330	<i>Acer negundo</i> , <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i>
Каменский р-н, р. Синара ниже д. Чайкина	56.18244	61.90533	<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & A. Gray, <i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium pseudorubescens</i>
Каменский р-н, с. Рыбниковское, оз. Большой Сунгуль	56.36613	61.68751	<i>Atriplex intracontinentalis</i> , <i>Lactuca tatarica</i> , <i>Oxybasis glauca</i> , <i>O. rubra</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>
Каменский р-н, с. Рыбниковское, оз. Червяное	56.32977	61.64882	<i>Lactuca tatarica</i> , <i>Oxybasis glauca</i> , <i>O. rubra</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>
Кировградский р-н, г. Верхний Тагил, вдхр. Верхнетагильское	57.36859	59.93113	<i>Calystegia sepium</i> subsp. <i>americana</i> (Sims) Brummitt, <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Elodea densa</i> (Planch.) Casp., <i>Pontederia crassipes</i> Mart., <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Ep. pseudorubescens</i> , <i>Iris pseudacorus</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine, <i>Mentha</i> × <i>verticillata</i> L., <i>Pistia stratiotes</i> L., <i>Vallisneria spiralis</i> L.
Кировградский р-н, г. Верхний Тагил, вдхр. Вогульское	57.36016	59.89373	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Vallisneria spiralis</i>
Кировградский р-н, г. Верхний Тагил, пруд № 4	57.33952	59.94791	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Elodea densa</i> , <i>Epilobium pseudorubescens</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Vallisneria spiralis</i>
Кировградский р-н, г. Верхний Тагил, р. Тагил	57.38321	59.96264	<i>Acer negundo</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Mentha</i> × <i>verticillata</i> , <i>Vallisneria spiralis</i>
Красноуфимский р-н, р. Уфа между пос. Сарана и Саргая	56.49386 ...56.24516	57.71918 ...57.72751	<i>Acer negundo</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Ep. pseudorubescens</i> , <i>Lipandra polysperma</i> , <i>Oxybasis rubra</i>
Невьянский р-н, оз. Таватуй	57.16763	60.20050	<i>Bidens frondosa</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Ep. pseudorubescens</i> , <i>Impatiens glandulifera</i>
Первоуральский р-н, пос. Билимбай, пруд Билимбаевский	56.96907	59.82269	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i>
Полевской р-н, д. Раскуиха, р. Чусовая	56.58721	60.34974	<i>Atriplex tatarica</i> L., <i>Elodea canadensis</i>
Полевской р-н, пруд Глубоченский	56.37684	60.08519	<i>Elodea canadensis</i>
Пригородный р-н, д. Большие Галашки, вдхр. Сулёмское	57.45992	59.50315	<i>Elodea canadensis</i>
Пригородный р-н, д. Большие Галашки, р. Сулём	57.47197	59.49200	<i>Elodea canadensis</i>

Таблица 1. Окончание

Местонахождение	Широта	Долгота	Присутствие вида(ов)
Суходоложский р-н, вдхр. Рефтинское	57.12343	61.68220	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Lipandra polysperma</i> , <i>Potamogeton nodosus</i> Poir.
Суходоложский р-н, д. Малый Таушкан, оз. Ирбитское	57.14298	62.20066	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i>
Суходоложский р-н, р. Пышма между пос. Глядены и Курьи	56.96887 ...56.91490	61.87068 ...62.12537	<i>Acer negundo</i> , <i>Echinocystis lobata</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium pseudorubescens</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Mentha</i> × <i>verticillata</i>
Суходоложский р-н, р. Рефт	57.09796	61.77195	<i>Elodea canadensis</i>
Сысертский р-н, г. Двуреченск, р. Сысерть	56.60584	61.08542	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Iris pseudacorus</i> , <i>Lemna gibba</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>
Сысертский р-н, д. Космаково, оз. Багаряк	56.36610	60.85161	<i>Elodea canadensis</i>
Сысертский р-н, пос. Верхняя Сысерть, вдхр. Верхне-Сысертское	56.45369	60.70120	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i> , <i>Ep. pseudorubescens</i> , <i>Impatiens glandulifera</i>
Сысертский р-н, пос. Верхняя Сысерть, р. Сысерть	56.43678	60.74452	<i>Acer negundo</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i>
Сысертский р-н, пос. Ключи, р. Исеть	56.61500	61.06765	<i>Bidens frondosa</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lemna gibba</i>
Талицкий р-н, д. Трёхозерная, оз. Питное	56.63163	63.60225	<i>Elodea canadensis</i>
Талицкий р-н, пос. Маян, оз. Маян	57.03032	63.73151	<i>Acer negundo</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Salix</i> × <i>fragilis</i> L.
Талицкий р-н, пруд Карпятник на р. Урга	56.97652	63.68736	<i>Elodea canadensis</i>
Тугулымский р-н, д. Гурина, оз. Гурино	57.27057	64.39071	<i>Elodea canadensis</i>
Турицкий р-н, г. Туринск, р. Тура	58.06142	63.69162	<i>Acer negundo</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Lactuca tatarica</i> , <i>Lipandra polysperma</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>

жизненных форм И.Г. Серебрякова [1962] и Б.Ф. Свириденко [1991] для водных растений с некоторыми изменениями. При рассмотрении географического происхождения чужеродных видов учитывали, где это возможно, границы их естественного распространения [Майоров и др., 2020]. Инвазионный статус чужеродным видам был присвоен согласно рекомендациям по ведению региональных «Чёрных книг» [Нотов и др., 2010]. Собранный гербарий (1500 листов) хранится в гербарной коллекции Ботанического сада УрО РАН [ЕКАТ] и Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина [UFU].

Результаты и обсуждение

Согласно полученным данным, флора высших водных и прибрежно-водных растений Среднего Урала насчитывает 28 видов высших сосудистых растений. Абсолютное большинство видов представляет аборигенный компонент флоры. Чужеродными являются 24 вида, 2 подвида и 2 гибрида из 24 родов и 17 семейств (далее в тексте для удобства анализа подвиды и гибриды принимаются как отдельные виды), что составляет 9% от всей исследованной флоры. Среди них 8 собственно водных видов и 20 прибрежно-водных. Большим числом видов представлены двудольные растения (16 видов, 62%).

Таблица 2. Биоэкологическая характеристика чужеродных видов растений, встречающихся в водоёмах и водотоках Среднего Урала

Вид	Жизненная форма	Первичный ареал	Вектор инвазии	Степень натурализации
<i>Acer negundo</i> L.	Д	сАм	эрг.	агр.
<i>Atriplex intracontinentalis</i> Sukhor.	О	юЕв-зАз	ксен.	эпек.
<i>Atriplex tatarica</i> L.	О	Ев-зАз	ксен.	эпек.
<i>Bidens frondosa</i> L.	звО	сАм	ксен.	агр.
<i>Calystegia sepium</i> subsp. <i>americana</i> (Sims) Brummitt	лиП	сАм	эрг.	кол.
<i>Conium maculatum</i> L.	Дл	Ев-зАз	ксен.	эпек.
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	О	Ев-Аз	ксен.	эпек.
<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & A. Gray	лиО	сАм	эрг.	агр.
<i>Elodea densa</i> (Planch.) Casp.	в-у-д-тП(г)	юАм	эрг.	кол.
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	в-у-д-тП(г)	сАм	эрг.	агр.
<i>Epilobium ciliatum</i> subsp. <i>ciliatum</i>	ккП	сАм	ксен.	агр.
<i>Epilobium pseudorubescens</i> A.K. Skvortsov	ккП	сАм	ксен.	агр.
<i>Hydrocharis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Byng & Christenh.	в-с-рП(г)	ц+юАм	эрг.	эфем.
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	О	юАз	эрг.	агр.
<i>Iris pseudacorus</i> L.	зв-ккП	Ев	эрг.	кол.
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C. A. Mey.	коП	Ев-Аз	ксен.	эпек.
<i>Lemna gibba</i> L.	в-с-лП(п)	Ев	ксен.	агр.
<i>Lipandra polysperma</i> (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch	О	Ев-зАз	ксен.	эпек.
<i>Mentha × verticillata</i> L.	дкП	К	эрг.	кол.
<i>Oxybasis glauca</i> (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch	О	Гл	ксен.	эпек.
<i>Oxybasis rubra</i> (L.) S. Fuentes, Uotula & Borsch	О	Гл	ксен.	эпек.
<i>Pistia stratiotes</i> L.	в-с-рП(г)	П+С	эрг.	эфем.
<i>Pontederia crassipes</i> Mart.	в-с-рП(г)	юАм	эрг.	эфем.
<i>Potamogeton nodosus</i> Poir.	в-у-д-сП(п)	Гк	ксен.	кол.
<i>Salix × fragilis</i> L.	Д	Ев-юзАз	эрг.	кол.
<i>Solanum nigrum</i> L.	О	Ев	ксен.	эпек.
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	О	Ев-Аз	ксен.	эпек.
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	В-у-р-тП(г)	Ср-юАз	эрг.	кол.

Сокращения. *Жизненная форма:* в-с-лП(п) – водный свободноплавающий листецовый поликарпик (плейстофит), в-с-рП(г) – водный свободноплавающий розеточный поликарпик (гидатофит), в-с-рП(г) – водный свободноплавающий розеточный поликарпик (гидатофит), в-с-рП(г) – водный свободноплавающий розеточный поликарпик (гидатофит), в-у-д-сП(п) – водный укореняющийся длиннопобеговый столонообразующий поликарпик (плейстофит), в-у-д-тП(г) – водный укореняющийся длиннопобеговый поликарпик (гидатофит), в-у-р-тП(г) – водный укореняющийся розеточный турионообразующий поликарпик (гидатофит), Д – дерево, دکП – длиннокорневищный поликарпик, Дл – двулетник, зв-ккП – земноводный короткокорневищный поликарпик, звО – земноводный однолетник, ккП – кистекопной поликарпик, корнеотпрысковый поликарпик, коП – корнеотпрысковый поликарпик, лиО – лианоидный однолетник, лиП – лиановидный поликарпик, О – однолетник. *Первичный ареал:* Гк – гемикосмополитный, Гл – голарктический, Ев – европейский, Ев-Аз – евразийский, Ев-зАз – Европейско-западноазиатский, Ев-зАз европейско-западноазиатский, Ев-юзАз – европейско-югозападноазиатский, К – культивированный, П+С – пантропический и субтропический, сАм – североамериканский, Ср-юАз – средиземноморско-южноазиатский, ц+юАм – центрально- и южноамериканский, юАз – южноазиатский (гималайский), юАм – южноамериканский, юЕв-зАз – южноевропейско-западноазиатский; ксен. – ксенофит, эрг. – эргазофит; агр. – агрофит, кол. – колонофит, эпек. – эпектофит, эфем. – эфемерофит.

К этому классу относятся 11 семейств, среди которых наибольшим числом видов обладают *Amaranthaceae* (5 видов), *Asteraceae* (3 вида) и *Onagraceae* (2 вида). Класс *Liliopsida* насчитывает 6 семейств (*Potamogetonaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Araceae*, *Iridaceae*, *Poaceae* и *Pontederiaceae*), семейство *Hydrocharitaceae* представлено 4 видами, остальные – одним-двумя видами (табл. 2).

В спектре жизненных форм поликарпические и монокарпические формы находятся примерно в равном соотношении: 14 и 12 видов соответственно (табл. 3). Практически все поликарпические травянистые растения обладают способностью к вегетативному размножению. По отношению к среде обитания значительно преобладают наземные растения – 18 видов. Наземные и земноводные (2 вида) растения входят в состав прибрежно-водной растительности и встречаются около линии воды. Группа собственно-водных растений насчитывает 8 видов. Среди них выделяются свободноплавающие листцевые (*Lemna gibba* L.) и розеточные (*Pistia stratiotes* L., *Hydrocharis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Byng & Christenh., *Pontederia crassipes* Mart.) растения. Укореняющиеся растения представлены розеточными (*Vallisneria spiralis*

L.) и длиннопобеговыми формами. Длиннопобеговые, в свою очередь, можно подразделить на столонообразующие (*Potamogeton nodosus* Poir.), турионообразующие (*Elodea canadensis* Michx.) и не образующие турионов (*Elodea densa* (Planch.) Casp.).

По географическому составу наибольшее число чужеродных растений представлено внутриконтинентальными мигрантами с более или менее широким распространением в Евразии. Среди них отмечены виды из западных (европейские) и южных (южноевропейские и южноазиатские) регионов. Чуть меньше видов американского происхождения с преобладанием североамериканских растений (табл. 4).

По вектору инвазии чужеродные растения составляют две примерно равные по объему группы: ксенофиты и эргазиофиты. Группа ксенофитов, или непреднамеренно, случайно интродуцированных растений, насчитывает 15 видов.

Интересный пример распространения представляет собой инвазия *Bidens frondosa* L. в Свердловской области. Впервые вид обнаружен в регионе 2014 г. [Ронжина, 2017]. По всей видимости, *Bidens frondosa* проникла на Урал со значительным запозданием (40–50

Таблица 3. Соотношение биоморфологических групп среди чужеродных видов водоёмов и водотоков Среднего Урала

Биоморфологическая группа	Количество видов	
	абс.	%
Монокарпические травы, всего	12	42,9
Поликарпические травы, всего	14	50,0
в том числе:		
- корневищные	2	7,1
- кистекорневые	2	7,1
- корнеотпрысковые	1	3,6
- лианоидные	1	3,6
- водные свободноплавающие листцевые	1	3,6
- водные свободноплавающие розеточные	3	10,7
- водные укореняющиеся длиннопобеговые	1	3,6
- водные укореняющиеся длиннопобеговые столонообразующие	1	3,6
- водные укореняющиеся длиннопобеговые турионообразующие	1	3,6
- водные укореняющиеся розеточные	1	3,6
Древесные, всего	2	7,1
в том числе:		
- деревья	2	7,1

Таблица 4. Флорогенетический состав чужеродных видов водоёмов и водотоков Среднего Урала

Флорогенетическая группа	Количество видов	
	абс.	%
Евразийская	9	32,1
Европейская	3	10,7
Южноевропейско-южноазиатская	2	7,1
Южноазиатская (Гималайская)	1	3,6
Североамериканская	8	28,6
Южноамериканская	3	10,7
Культигенная	2	7,1

лет) из европейской части России, куда вид попал примерно в 1955 г. [Виноградова и др., 2010]. На Урале череда олиственная впервые была обнаружена в Башкирии в 1997 г. [Мулдашев и др., 2017]. Дальнейшему быстрому распространению ее семян в северном и восточном направлениях препятствовало течение рек с севера на юг. В Свердловской области *B. frondosa* до недавнего времени была известна только из бассейна р. Исеть, по которому распространилась в юго-восточном направлении, таким образом проникнув в Курганскую область [Ronzhina et al., 2021]. В 2023 г. вид обнаружен авторами статьи на оз. Таватуй (на 20 км северо-западнее предыдущих находок), входящем в бассейн р. Нейва, течение которой идёт в северо-восточном направлении. Таким образом, стоит ожидать распространение этого вида в Свердловской области на восток вплоть до низовьев р. Тура.

Ещё один возможный вектор инвазии чужеродных организмов – рыбохозяйственное использование водоёмов. Например, инвазия китайских беззубок *Sinanodonta woodiana* и *S. lauta* в Рефтинское водохранилище связана с интродукцией промысловых рыб из волжских питомников [Павлюк и др. 2023]. Такой вектор инвазии можно предположить и для *Potamogeton nodosus*. Впервые вид обнаружен в 2019 г. в Рефтинском водохранилище на значительном удалении от других местонахождений. В частности, ближайшие находки рдеста узловатого имеются в Оренбургской области, более чем в 550 км к юго-западу [Zolotareva et al., 2021]. Основной ареал вида располагается южнее, в частности в низовьях Волги и Дона [Лисицина, Папченков, 2000].

Группа эргазиофитов, или преднамеренно интродуцированных растений, насчитывает 13 видов. Это декоративные растения, используемые в озеленении (*Salix × fragilis* L., *Acer negundo* L., *Calystegia sepium* subsp. *americana* (Sims) Brummitt и др.). Ещё один источник инвазий водных эргазиофитов – использование их в аквариумной культуре. В частности, среди чужеродных растений отмечено 5 популярных аквариумных видов. *Elodea canadensis* была завезена на Урал из Москвы аквариумистами и натурализовалась в одном из озер близ Екатеринбурга в 1892 г. [Князев и др., 2017]. *Vallisneria spiralis* обнаружена в водоёмах-охладителях Верхнетагильской ГРЭС и Красногорской ТЭЦ в середине 1950-х гг. [Катанская, 1979]. *Elodea densa* впервые была обнаружена Э.Л. Зубаревой в 2004 г. в водоёме-охладителе Верхнетагильской ГРЭС [Фоминых и др., 2016]. *Pistia stratiotes* в Свердловской области впервые была обнаружена в 2017 г. А.С. Фоминых в водоёме-охладителе Верхнетагильской ГРЭС [Мухутдинов и др., 2017]. Несколько особей *Hydrocharis laevigata* встречены авторами статьи в июле 2018 г. в зоне высокого подогрева водоёма-охладителя Верхнетагильской ГРЭС [Груданов и др., 2018]. Часть эргазиофитов могут быть интродуцированы с целью фиторемидации водоёмов. Например, *Pontederia crassipes* используется при биологической очистке сточных вод. В 2010-х гг. водный гиацинт был отмечен сотрудниками РосНИИВХ в одном из отстойников Верхнетагильской ГРЭС.

По степени натурализации меньшая часть чужеродных видов составляет временный, непостоянный компонент флоры. Из них 7 видов являются колонофитами. В группе водных колонофитов представлено 2 вида, закрепившихся только в пределах воздействия тепловых сбросов – *Elodea densa* и *Vallisneria spiralis*. Элодея густолистная произрастает в Верхнетагильском водохранилище, охладителе Верхнетагильской ГРЭС [Фоминых и др., 2016; Груданов и др., 2018]. Вторая популяция элодеи густолистной обнаружена в р. Камышенка (приток р. Пышма) в Калиновском лесопарке г. Екатеринбурга на участке сброса тёплых сточных вод с очистных сооружений.

Три вида – эфемерофиты (*Pistia stratiotes*, *Hydrocharis laevigata*, *Pontederia crassipes*), их местонахождения связаны также с тёплыми водоёмами. Например, *Hydrocharis laevigata* и *Pontederia crassipes* отмечены единожды и не обнаружены при повторных исследованиях. Розетки *Pistia stratiotes* периодически встречаются в водоёмах, где сохраняются в течение летнего периода, растения цветут до заморозков (сентябрь – октябрь), но не способны переносить понижения температуры воздуха ниже 0°C.

Большая часть видов (64 %) вошла в состав региональной флоры и составляет группу эфекофитов (10 видов) и агриофитов (8 видов).

В водных объектах Среднего Урала встречается 6 чужеродных видов, входящих в число самых опасных инвазионных видов России (Самые опасные..., 2018). Из них 4 вида отнесено к наиболее опасным инвазионным растениям (статус 1), способным изменять состав и структуру фитоценозов, на территории Свердловской области: *Impatiens glandulifera* Royle, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Elodea canadensis* и *Acer negundo*. Виды *Lemna gibba*, *Epilobium ciliatum* subsp. *ciliatum* и *E. pseudorubescens* A.K. Skvortsov отнесены к числу натурализующихся в нарушенных полустественных и естественных местообитаниях инвазионных растений (статус 2). *Bidens frondosa* в настоящее время в регионе можно считать потенциально инвазионным видом, способным к возобновлению в местах внедрения в условиях вторичного ареала (статус 4).

Чужеродные виды обнаружены в 85% обследованных водоёмах и водотоков (52 из 61 объекта). В среднем в реках встречается большее число чужеродных видов в сравнении с озерами и водохранилищами: 5 видов в реках, по 2 вида в озерах и в водохранилищах. Видовое богатство чужеродных растений имеет тенденцию к увеличению в водоёмах на урбанизированных территориях. Например, в водоёмах г. Екатеринбурга обнаружено 11 видов в р. Патрушиха, 10 видов – в р. Исеть, 8 видов – в р. Пышма и 10 видов – в оз. Шарташ. По мере удаления от городов и населённых пунктов встречаемость чужеродных видов сни-

жается. В водных объектах, расположенных на особо охраняемых природных территориях (биосферный заповедник Висимский, ПП «Река Чусовая», «Бажовские места»), чужеродные виды не обнаружены.

Большая часть чужеродных видов имеют ограниченную встречаемость в водоёмах Среднего Урала. Так, 17 видов отмечены менее чем в 10% водных объектов, например: *Elodea densa*, *Vallisneria spiralis*, *Bidens frondosa*. Ещё 10 видов встречаются в 11–25% изученных водоёмов. Среди них гидрофит *Lemna gibba* и 9 прибрежных видов, например: *Impatiens glandulifera*, *Echinocystis lobata*. К числу наиболее широко распространённых чужеродных растений можно отнести только один вид – *E. canadensis*, который был встречен в 74% водных объектов Среднего Урала.

12 видов чужеродных растений проникли на Средний Урал более ста лет назад и отмечались в работе В.С. Говорухина [1937]: *Acer negundo*, *Atriplex tatarica*, *Conium maculatum*, *Echinochloa crus-galli*, *Elodea canadensis*, *Iris pseudacorus*, *Lactuca tatarica*, *Lipandra polysperma*, *Oxybasis glauca*, *O. rubra*, *Solanum nigrum*, *Sonchus oleraceus*.

Следующие 6 видов появились во второй половине XX в. [Катанская, 1979; Определитель..., 1994]: *Impatiens glandulifera*, *Calystegia sepium* subsp. *americana*, *Echinocystis lobata*, *Vallisneria spiralis*, *Epilobium ciliatum* subsp. *ciliatum*, *E. pseudorubescens*.

За последние 20 лет водная и прибрежная флора пополнилась 10 новыми чужеродными видами: *Lemna gibba*, *Pistia stratiotes*, *Bidens frondosa*, *Atriplex intracontinentalis*, *Egeria densa*, *Limnobium laevigatum*, *Mentha × verticillata*, *Pontederia crassipes*, *Potamogeton nodosus*, *Salix × fragilis*.

Список видового состава чужеродных растений расширился за счёт исследования специфических местообитаний – водоёмов-охладителей тепловых и атомных электростанций. Одной из особенностей этих водоёмов антропогенного происхождения является особый гидротермический режим, который определяется сбросом подогретых вод ГРЭС или АЭС. В 5 изученных водоёмах-охладителях обнаружено 18 чужеродных видов. Максимальное

их количество отмечено в Верхнетагильском водохранилище – 13 видов, или 46%. В то же время в других водоёмах-охладителях (4 из 5 изученных) встречается не более 5 чужеродных видов. Высокое видовое разнообразие чужеродных растений-гидрофитов в водоёмах-охладителях может быть связано как с искусственным их вселением, например с целью улучшения качества воды или повышения интенсивности процессов самоочищения водоёма [Кацман, 2004], так и со случайной интродукцией при вселении промысловых рыб. Расселение термофильных чужеродных видов в водоёмах-охладителях связано с комплексом благоприятных факторов, основным из которых является повышенная температура воды, создающая условия для их произрастания [Яныгина и др., 2009; Зарубина, Соколова, 2010].

Заключение

В результате проведённых исследований во флоре высших водных и прибрежно-водных растений было обнаружено 28 видов чужеродных растений. Среди них 8 собственно водных видов и 20 прибрежно-водных. По вектору инвазии чужеродные растения разделяются на примерно равные группы ксенофитов и эргазиофитов. Инвазия ксенофитов может происходить как антропохорным (при работе рыбоводческих хозяйств), так и зоохорным путём (с водоплавающими птицами). Эргазиофиты проникают в водные сообщества из близкорасположенных мест культивирования либо при намеренном культивировании в водоёме. Отмечено, что в водоёмах-охладителях ГРЭС и АЭС в условиях повышенной температуры воды могут встречаться чужеродные термофильные виды водных растений.

По степени достигнутой натурализации большая часть чужеродных видов (64%) вошла в состав флоры региона и составляет группы эпекофитов и агриофитов. Среди них 6 видов входит в число самых опасных инвазионных видов России. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга чужеродных и особенно инвазионных видов в водоёмах и водотоках Среднего Урала.

Финансирование

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН № 123112700111-4.

Благодарности

Авторы выражают благодарность д.б.н. М. С. Князеву (БС УрО РАН) и к.б.н. Д. А. Филиппову (ИБВВ РАН) за консультации, помощь в проведении полевых исследований и проверку определения гербарного материала.

Литература

- 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.
- Говорухин В.С. Флора Урала. Определитель растений, обитающих в горах Урала и его предгорьях от берегов Карского моря до южных пределов лесной зоны. Свердловск: Областное книжное издательство, 1937. 536 с.
- Груданов Н.Ю., Белых Т.О., Третьякова А.С., Павлюк Т.Е. Инвазионные виды растений в водоёме-охладителе Верхнетагильской ГРЭС (Свердловская область) // В сб.: Экологический мониторинг и биоразнообразие. Материалы Всероссийской (с международным участием) научно-практической конференции. Ишим: Изд-во ИПИ им. П.П. Ершова (филиала) ТюмГУ, 2018. С. 59–61.
- Зарубина Е.Ю., Соколова М.И. Многолетние изменения популяции *Vallisneria spiralis* L. в водоёме-охладителе Беловской ГРЭС (Юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 10–18.
- Капитонова О.А. Флора макрофитов Вятско-Камского Предуралья. Ярославль: Филигрань, 2021. 568 с.
- Катанская В.М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 278 с.
- Кацман Е.А. Развитие высшей водной растительности в водоёмах-охладителях АЭС: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2004. 26 с.
- Князев М.С., Третьякова А.С., Подгаевская Е.Н., Золотарёва Н.В., Куликов П.В. Конспект флоры Свердловской области. Часть 2: Однодольные растения // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. Т. 11. № 3. С. 4–108.
- Куликов П.В., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. 612 с.
- Лисицина Л.И., Папченков В.Г. Флора водоёмов России. Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 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 научных изданий КМК, 2020. 576 с.

- Мулдашев А.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Конспект адвентивных видов растений Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
- Мухутдинов В.Ф., Фоминых А.С., Бутакова Е.А. Гидробиологическая оценка состояния Верхнетагильского водоёма-охладителя // В сб.: Экология водоёмов-охладителей энергетических станций. Сб. мат. Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Чита: ЗабГУ, 2017. С. 210–217.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–86.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Павлюк Т.Е., Третьякова А.С., Ковалёв С.Ю., Груданов Н.Ю. Первое обнаружение двух видов китайской беззубки (*Sinanodontia*) в Рефтинском водохранилище (Средний Урал) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 2. С. 124–134. [https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-2-124-134] (Accessed 30.04.2024).
- Папченков В.Г. Макрофиты-вселенцы в водоёмах и водотоках бассейна Волги // В сб.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, 2003. С. 98–104.
- Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // В сб.: Гидрботаника: методология и методы. Материалы школы по гидрботанике. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2003. С. 27–38.
- Ронжина Д.А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 68–79.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 5. С. 687–968.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Соловьева В.В. Адвентивная флора естественных и искусственных водоёмов Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1. С. 611–616.
- Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 459 с.
- Фоминых А.С., Мухутдинов В.Ф., Киприянова Л.М. Находки бразильской элодеи в водоёмах-охладителях Верхнетагильской ГРЭС (Средний Урал) // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 131–138.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Водные адвентивные растения Московского региона // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о земле. 2013. № 2. С. 57–61.
- Яныгина Л.В., Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю. Виды-вселенцы в биоценозе водоёма-охладителя Беловской ГРЭС (юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 60–68.
- Ehrenfeld J.G. Effect of Exotic Plant Invasion on Soil Nutrient Cycling Processes // Ecosystems. 2003. Vol. 6. № 6. P. 503–523. [https://doi.org/10.1007/s10021-002-0151-3] (Accessed 30.04.2024).
- Gallardo B., Aldridge D.C. The ‘dirty dozen’: socio-economic factors amplify the invasion potential of 12 high-risk aquatic invasive species in Great Britain and Ireland // Journal of Applied Ecology. 2013. № 50. P. 757–766. [https://doi.org/10.1111/1365-2664.12079] (Accessed 30.04.2024).
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H.C., Clout M.N., Bazzaz F.A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control // Ecological Applications. 2000. Vol. 10. № 3. P. 689–710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010] (Accessed 30.04.2024).
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // Ecological Economics. 2005. Vol. 52. Is. 3. P. 273–288. [https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002] (Accessed 30.04.2024).
- Plants of the World Online (Electronic resource) // (https://powo.science.kew.org. Accessed 30.04.2024).
- Ronzhina D.A., Ivanova L.A., Ivanov L.A., Khapugin A.A. *Bidens frondosa* (Asteraceae), a new alien invasive plant species in the Kurgan Region (Russia) // Contributii Botanice. 2021. T. 56. С. 53–58. [https://doi.org/10.24193/Contrib.Bot.56.5] (Accessed 30.04.2024).
- Sinclair J.S., Reisinger A.J., Bean E, Adams C.R., Reisinger L.S., Iannone III B.V. Stormwater ponds: An overlooked but plentiful urban designer ecosystem provides invasive plant habitat in a subtropical region (Florida, USA) // Science of The Total Environment. 2020. Vol. 711 (1):135133. P. 1–10. [https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135133] (Accessed 30.04.2024).
- Thiébaud G. Non-indigenous aquatic and semiaquatic plant species in France. In: Gherardi, F. (eds) Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Invading Nature - Springer Series In Invasion Ecology. Vol 2. Springer, Dordrecht, (2007). [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6029-8_11] (Accessed 30.04.2024).
- Zedler J.B., Kercher S. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes // Critical Reviews in Plant Sciences. 2004. Vol. 23. № 5. P. 431–452. [https://doi.org/10.1080/07352680490514673] (Accessed 30.04.2024).
- Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Glazunov V.A., Lapshina E.D., Tretyakova A.S., Grudanov N.Yu., Kondratkov P.V., Golovanov Ya.M., Naumenko N.I., Puzyrev A.N., Nikolaenko S.A., Filippov I.V., Melnikov D.G. New species and noteworthy findings for flora of the Urals and adjacent territories // Turczaninowia. 2021. T. 24. № 2. С. 193–209. [https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.2.18] (Accessed 30.04.2024).

ALIEN PLANT SPECIES IN RESERVOIRS AND WATERCOURSES OF THE CENTRAL URALS (WITHIN THE SVERDLOVSK REGION)

©2024 Grudanov N.Yu.*, Tretyakova A.S.**

Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden, Yekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: *nickolai.grudanoff@yandex.ru, **as.tretyakoval@yandex.ru

The article presents an overview of alien plant species found in reservoirs and watercourses of the Central Urals (Sverdlovsk region) for the first time. A total of 57 water bodies were examined: 42 reservoirs (21 lakes, 21 artificial reservoirs: ponds or reservoirs) and 15 watercourses (large, medium and small rivers). As a result of the research, 28 species of alien plants were discovered in the flora of higher aquatic and coastal aquatic plants. Among them, there are 8 aquatic species and 20 coastal aquatic ones. The main vector of introduction of alien aquatic and coastal aquatic plants is shown. It is noted that thermophilic species of aquatic plants grow in cooling ponds of state district power plants and nuclear power plants, under conditions of elevated water temperature. Information on the degree of naturalization of these species in the region is provided. The information can be used to monitor alien and especially invasive species in reservoirs and watercourses of the Central Urals.

Keywords: higher aquatic plants, coastal aquatic plants, introduction, naturalization, Sverdlovsk region, phytointvasions

РАСПРОСТРАНЁННОСТЬ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ В ЗАСТРОЙКЕ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ЗЕЛЁНУЮ ИНФРАСТРУКТУРУ НА ПРИМЕРЕ МОСКОВСКОЙ АГЛОМЕРАЦИИ

© 2024 Кадетов Н.Г.*, Чернышов М.П.**

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Россия

*e-mail: biogeonk@mail.ru

**e-mail: maxim.chernyshov.01@gmail.com

Поступила в редакцию 28.08.2023. После доработки 19.10.2024. Принята к публикации 22.10.2024

Проблема биологических инвазий является одной из наиболее значимых в свете их экологических и экономических последствий, особенно остро стоящей в урбанизированных ландшафтах. В работе рассматривается влияние ключевых видов инвазионных растений на зелёную инфраструктуру территорий с различными возрастами застройки в границах Московской агломерации. По результатам проведённых исследований обнаружена чёткая граница в качественном и количественном составе инвазионных растений в застройке до и после 1990-х годов. С обеих сторон от этой границы отмечена тенденция к увеличению случаев встреч инвазионных видов вместе с возрастом застройки, а также сила их воздействия на элементы зелёной инфраструктуры. Прослеживаются экстремумы суммарного числа регистраций ключевых видов – два максимума, приходящиеся на территории застройки 1990-х и 1960-х годов и два минимума – застройка 1980-х и 2010-х годов. Для каждого возраста застройки было рассчитано экологическое и экономическое воздействие каждого из ключевых видов. Было показано, что наиболее уязвимы к воздействию инвазионных видов районы застройки после 1990-х годов, а наименее – застройки 1980-х.

Ключевые слова: инвазионные виды, элементы зелёной инфраструктуры, восприимчивость к инвазиям, оценка влияния видов, Московская агломерация.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-37-48

Введение

Проблема биологических инвазий – одна из наиболее значимых в контексте устойчивого развития. Особенно остро она стоит в урбанизированных ландшафтах с присущей им динамичностью и известной нестабильностью [Рысин, Рысин, 2012; Климанова и др., 2020]. В Европейской России насчитывается более 1000 чужеродных видов высших растений, из которых более 200 – инвазионные [Виноградова и др., 2010; Сенатор, Виноградова, 2023]. За последние два десятилетия, благодаря активным исследованиям, вопросам, связанным с распространением и негативным влиянием инвазионных видов, стало уделяться большее, чем прежде, внимание [Виноградова и др., 2022 и др.]. Однако большинство выходящих работ затрагивают проблему инвазионных видов вне контекста урбанизированных ландшафтов.

В русскоязычной литературе работы, содержащие информацию об инвазионных ви-

дах в городах, преимущественно посвящены выявлению городской флоры в целом или изучению растительности урбанизированных территорий [Григорьевская, 2000; Панасенко, 2003; Мининзон, 2004; Шлотгауэр, 2010; Третьякова, 2011; Нотов, Нотов, 2012; Сенатор, Баранова, 2013; Ильминских, 2014; Складар, 2017; Третьякова и др., 2021, и др.]. Реже встречаются работы, посвящённые изучению влияния и/или распространения какого-либо вида в городских условиях [Виноградова, 2006; Голованов, Абрамова, 2013; Веселкин, Прокина, 2016; Арепьева, Куликова, 2017; Куклина и др., 2020, и др.]. Лишь немногие работы связаны с Московской агломерацией – крупнейшей в России и одной из крупнейших в Европе как по площади, так и по численности населения [Меланхолин и др., 2008; Швецов, 2008; Дейсфельдт и др., 2011; Майоров и др., 2012; Бочкин, Виноградова, 2016; Майоров и др., 2020, и др.].

В числе важных особенностей Московской агломерации – её расположение на стыке ше-

сти ландшафтов трёх физико-географических провинций – Московской, Москворецко-Окской и Мещёрской [Анненская и др., 1997]. Также специфика её определяется ходом развития, которое происходило почти строго от центра к периферии. Развитие города, его влияния и во многом застройки шло «волнами» по широко известным «кольцам» (частью изначально бывшим оборонительными укреплениям), в разное время определявшим границы собственно Москвы: Бульварное кольцо (бывший Белый город), Садовое кольцо (бывший Земляной город), Камер-Коллежский вал, Московская кольцевая автодорога (МКАД) и др. В начале 1960-х годов Москва значительно расширила свои границы: в неё было включено множество прилегающих подмосковных городов и посёлков (в том числе г. Тушино, г. Бабушкин, с. Алтуфьево, с. Бибирево и др.), с последующим замещением сельской застройки городской и значительным увеличением плотности населения. Вся эта территория в границах МКАД была практически застроена с нуля в 60–80-е гг. XX в. Также в сферу Московской агломерации попало множество пригородных посёлков, в которых частная застройка постепенно начала сменяться многоэтажными домами. На эти же годы пришёлся заметный рост как числа биологических инвазий в регионе, так и численности популяций соответствующих видов [Майоров и др., 2012; Майоров и др., 2020]; увеличился их вклад в формирование зелёных насаждений в границах агломерации.

Учитывая особенности развития Москвы и продолжающееся расширение городской застройки в рамках агломерации, актуальным представляется рассмотрение вопросов влияния инвазионных видов растений на городские экосистемы и подходов к борьбе с ними с учётом возраста и типа застройки. Особое значение эта тема приобретает с учётом начавшейся реализации планов по «реновации» жилой застройки в Москве.

Целью работы стала оценка распространённости инвазионных видов растений в застройке различных возрастов. Для её достижения были поставлены следующие задачи: определение ключевых видов; выбор и обследование модельных участков с различны-

ми возрастными застройками; анализ характера распространения ключевых видов; балльная оценка последствий внедрения инвазионных видов и на её основе – оценка восприимчивости элементов зелёной инфраструктуры территорий различного возраста застройки к инвазиям ключевых видов; выработка базовых рекомендаций по борьбе с инвазионными видами.

Материалы и методы

В качестве ключевых были выбраны одни из наиболее характерных и широко распространённых в Московской агломерации инвазионных видов, относящихся преимущественно к различным экобиоморфам: клён ясенелистный (*Acer negundo* L.), борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), золотарники канадский (*Solidago canadensis* L.) и гигантский (*S. gigantea* Ait.), недотроги мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC.) и железистая (*I. glandulifera* Royle), мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis* L.), а также виды рода рейнутрия (*Reynoutria* spp.). Встреченные золотарники преимущественно принадлежали к *Solidago canadensis*. Однако оба вида рассматривались вместе, учитывая их схожие экологические и биологические особенности, а также трудности при определении растений в молодом и/или угнетённом состоянии в значительно трансформированных местообитаниях. Близкая ситуация с видами рода рейнутрия. В Москве и Подмоскowie широко распространена имеющая гибридное происхождение рейнутрия богемская (*Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtkova), встречающаяся значительно чаще, чем родительские рейнутрия японская (*R. japonica* Houtt.) и представленная в основном в культуре рейнутрия сахалинская (*R. sachalinensis* (Fr. Schmidt ex Maxim.) Nakai) [Майоров и др., 2012; Майоров и др., 2020]. В связи со сложностью определения и близостью биологии и экологии [Панасенко, 2021] в настоящей работе виды рода рассматриваются вместе. Отметим, однако, что в абсолютном большинстве изученных популяций согласно приводимым диагностическим признакам [Маевский, 2014] растения принадлежали к *Reynoutria* × *bohemica*.

Для оценки распространения ключевых видов в разных типах и возрастах городской застройки были выбраны модельные участки, расположенные в пределах общей Московской физико-географической провинции [Анненская и др., 1997]: окрестности ул. Мясницкая в историческом центре Москвы; северо-восток Москвы – районы Ростокино, Свиблово, Северное и Южное Медведково, Бибирево, Отрадное, Алтуфьево; микрорайон Павшинская Пойма; посёлок Тарасовка и его окрестности. Основываясь на открытых данных о времени сооружения тех или иных зданий – moscowmap.ru; kontikimaps.ru; retromap.ru и др., были составлены градации возраста застройки: от 0 до 5 лет; 5–15; 15–30; 30–40; 40–50; 50–65 лет; 65 лет и старше.

Выбранные участки представляют собой довольно характерные по типу и возрасту застройки территории. Окрестности ул. Мясницкая (участок вошёл в черту города в XIV в.) имеют устоявшуюся застройку рубежа XIX–XX вв. – средний возраст застройки составляет около 110 лет. Группа районов на северо-востоке Москвы представляет собой характерное сочетание различных по возрасту застройки фрагментов, свойственное окраинным частям Москвы: ближе к центру преобладает застройка конца 50-х – начала 60-х, на периферии – 70–80-х годов XX в. Район Ростокино представляет собой типичную застройку поздних 50-х – начала 60-х годов XX в. (средний возраст застройки 60–65 лет) с характерным вкраплением промзон. В Сви-

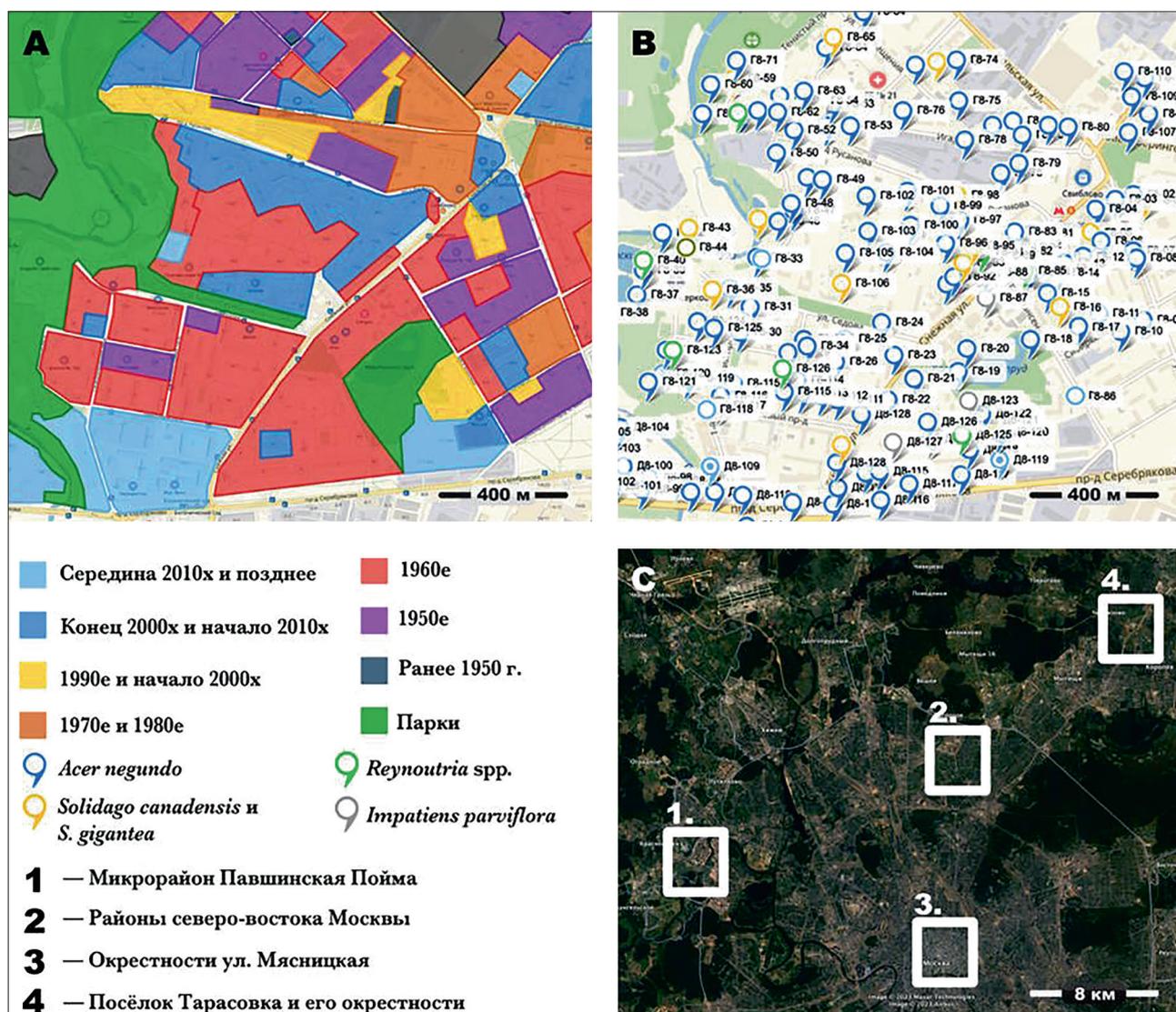


Рис. 1. Карта застройки различного возраста (А), встреч ключевых видов (В) в районе Свиблово и расположения модельных участков (С). Цвета соответствуют периодам застройки территории (А) и обнаруженному в данной точке виду (В).

блово (рис. 1) застройка сменяется на более позднюю – конца 1960-х годов, однако средний возраст застройки по району намного меньше (около 35 лет) за счёт большого числа зданий, построенных в 2000-е годы. Библирево, Отрадное и Алтуфьево представлены исключительно застройкой середины 70-х годов XX в., частью заместившей собой сельскую застройку бывшего посёлка Лианозово, частью – построенной на месте сельскохозяйственных угодий, что представляет интерес для сравнения с территориями, застроенными с нуля уже в XXI в. Северное и Южное Медведково застроены преимущественно многоэтажными домами середины 70-х годов XX в., также построенными на месте посёлков. Однако здесь присутствуют вкрапления застройки начала 2010-х годов, заместившей собой часть многоэтажных домов второй половины прошлого века. Последний участок городской застройки представлен микрорайоном Павшинская Пойма – современные здания возрастом до 15 лет – и расположен вне МКАД. Посёлок Тарасовка является примером населённого пункта с преимущественно сельской застройкой середины – второй по-

ловины XX в., вошедшего в сферу влияния агломерации.

Полевые обследования проводились в 2017–2018 гг. Пройдено более 150 км маршрутов. На исследуемых территориях детально обследованы озеленённые участки – элементы зелёной инфраструктуры (табл. 1), для полученных долей было вычислено среднее значение и стандартное отклонение (табл. 2). Значения, не отклоняющиеся от среднего более чем на 2, принимались нами как сравнимые. В ходе маршрутов регистрировались все встречи ключевых видов с указанием численности и/или плотности популяций и занимаемой ими площади. Учитывались жизненные состояния и фенофазы растений.

Для каждого вида были составлены индивидуальные градации численности, границы которых проводились при обработке полевых материалов на основе наиболее часто встречающихся значений (количества особей или занимаемой ими площади) (табл. 3). Группы особей одного вида, произрастающих в непосредственной близости друг от друга, считались одной «точкой». Отделение одной точки от другой происходило по нали-

Таблица 1. Элементы зелёной инфраструктуры (по Климанова и др., 2020; Кадетов, Чернышов, 2021)

Газоны		
Палисадники	Цветочные клумбы	Маловозрастные
		Средневозрастные
		Старовозрастные
	Огороды	Однолетние
		Многолетние / Двулетние
	Сады	Маловозрастные
Средневозрастные		
Старовозрастные		
Скверы и аллеи	Хвойные насаждения	
	Смешанные насаждения	
	Широколиственные насаждения	
	Мелколиственные насаждения	
Речные и приречные территории	Заросли гидрофитов	
	Околоводные и водные заросли (преобладают гидрофиты)	
	Ивовые и ольховые сообщества	
Луга	Пойменные луга	
	Суходольные луга на склонах	
	Мезофитные луга (в том числе сеянные и луговины)	
	Залежи	

Таблица 2. Доля элементов зелёной инфраструктуры на территориях с различными возрастами застройки, %

Возраст застройки, лет Элемент зелёной инфраструктуры	0–5	5–15	15–30	30–40	40–50	50–65	65+	Ср. знач.	
Газоны	38	30	27	13	9	7	23	21	11
Палисадники	16	32	21	24	22	33	18	24	6
Скверы и аллеи	21	25	33	53	55	57	59	43	15
Речные и приречные территории	12	6	1	3	3	1	0	4	4
Луга и схожие сообщества	13	7	18	7	11	2	0	8	6

Таблица 3. Градации числа растений в одной точке для ключевых видов (приводится число особей / побегов в точке, если не указано иное)

Численные градации Виды	a	b	c	d	e	f
<i>Acer negundo</i>	1–3	4–8	9–20	21–50	51–250	250+
<i>Solidago canadensis</i> и <i>S. gigantea</i>	1–3	4–20	20–100	101–500	501–1500	1500+
<i>Reynoutria</i> spp.	0–1 м ²	1–3 м ²	4–10 м ²	11–30 м ²	31–100 м ²	100+м ²
<i>Impatiens parviflora</i>	1–7	8–30	31–100	101–700	700–2000	2000+
<i>Impatiens glandulifera</i>	1–7	8–20	21–70	71–350	351–1500	1500+
<i>Erigeron canadensis</i>	1–4	5–20	21–70	71–350	351–1500	1500+
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	1–3	4–8	9–20	21–50	51–250	250+

чию между краями точек участка не менее 1,5–2,0 м.

Для оценки восприимчивости к инвазиям территорий с различными возрастами застройки использована оценка влияния ключевых видов на элементы зелёной инфраструктуры [Кадетов, Чернышов, 2021, 2022] по экологическим и экономическим параметрам (табл. 4). Проведённые ранее работы показали высокий уровень корреляции между экологическим и экономическим влиянием ключевых видов, что позволяет рассматривать эти параметры совместно. Для более детальной оценки экономического влияния внедрения инвазионных

видов можно использовать компенсационную стоимость восстановления исходных зелёных насаждений [Селиховкин и др., 2023].

Для каждого элемента зелёной инфраструктуры оценивали восприимчивость к инвазиям по отношению к ключевым видам по экологическим и экономическим параметрам, отражающим потенциальную вероятность трансформации в результате инвазии и возможные негативные экономические последствия внедрения вида соответственно. При разработке критериев оценки ориентиром служили критерии, данные в протоколе GISS (Generic impact scoring system). Прото-

Таблица 4. Балльные оценки влияния ключевых видов на зелёную инфраструктуру (большее значение соответствует большему влиянию)

Вид	Влияние на зелёную инфраструктуру	Экологическое	Экономическое
<i>Acer negundo</i>		1,381	1,095
<i>Solidago canadensis</i> и <i>S. gigantea</i>		1,190	0,810
<i>Reynoutria</i> spp.		1,714	1,810
<i>Impatiens parviflora</i>		0,820	0,429
<i>Impatiens glandulifera</i>		1,000	0,667
<i>Erigeron canadensis</i>		0,905	1,095
<i>Heracleum sosnowskyi</i>		1,857	1,571

кол GISS основан на оценке влияния инвазионных видов по экологическим и социально-экономическим параметрам. Для каждого параметра выделено несколько категорий (например, влияние на экосистемы вследствие конкуренции с аборигенными видами или влияние на инфраструктуру). Влияние рассчитывается по каждой категории. Всего выделено 6 уровней влияния (от 0 до 5): нулевой уровень соответствует отсутствующему воздействию или отсутствию данных в нём, пятый уровень – это крупномасштабное воздействие с большим ущербом и/или полным уничтожением, угрозами для видов (включая локальное исчезновение), высокими экономическими издержками [Nentwig et al., 2016].

По экологическому и экономическому параметрам была проведена балльная оценка – присваивались значения от 0 до 2 (чем больше значение, тем больше восприимчивость элемента к инвазиям / тем выше инвазионная активность вида).

Например, значение «1» по экологическому параметру соответствовало риску частичного и точечного угнетения и замещения видов исходного сообщества инвазионным, по экономическому – нанесению видом экономического ущерба с необходимостью небольших затрат для преодоления последствий. Значение «2» по экологическому параметру соответствовало доминированию инвазионного вида в рамках элемента зелёной инфраструктуры или полному вытеснению им аборигенных видов, по экономическому – значительному экономическому ущербу, наносимому внедрившимся видом элементу зелёной инфраструктуры, с необходимостью существенных затрат. Баллы присваивались на основе степени трансформированности подвергшихся инвазиям элементов зелёной инфраструктуры на территориях с различным возрастом застройки.

Интегральное значение влияния для каждого вида (т.е. его влияние на зелёную инфраструктуру в целом) рассчитывалось исходя из присвоенных виду баллов в каждом элементе зелёной инфраструктуры. Это значение рассчитывалось по формуле

$$j = \frac{\sum_{n=1}^u (a_n)}{u},$$

где a_n – экологическое / экономическое воздействие на элемент зелёной инфраструктуры со стороны каждого вида; u – количество элементов зелёной инфраструктуры.

Статистическая обработка результатов проводилась путём определения корреляции. Для оценки применимости типа корреляционного анализа был проведён предварительный тест на нормальность распределения числовых рядов с помощью подсчёта асимметрии и эксцесса рядов данных. В случае существенного отличия распределения от нормального применялось вычисление ранговой корреляции Спирмена. Достоверность полученного коэффициента корреляции была проверена с помощью t-критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Для сравнения воздействия разных видов на зелёную инфраструктуру различных возрастов застройки была вычислена суммарная численность и число встреч на 1 км² (рис. 2). Посчитаны коэффициенты корреляции Спирмена между количеством встреч и возрастом застройки. Сильная отрицательная корреляция между возрастом застройки и числом встреч на 1 км² наблюдается для *Solidago* spp., *Reynoutria* spp., и *Erigeron canadensis* (с уровнем значимости 0,10). Для остальных инвазионных видов статистически значимая корреляция между числом встреч и возрастом застройки не прослеживается.

Для каждого возраста застройки сделана попытка оценить влияние ключевых видов, умножив присвоенные каждому виду баллы (см. табл. 4) на количество встреч этих видов на 1 км². С учётом особенностей произрастания *Reynoutria* spp. вместо числа встреч учитывалась занимаемая площадь. Таким образом, можно оценить воздействие каждого вида на территориях с различным возрастом застройки, а также общую восприимчивость территории к инвазиям (табл. 5).

Наиболее восприимчивыми к инвазиям ключевых видов типами застройки являются районы новостроек (0–5 и 5–15 лет), исследованные на примере микрорайона Павшинская Пойма, и недавней застройки в районе Южное Медведково, а также районы застройки 1990–2005 гг. Здесь отмечено наибольшее

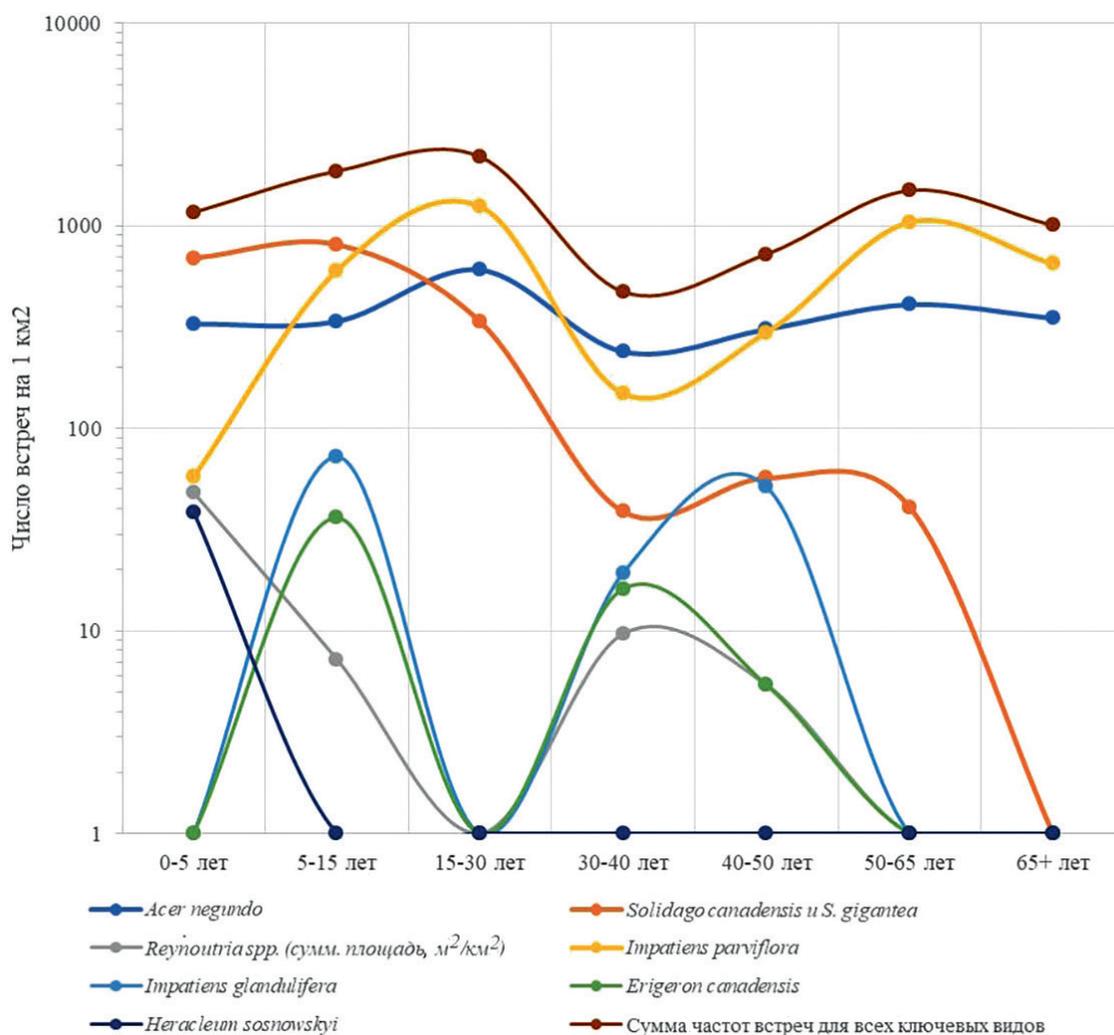


Рис. 2. Число встреч ключевых видов на 1 км² в различных возрастах застройки, логарифмическая шкала.

число встреч ключевых видов (см. рис. 2). Это, вероятно, связано с особенностями зелёной инфраструктуры – абсолютным преобладанием (более 3/4) молодых искусственных насаждений в сочетании с сохранившимися по долинам рек и оврагам относительно «природными» сообществами. Немаловажную роль сыграло наличие значительного числа фрагментов территории с нарушенным грунтом, являющимся благоприятной средой для расселения многих инвазионных видов, в частности *Solidago canadensis*, *S. gigantea* и *Impatiens parviflora*.

При увеличении возраста застройки до 15–30 лет вместе с увеличением участия деревьев, в том числе *Acer negundo*, в сложении элементов зелёной инфраструктуры возрастает число встреч *Impatiens parviflora*, что, вероятно, связано с особенностями её экологии [Виноградова и др., 2010; Прохоров, 2020].

Она предпочитает сравнительно нарушенные затенённые и равномерно увлажнённые местообитания, которые формируются вместе с древесным пологом. *Impatiens glandulifera* встречается заметно реже в новой застройке, чему способствуют зачастую отмечающийся недостаток затенения и неравномерная увлажнённость почв. Также на подобных территориях отмечаются значительно более крупные, чем на участках с другими возрастными застройки, популяции *Solidago spp.* и *Reynoutria spp.* В числе возможных причин подобного – особенности расселения этих видов. *Reynoutria spp.* способна произрастать в относительно сухих условиях на различных типах почв [Walls, 2010]. *Solidago canadensis* также способен к росту в сухих условиях и местах со слабым затенением. Его семена и корневища, так же как корневища *Reynoutria japonica*, выдерживают промораживание по-

Таблица 5. Экологическое (верхние ячейки) и экономическое (нижние ячейки) влияние ключевых видов на зелёную инфраструктуру территорий с различным возрастом застройки, в баллах (градиент цвета от зелёного к красному (и от белого к серому) показывает увеличение влияния вида)

Возраст застройки, лет Вид	0–5	5–15	15–30	30–40	40–50	50–65	65+
<i>Acer negundo</i>	451,59	465,91	836,94	329,66	425,56	563,65	483,36
	358,16	369,51	663,78	261,46	337,52	447,04	383,35
<i>Solidago canadensis</i> и <i>S. gigantea</i>	824,43	961,61	400,83	46,08	67,57	48,59	-
	560,61	653,9	272,57	31,34	45,95	33,04	-
<i>Reynoutria</i> spp.	82,42	12,39	-	16,59	9,27	-	-
	87	13,08	-	17,51	9,78	-	-
<i>Impatiens parviflora</i>	47,28	493,69	1021,85	121,61	243,69	853,67	532,85
	24,73	258,18	534,38	63,6	127,44	446,43	278,66
<i>Impatiens glandulifera</i>	-	72,29	-	19,36	51,35	-	-
	-	48,19	-	12,9	34,24	-	-
<i>Erigeron canadensis</i>	-	32,70	-	14,59	4,89	-	-
	-	39,59	-	17,67	5,92	-	-
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	71,43	-	-	-	-	-	-
	60,44	-	-	-	-	-	-
Общее влияние	1477,14	2038,60	2259,62	547,89	802,33	1465,92	1016,21
	1 090,93	1 382,45	1 470,73	404,47	560,84	926,51	662,01

чвы [Werner et al., 1980; Beerling, 1993], что может повысить их конкурентоспособность в районах новой застройки, для почв которых характерно отсутствие опада и соответственно более сильное промерзание. Полиплоидные формы *Solidago* в вегетативном состоянии выдерживают резкие колебания температуры [Lu et al., 2020]. Также на расселение этих видов на участках новой застройки может влиять низкий уровень знаний населения об опасности инвазионных видов и шире – низкий уровень экологической культуры. *Solidago* spp. и *Reynoutria* spp., а также *Acer negundo* до сих пор нередко используются населением в озеленении (придомовые палисадники и т.п.) из-за их быстрого роста и определённых эстетических свойств. В местах, где отсутствует контроль за популяциями подобных видов, можно наблюдать огромные их заросли. Остальные виды зачастую внедряются не прямым участием человека, а посредством встраивания в сообщества, уже нарушенные более ранним воздействием. Наименее устойчивыми на территории микрорайона Павшинская Пойма являются мезофитные луга, залежи и ивово-ольховые сообщества близ берегов Москвы-реки и её

притоков (ныне частью утрачены в результате обустройства набережной), что отчасти связано с высокой динамичностью пойменных сообществ и их восприимчивостью к фитоинвазиям [Илларионова, 2023, и др.].

На территориях с застройкой 1980-х годов и старше наблюдается значительно меньшее число встреч ключевых видов относительно застройки 1990-х годов и младше – как общее, так и отдельно для каждого вида. Во многом это связано не только со сравнительно сформировавшимся и стабильным видовым составом сообществ, но и с незначительной долей (менее 15%) сравнительно молодых сообществ, в которых отсутствует (или слабо развит) древесный ярус и сомкнутый травяной покров.

В целом можно сказать, что с увеличением возраста застройки увеличивается число встреч ключевых видов, а также их воздействие на элементы зелёной инфраструктуры. Вероятно, подобное распределение связано с постепенной заменой более молодыми сообществами исходных – вследствие отмирания элементов древостоя. Также наблюдается одновременный рост числа встреч *Impatiens parviflora* и *Acer negundo*. Тем не менее срав-

нительно небольшим остаётся число встреч (а также численность) используемых в декоративных целях инвазионных видов – *Solidago* spp. и *Reynoutria* spp. Вероятнее всего, за счёт сложившегося видового состава палисадников внедрение «декоративных» инвазионных видов маловероятно благодаря контролю со стороны человека и перечисленным выше экологическим особенностям этих видов (в частности, *Solidago canadensis*).

По результатам проведённых исследований чётко прослеживаются экстремумы числа регистраций ключевых инвазионных видов по возрастам застройки – два максимума и два минимума (см. рис. 2).

Первый из максимумов – более выраженный – связан с периодом 1990-х годов, второй – менее яркий – с застройкой 1950–1960-х годов (застройка возрастом 50–65 и более лет). Отметим, что число регистраций травянистых растений (например, *Solidago* spp., *Impatiens parviflora*) увеличивается более существенно. Главный максимум можно связать с тем, что более молодые сообщества обладают меньшей устойчивостью к инвазиям (см. табл. 5). Максимум в застройке 1950–60-х годов отчасти объясняется изменениями в составе и главным образом в структуре элементов зелёной инфраструктуры в соответствующей застройке с увеличением её возраста. Так, постепенно распадаются созданные сразу после застройки посадки (в том числе погибают деревья).

Наиболее выраженный минимум приурочен к застройке возрастом 30–40 лет. Это можно объяснить устойчивостью сообществ-ровесников застройки вследствие их сбалансированности, а также отсутствия выпадения элементов структуры сообщества (древостоя и т.д.), связанного с их возрастом. Менее выраженный минимум наблюдается в современной застройке. Отчасти он может быть связан с активным созданием и поддержанием искусственно созданных сообществ палисадников и газонов, отчасти – с недостаточным для формирования полноценного древесного яруса возрастом сообществ.

Приведённые данные говорят о том, что разработка экологически обоснованной современной схемы озеленения как при прове-

дении подобных работ «с нуля», так и при обновлении озеленения в районах более старой застройки играет важную роль в предотвращении инвазий. Застройка 1970–80-х годов (возрастом около 30–40 лет) характеризуется наименьшей восприимчивостью к инвазиям (см. табл. 5) за счёт того, что озеленение изначально осуществлялось преимущественно без использования соответствующих видов и в основном ещё не начало сменяться. Предельный возраст лиственных деревьев в городской застройке составляет 40–50 лет [Разинкова, 2014]. При отмирании деревьев – как естественном, так и при участии человека – происходит изменение состава сообществ, и в такие нарушенные сообщества легче могут внедряться инвазионные виды. Подобные изменения элементов зелёной инфраструктуры, происходящие с увеличением возраста застройки, отчасти обуславливают увеличение числа инвазий в застройке 1950–1970-х годов. Запрет использования *Acer negundo* в посадках и постепенное удаление его из состава насаждений *может*, по авторским оценкам, уменьшить совокупный экологический ущерб от инвазий на 30% и более (см. табл. 5).

Следует проработать возможность регламентирования или пропаганды отказа от использования исследованных ключевых видов в палисадниках ввиду их негативных воздействий. Так, виды *Reynoutria* spp. могут причинить серьёзный вред зелёной инфраструктуре и городскому хозяйству в целом. *Reynoutria* spp. затеняет местные растения, что приводит к сокращению биоразнообразия, а также способна повреждать фундаменты и лёгкие постройки. Заросли *R. japonica* увеличивают эрозию почв при весеннем половодье, так как местные дерновинные виды вытесняются, а почва оказывается не защищённой от смыва. Корневища могут повреждать гидротехнические сооружения [Виноградова и др., 2010]. Виды *Solidago* не следует сажать в людных местах из-за присущего им аллергенного действия [Виноградова и др., 2010].

Застройка пригородной части агломерации, изученная на примере посёлка Тарасовка и его окрестностей, сравнительно маловосприимчива к инвазиям. Здесь играет

большую роль вовлечённость существенной части населения в садоводство и огородничество. В настоящее время здесь производится обновление озеленения – вырубка старых деревьев и посадка новых, среди которых большая часть – это аборигенные виды (*Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*). Однако за границами поселения, на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, присутствуют значительные по площади заросли *Heracleum sosnowskyi*, который активно расселяется. Меры борьбы здесь должны быть направлены в основном на искоренение имеющихся популяций инвазионных травянистых многолетников – в основном на бывших сельскохозяйственных угодьях. Однако говорить об эффективном решении данной проблемы можно только при наличии соответствующей программы в рамках всего региона. Наиболее проработаны методы мониторинга и борьбы с *Heracleum sosnowskyi* [Методология..., 2020; Каплин, 2023, и др.], который вместе с тем в собственно урбанизированных территориях Московской агломерации встречается реже остальных видов, хотя, несомненно, требует особых мер борьбы [Далькэ и др., 2019].

Районы с исторической застройкой, например окрестности ул. Мясницкая, расположенные в центре Москвы, практически не подвержены воздействию инвазионных видов в первую очередь в силу небольших площадей, занятых элементами зелёной инфраструктуры. Зелёные насаждения здесь представлены преимущественно скверами и аллеями с возрастом посадок около 50–60 лет. При создании новых элементов озеленения (клумбы, газоны) и уходе за ними в какой-то мере вероятно учитывается оценка влияния инвазионных видов: ни один из ключевых видов, а также из видов, включённых в «Чёрную книгу флоры Средней России» [Виноградова и др., 2010], не был отмечен при их обследовании.

Заключение

В урбанизированных ландшафтах инвазионные виды являются чрезвычайно значимой проблемой, в особенности в таких густозаселённых регионах, как Московская агломерация.

В результате сопряжённого анализа устойчивости элементов зелёной инфраструктуры модельных участков с разными типами застройки вместе с уровнем воздействия ключевых видов установлено, что наибольшей устойчивостью к инвазиям обладает зелёная инфраструктура территорий застройки 1970–1980-х годов, а наименьшей – застройка 1990-х годов.

Прослеживается чёткая граница в качественном и количественном составе инвазий в застройке возраста до и после 1990-х годов. В более новой застройке наблюдается в целом значительно большее число встреч *Acer negundo*, *Impatiens parviflora*, а также *Solidago canadensis* и *S. gigantea*, чем в застройке более старой. Прослеживается тенденция увеличения числа инвазий в застройке как более старой (до 1990-х годов), так и более молодой (начало 2000-х годов и моложе). Однако этот рост числа инвазий, вероятно, является следствием различных факторов. Для новой застройки подобное увеличение количества инвазий может служить следствием изменения в стратегиях озеленения придомовых территорий «с нуля», а для более старой – постепенным распадом созданных сразу после застройки посадок (в частности, гибелью деревьев).

В числе основных мер по борьбе с инвазионными видами первоочередное значение имеют экологическое просвещение населения (в первую очередь в районах новостроек и «реновации»), создание экологически обоснованных планов озеленения и мониторинг состояния элементов зелёной инфраструктуры. Также важно дальнейшее изучение экологических и физиологических особенностей ключевых видов в целях разработки новых методов борьбы с их распространением.

Литература

- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р., Мамай И.И., Низовцев В.А., Хрусталёва М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: Изд-во Смол. гуманит. ун-та, 1997. 296 с.
- Арепьева Л.А., Куликова Е.Я. Сообщества с участием *Solidago canadensis* и *S. gigantea* в городах Курск, Брянск и Минск // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2017. № 3 (11). С. 38–43.

- Бочкин В.Д., Виноградова Ю.К. Характеристика флоры железных дорог г. Москвы // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2016. № 2. С. 89–95.
- Веселкин Д.В., Прокина Н.Э. Микоризообразование у клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в градиенте урбанизации // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9, №1. С. 31–40.
- Виноградова Ю.К. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2006. Вып. 190. С. 25–48.
- Виноградова Ю.К. Ключевые направления изучения фитоинвазий в России // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: мат. Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. уч. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2022. С. 29–39.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: Геос, 2010. 494 с.
- Григорьевская А.Я. Флора города Воронежа. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2000. 200 с.
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Инвазивные виды растений в городах южной промышленной зоны Республики Башкортостан // Известия АлтГУ, 2013. Т. 1, № 3. С. 27–30.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Солод Е.Г., Шайкина М.Н., Попова М.Ю., Полюдченков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В. Морозоустойчивость борщевика Сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 4. С. 12–26.
- Дейсфельдт Н.А., Насимович Ю.А., Теплов К.Ю. Аннотированный список видов сосудистых растений московской части Лосиног острова // Предварительные итоги изучения флоры «Лосиног острова». М., 2011. С. 7–70.
- Илларионова О.А. Зелёная инфраструктура приречных территорий в крупных городах России: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 2023. 24 с.
- Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2014. 470 с.
- Кадетов Н.Г., Чернышов М.П. Влияние инвазионных видов растений на элементы зелёной инфраструктуры городов на примере Московской агломерации // Социально-экологические технологии. 2021. Т. 11, № 3. С. 305–321.
- Кадетов Н.Г., Чернышов М.П. Оценка экономического и эстетического влияния инвазионных видов растений на элементы зелёной инфраструктуры городов на примере Московской агломерации // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: мат. Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. уч. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2022. С. 298–305.
- Каплин В.Г. Распространение инвазивного вида борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) (Ariaceae) в Ленинградской области // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 2. С. 87–106. DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-87-106
- Климанова О.А., Колбовский Е.Ю., Илларионова О.А. Зелёная инфраструктура города: оценка состояния и проектирование развития. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2020. 324 с.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Ткаченко О.Б., Келдыш М.А., Червякова О.Н. Фитосанитарный мониторинг инвазионных видов гибридогенного комплекса *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2020. № 2. С. 63–68. DOI: 10.25791/BVGRAN.02.2020.1054
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 538 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.: Тов-во науч. изд. КМК, 2020. 576 с.
- Меланхолин П.Н., Быков А.В., Бочкин В.Д., Шашкова Г.В. Флора природного заказника «Долина реки Сетунь» (г. Москва). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 107 с.
- Методология и способы ограничения распространения и искоренения гигантских борщевиков. Минск: БелНИИТ «Транстехника», 2020. 52 с.
- Мининзон И.Л. Флора Нижнего Новгорода. Нижний Новгород: НОНО, 2004. 104 с.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Флора города Твери: динамика состава и структуры за 200 лет. Тверь: ТвГУ, 2012. 256 с.
- Панасенко Н.Н. Флора сосудистых растений города Брянска // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 7. С. 45–52.
- Панасенко Н.А. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: дис. ... докт. биол. наук. Брянск, 2021. 326 с.
- Проخورов В.Н. Инвазионный потенциал недотроги мелкоцветковой (*Impatiens parviflora* DC.) // Ботаника. Исследования. 2020. № 49. С. 323–333.
- Разинкова А. К. Долголетие и жизнеспособность деревьев в городских посадках (на примере г. Воронежа) // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 2. С. 604.
- Рысин Л.П., Рысин С.Л. Урболесоведение. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 240 с.
- 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. Т. 16, № 2. С. 163–171. DOI 10.35885/1996-1499-16-2-163-171
- Сенатор С.А., Баранова О.Г. Сравнительный анализ флор городов Среднего Поволжья // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 4. С. 37–46.

- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 4. С. 393–402. DOI: 10.31857/S0042132423040099
- Скляр Е.А. Особенности распространения адвентивных видов растений на территории города Курска на основе данных сеточного картирования // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2017. № 3 (11). С. 15–18.
- Третьякова А.С. Флора Екатеринбурга. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. 192 с.
- Третьякова А.С., Баранова О.Г., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Суткин А.В., Алихаджиев М.Х. Урбанофлористика в России: современное состояние и перспективы // Turczaninowia. 2021. 24. 1. С. 125–144. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.1.15
- Швецов А.Н. Дикорастущая флора города Москвы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.
- Шлотгауэр С.Д. Основные закономерности формирования урбанофлоры Дальнего Востока России // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. Вып. 196. С. 102–107.
- Beerling D.J. The Impact of Temperature on the Northern Distribution Limits of the Introduced Species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera* in North-West Europe // Journal of Biogeography. 1993. No 20 (1). P. 45–53. <https://doi.org/10.2307/2845738>
- Lu H., Xue L., Cheng J., Yang X., Xie H., Song X., Qiang S. Polyploidization-driven differentiation of freezing tolerance in *Solidago canadensis* // Plant Cell Environ. 2020. No 43 (6) P. 1394–1403. <https://doi.org/10.1111/pce.13745>
- Nentwig W., Bacher S., Pyšek P., Vilà M., Kumschick S. The generic impact scoring system (GISS): a standardized tool to quantify the impacts of alien species // Environmental Monitoring and Assessment. 2016. Vol. 188 (5). P. 315. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5321-4>
- Walls R. Hybridization and Plasticity Contribute to Divergence Among Coastal and Wetland Populations of Invasive Hybrid Japanese Knotweed s.l. (*Fallopia* spp.) // Estuaries and Coasts. 2010. No 33 (4). P. 902–918. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9190-8>
- Werner P.A., Bradbury I.K., Gross R.S. The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago canadensis* L. // Canadian Journal of Plant Science. 1980. No 60. P. 1393–1409.
- Справочно-информационный портал о Москве: <https://www.moscowmap.ru>
- Интерактивная карта возраста домов Москвы: <https://kontikimaps.ru/how-old/>
- Галерея исторических карт: <http://retromap.ru>

THE PREVALENCE OF INVASIVE SPECIES IN TERRITORIES WITH BUILDINGS OF VARIOUS AGES AND THEIR IMPACT ON GREEN INFRASTRUCTURE ON THE EXAMPLE OF THE MOSCOW AGGLOMERATION

© 2023 Kadetov N.G.*, Chernyshov M.P.**

Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991, Russian Federation

*e-mail: biogeonk@mail.ru

**e-mail: maxim.chernyshov.01@gmail.com

The problem of biological invasions is one of the most significant, in view of environmental and economic consequences, especially acute in an urbanized landscape. The paper examines the influence of model species of invasive plants on the green infrastructure of territories with different ages of urban development within the boundaries of the Moscow agglomeration. The analysis of the distribution of model species in key territories was carried out. According to the results of the conducted studies, a clear boundary was found in the qualitative and quantitative composition of invasions on areas of pre- and post- 1990s construction. On both sides of this border, there is a tendency towards increasing the number of invasions along with the age of development, as well as the strength of their impact on the elements of green infrastructure. The extremes of the total number of registrations of model species are clearly traced – two maxima occurring on territories of the development of the 1990s and 1960s and two minima – the development of the 1980s and 2010s. The ecological and economic impact of each of the model species was calculated for each age of development. It has been shown that the areas of development after the 1990s are the most vulnerable to the effects of invasive species, and the areas of the 1980s construction are the least vulnerable. The main measures to combat the spread of invasive species in an urbanized landscape are proposed.

Keywords: invasive species, elements of the city's green infrastructure, susceptibility of urban development to invasions, species hazard, Moscow agglomeration.

ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТРЕСС И ОТВЕТ АНТИОКСИДАНТНОГО КОМПЛЕКСА ТКАНЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ УСТРИЦ *MAGALLANA GIGAS* THUNBERG, 1793 ПРИ ПОРАЖЕНИИ РАКОВИН СВЕРЛЯЩЕЙ ГУБКОЙ *PIONE VASTIFICA* HANCOCK, 1849

Кладченко Е.С.*, Челебиева Э.С., Гостюхина О.Л., Подольская М.С.,
Лавриченко Д.С.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь, 299011, Россия
e-mail: *kladchenko_ekaterina@bk.ru

Поступила в редакцию 22.05.2024. После доработки 20.09.2024. Принята к публикации 20.10.2024.

В работе было изучено влияние заражения сверлящей губкой *Pione vastifica* Hancock, 1849 на активность ферментов антиоксидантной системы и параметров окислительного стресса у коммерчески важного двустворчатого моллюска – тихоокеанской устрицы *Magallana gigas* Thunberg, 1793. В гепатопанкреасе и в мантии устриц определяли активность глутатионпероксидазы, глутатионредуктазы, супероксиддисмутазы, каталазы и уровень окислено-модифицированных белков – продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой. Показано, что у пораженных устриц интенсивность перекисного окисления липидов существенно выше, чем у здоровых устриц. В мантии пораженных устриц возрастает активность каталазы и снижается активность глутатионпероксидазы, в гепатопанкреасе отмечено снижение активности супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы. Полученные результаты указывают на более высокий уровень окислительной нагрузки в мантии пораженных устриц в сравнении с гепатопанкреасом.

Ключевые слова: тихоокеанская устрица, окислительный стресс, антиоксидантные ферменты, сверлящая губка

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-49-60

Введение

Тихоокеанская устрица *Magallana gigas* Thunberg, 1793 является наиболее широко культивируемым и добываемым видом двустворчатых моллюсков в мире. При этом на большинстве марикультурных ферм *M. gigas* представлена как вид-интродуцент (Ezgeta-Balić et al., 2019; Acarli et al., 2023; Ewers-Saucedo et al., 2020). Успешное внедрение тихоокеанских устриц в аквакультуру положительно сказывается на экономической составляющей этой отрасли. Вместе с тем ранее считалось, что такая интродукция приведет к активному вытеснению местных видов с меньшей приспособляемостью к окружающей среде (Wood et al., 2021; Dalen, 2023; Jelić Mrčelić et al., 2023). Недавние исследования показали, что, несмотря на некоторый уровень конкуренции за пространство и ресурсы, существуют примеры успешного сосуществования интродуцированного вида (*M. gigas*) и местных видов (например, *Ostrea edulis*) (Zwerschke et al., 2016). Однако, согласно мнению исследователей, актив-

ная интродукция *M. gigas* все еще связана с рисками для экосистемы, так особую обеспокоенность научного сообщества вызывает перенос паразитов в новые регионы вместе со спатом устриц (Haupt et al., 2010; Lemasson and Knights, 2019; Suja et al., 2020; Soon and Zheng, 2020; Waser et al., 2021; Shakspeare et al., 2024).

Особое место среди таких интродуцированных или вероятно интродуцированных патогенов занимают сверлящие губки рода *Pione*, например *Pione vastifica* Hancock, 1849, способных к перфорированию раковины устриц (Waser et al., 2021; Pyecroft, 2022; Chelebieva et al., 2024; Böök, 2024). Сверлящие губки проникают в раковину моллюска и разрушают ее, создавая в ней сеть каналов и камер (Waser et al., 2021; Mikac et al., 2021; Radashevsky et al., 2023). В результате поражения раковины сверлящей губкой снижается барьерная защита, ухудшается состояние устриц, что в последствии приводит к снижению их товарной стоимости (Крючков, 2014) и может влиять на функциональное состояние устриц (Coleman,

2014; Volkmer-Ribeiro et al. 2020). Информация об уровне смертности устриц вследствие поражения сверлящими вредителями в литературе ограничена, однако известно, что на любые повреждения раковины моллюски реагируют активацией процессов репарации (Puescroft, 2022). Такая ответная реакция организма-хозяина сопровождается перераспределением энергетических ресурсов для восстановления конхиолина и карбоната кальция и, как следствие, снижением скорости фильтрации и темпов роста моллюска (Vöök, 2024). Некоторые авторы утверждают, что устрицы, пораженные сверлящими губками, становятся более уязвимыми для хищников (Speights and McCoy, 2017; Sreeremya and Shobana, 2018) и патогенов различной природы из-за снижения барьерной защиты (Watts et al., 2018; Hanley et al., 2019). Так, в исследовании Копытиной и Лебедевской (2014) в раковине моллюсков, пораженных *P. vastifica*, обнаружено в 3 раза больше микроскопических грибов, в том числе патогенных. Моллюски, как организмы-фильтраторы, способны накапливать токсины, выделяемые грибами. Иммунный ответ двустворчатых моллюсков на инвазию патогенами основан на процессах фагоцитоза и увеличении продукции активных форм кислорода (АФК) (Gagnaire et al., 2006; Donaghy et al., 2012; Adzigbli L. et al., 2020; Yang et al., 2023; Guo et al., 2023). С другой стороны, избыточная продукция АФК может привести к развитию окислительного стресса (Sussarellu et al., 2013, Zhang et al., 2022), который обычно предотвращается активацией антиоксидантной системы (Fuhrmann et al., 2018; Gostyukhina et al., 2020).

Примечательно, что в регионах с умеренным климатом сверлящие губки наносят больший урон по сравнению с другими широтами (Мачкевский, 2001; Гаевская и Лебедевская, 2010, Мачкевский, 2011). Так, по оценкам 2005 г., в Канаде у 25–30% культивируемых устриц были заражены сверлящей губкой, что привело к выбраковке пригодных для продажи особей (Carver et al., 2010). В то время как несколькими годами позже, в 2008 г., на ферме, расположенной в бухте Казачья (Севастополь), доля пораженных моллюсков составила 64.2%, а в 2011 г. заражены оказались 79.3% устриц. При этом площадь повреждения раковины состав-

ляла до 100% (Гаевская и Корнийчук, 2003; Гаевская и Лебедевская, 2010, 2011; Лебедевская, 2013), в то время как в других широтах сверлящие губки обычно разрушают не более 40% от общей площади раковины (Pomponi and Meritt, 1990; Daume et al., 2010; Duckworth and Peterson, 2013). При этом информация о воздействии сверлящих губок на двустворчатых моллюсков, обитающих в регионах с умеренным климатом, ограничена в мировой и отечественной литературе несмотря на то, что марикультура прибрежных регионов России ежегодно терпит большие экономические потери в результате заражения моллюсков *P. vastifica* (Шубникова, 2020).

Таким образом целью настоящей работы было исследование антиоксидантной защиты (глутатионпероксидаза (ГП), глутатионредуктаза (ГР), супероксиддисмутаза (СОД), каталаза (КАТ)) и параметров окислительного стресса (количества продуктов, реагирующих с 2-тиобарбитуровой кислотой, ТБК-активных продуктов) в тканях (мантия и гепатопанкреас) тихоокеанских устриц *M. gigas*, зараженных сверлящей губкой *P. vastifica*.

Материалы и методы

Для проведения эксперимента в марте 2024 г. на марикультурной ферме (в Севастопольской бухте) были отобраны 74 тихоокеанские устрицы весом $74,9 \pm 7,6$ г возрастом 5 лет. Выбор района для сбора моллюсков был основан на анализе существующих данных и исследований. Ранее были опубликованы данные о том, что в Севастопольской бухте наблюдается большое количество моллюсков, зараженных сверлящей губкой *P. vastifica* (Мачкевский, 2001; Мачкевский, 2011). Для исследования моллюски были распределены на 2 группы: «здоровые» (контрольные, $n = 17$) моллюски, раковины которых имели признаков поражения губкой *P. vastifica*, и «зараженные» ($n = 57$) особи с признаками поражения (Coleman, 2014; Kingma, 2022; Vöök et al., 2023) раковины сверлящей губкой ($28,7 \pm 17,5$ % от общей площади створок) и исключенные из товарооборота марикультурной фермы (рис. 1).

Наличие или отсутствие признаков заражения анализировали визуально и при помощи стереомикроскопа Nexcore NSZ608T



Рис. 1. Тихоокеанская устрица *M. Gigas*: а – здоровая устрица, без видимых признаков поражения; б – устрица, пораженная сверлящей губкой *P. vastifica*.

(Nexcore, Китай). Перед препарированием устриц выдерживали в аквариумах для снятия стресса после транспортировки в течение недели. Моллюсков ежедневно кормили смесью микроводорослей *Tetraselmis viridis* (R.E. Norris, Hori & Chihara, 1980) (штамм IBSS-25 из коллекции отдела биотехнологии и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ).

У зараженных и здоровых тихоокеанских устриц на льду выделяли гепатопанкреас и мантию, затем немедленно замораживали и хранили при -80°C для дальнейшего анализа. Замороженные образцы тканей оттаивали на льду и гомогенизировали в 2 мл ледяного 20 мМ Tris/HCl буфера ($\text{pH} = 7.5$), содержащего 0,5 мМ ЭДТА (Cossi et al., 2020). Гомогенаты центрифугировали (3200g, 15 минут, при 4°C) на центрифуге Centrifuge 5424 R, Eppendorf.

Полученные супернатанты сразу использовали для определения активности ферментов согласно описанной ранее методике (Gostyukhina and Soldatov, 2023, Andreyeva et al., 2023). Вкратце активность ГП определяли по накоплению окисленного глутатиона

(Paglia and Valentine, 1967), активность ГР – по уменьшению уровня НАДФН (Marques et al., 2016). Активность СОД оценивали по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия (НСТ) (Nishikimi et al., 1972), а каталазы – по реакции остаточных количеств пероксида водорода с молибдатом аммония (Goth, 1991). Активность ферментов определяли при температуре $25.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$.

Степень перекисного окисления липидов измеряли по количеству ТБК-активных продуктов (Ohkawa et al., 1979). Количество белка в пробах измеряли по методу Лоури при 750 нм (Lowry et al., 1951). Измерения экстинкции проводили на спектрофотометре Спекс ССП 715-1 (Россия) при температуре 25°C .

Оценку нормальности распределения проводили при помощи теста Колмогорова – Смирнова. Поскольку распределения выборки были отличными от нормального, оценку достоверности различий проводили при помощи U-критерия Манна-Уитни. Нулевую гипотезу отклоняли при пороговом уровне статистической значимости (p), равном 0.05.

Результаты

Заражение сверлящей губкой сопровождалось разнонаправленным изменением антиоксидантной активности в мантии тихоокеанских устриц (рис. 2). Так, активность КАТ в мантии зараженных сверлящей губкой устриц была на 53% выше, чем в контрольной группе ($p < 0.01$). При этом активность СОД и ГР оставалась на уровне контроля. Активность ГП в этой ткани зараженных моллюсков, была достоверно ниже на 64%, чем в контрольной группе ($p < 0.01$).

Перфорация раковины тихоокеанских устриц сверлящей губкой не сопровождалась изменением активности КАТ и ГР в гепатопанкреасе (рис. 3). Активность СОД и ГП, напротив, снижалась на 73% ($p < 0.01$) и 23% ($p < 0.05$) соответственно.

Характер влияния заражения сверлящей губкой на уровень перекисного окисления липидов был сходным в обеих исследованных тканях (рис. 4). Уровень ТБК-активных продуктов в гепатопанкреасе у зараженных особей был выше на 36% по сравнению с устрицами без признаков перфорации раковины сверлящей губкой. В мантии отмечены наиболее выраженные изменения содержания ТБК-активных продуктов, у зараженных особей уровень перекисного окисления липидов увеличился на 171% по сравнению с контрольной группой ($p < 0.01$).

Обсуждение

В настоящей работе мы оценили состояние антиоксидантной системы и уровень перекисного окисления липидов в мантии как барьерной ткани, связанной с биоминерали-

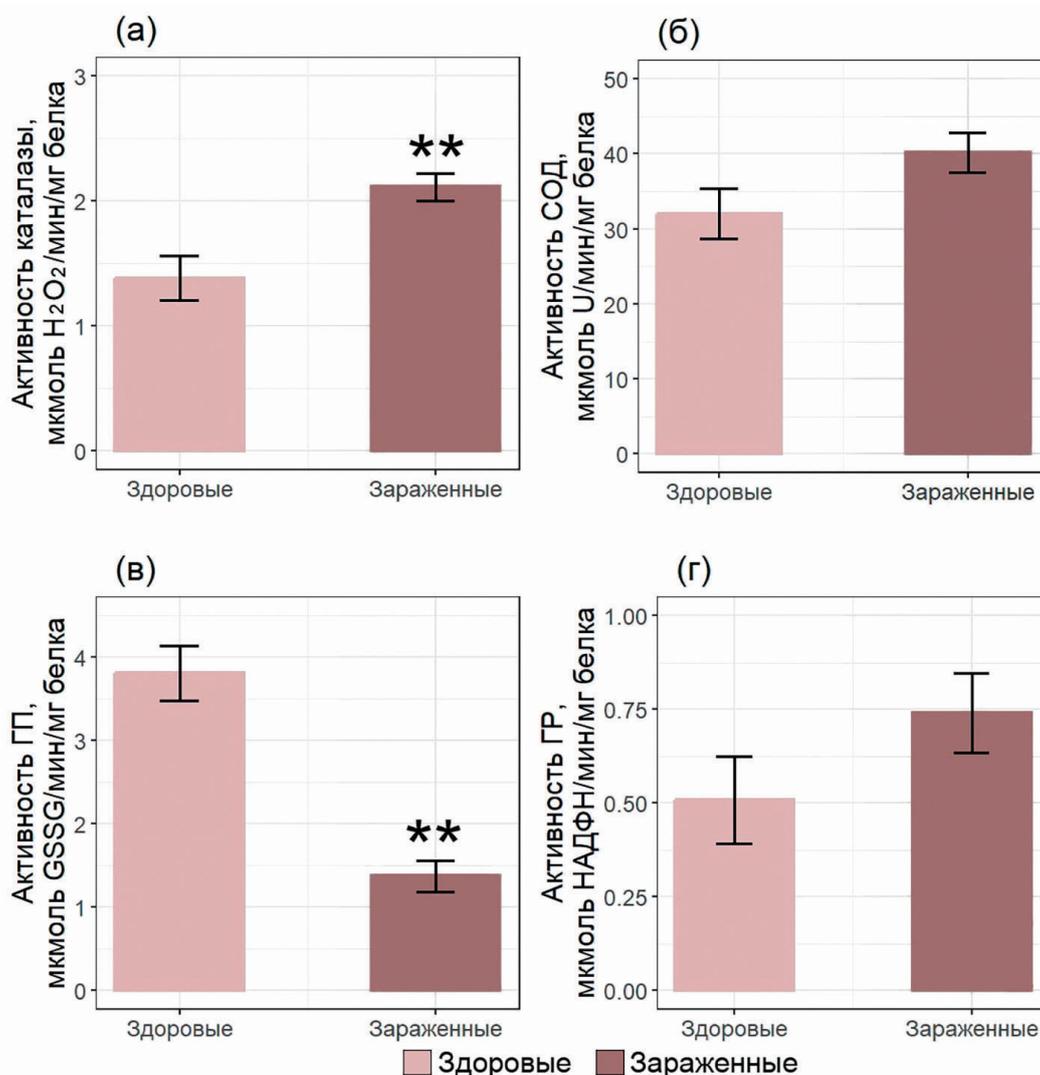


Рис. 2. Активность антиоксидантных ферментов в мантии тихоокеанских устриц *M. gigas*, зараженных сверлящей губкой *P. vastifica*: а – активность КАТ; б – активность СОД; в – активность ГП, г – активность ГР. ** – существуют достоверные различия между опытной и контрольной группой ($p < 0,01$).

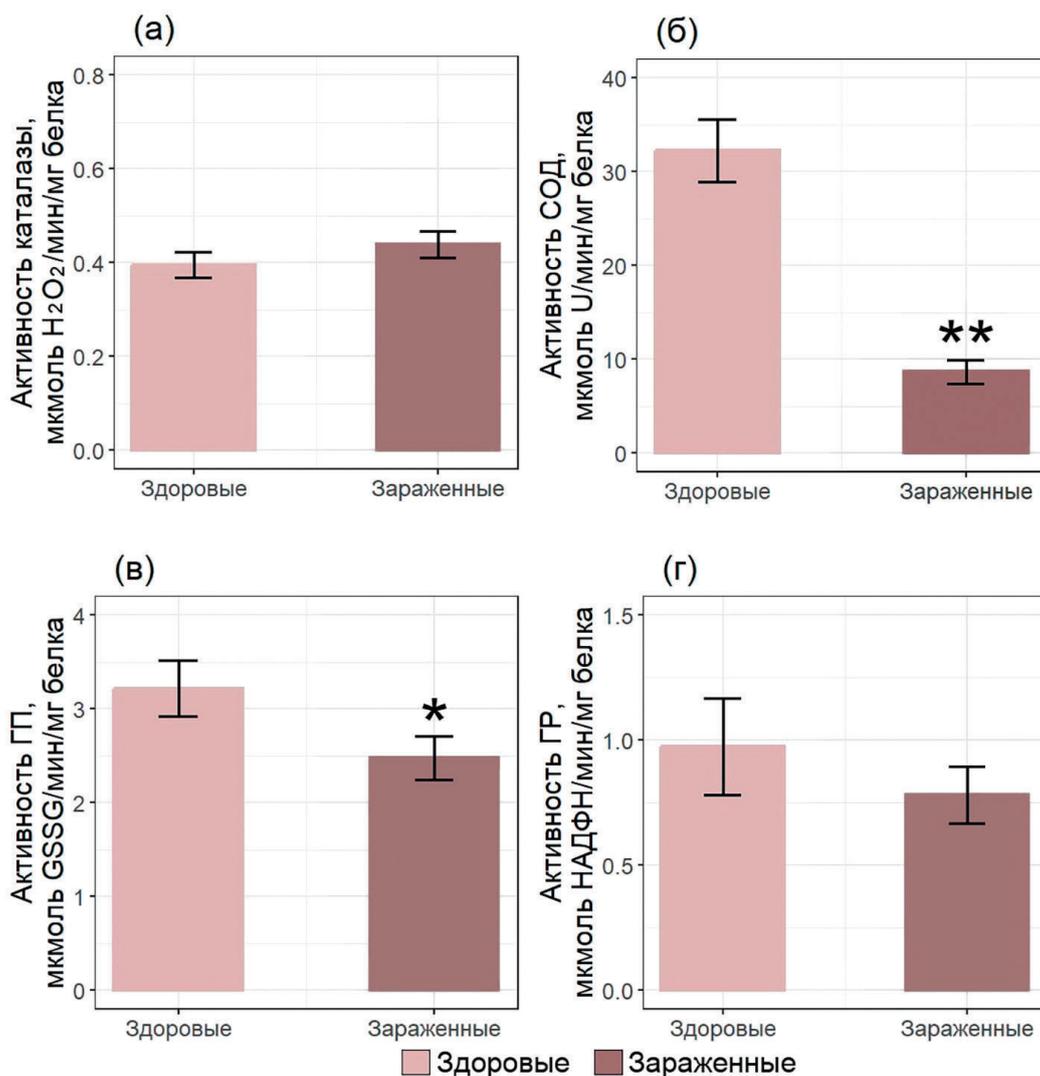


Рис. 3. Активность антиоксидантных ферментов в гепатопанкреасе тихоокеанских устриц, зараженных сверлящей губкой: а – активность КАТ; б – активность СОД; в – активность ГП, г – активность ГР.
* – существуют достоверные различия между опытной и контрольной группой ($p < 0.05$); ** – существуют достоверные различия между опытной и контрольной группой ($p < 0.01$).

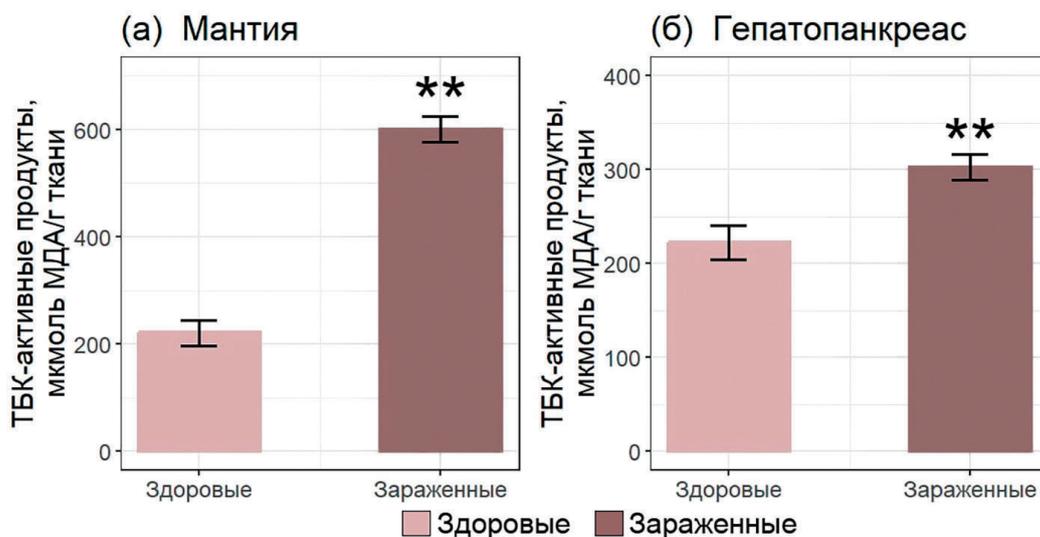


Рис. 4. Содержание ТБК-активных продуктов в мантии (а) и гепатопанкреасе (б) тихоокеанской устрицы, зараженных сверлящей губкой.
** – существуют достоверные различия между опытной и контрольной группой ($p < 0,01$).

защитой, и гепатопанкреасе как ключевом органе деградации конечных продуктов метаболизма у тихоокеанской устрицы *M. gigas* при поражении сверлящей губкой *P. vastifica*.

Согласно полученным результатам, КАТ была единственным ферментом, активность которого достоверно увеличивалась в мантии зараженных сверлящей губкой устриц. Аналогичный результат получили Гаевская и Лебедевская при исследовании степени участия антиоксидантной системы в защитной реакции *M. gigas* при поражении сверлящей губкой (Гаевская, Лебедевская, 2010). Такая активность КАТ может быть связана с более высоким уровнем образования АФК в мантии устриц, зараженных сверлящей губкой (Istomina et al., 2021; Tan et al., 2022). Стоит отметить, что КАТ и ГП считаются одними из ключевых ферментов второй линии антиоксидантной защиты, необходимой для обезвреживания перекиси водорода, которая образуется после инактивации супероксидного анион-радикала (O_2^-) (Hermes-Lima, 2004; Istomina et al., 2021). Вместе с тем в нашем исследовании в мантии зараженных сверлящей губкой тихоокеанских устриц уровень ГП был достоверно ниже по сравнению с контрольной группой, а СОД и ГР достоверно не отличалась от уровня контроля. С другой стороны, в исследовании Chambon и соавторов (2007) у тихоокеанских устриц, зараженных морскими многощетинковыми червями *Polydora* sp., которые разрушают их раковины, было отмечено уменьшение сухой массы тела, гипервентиляция и гипероксигенация без повышения уровня насыщения кислородом на тканевом уровне. Это привело к избытку кислорода, развитию окислительного стресса и сверхэкспрессии СОД в 2.8 раза (Chambon et al., 2007). Очевидно, что в нашем исследовании высокая активность КАТ в мантии *M. gigas* наряду с низкой активностью других антиоксидантных ферментов недостаточна для поддержания прооксидантно-антиоксидантного баланса в мантии тихоокеанских устриц. Последнее подтверждается более высоким уровнем перекисного окисления липидов в мантии тихоокеанских устриц, зараженных сверлящей губкой, по сравнению с контрольной группой.

В отличие от мантии, в гепатопанкреасе мы не обнаружили роста уровня активности антиоксидантных ферментов ни первой линии защиты, ни второй. Напротив, активность СОД (первая линия антиоксидантной защиты) и ГП (вторая линия антиоксидантной защиты) была существенно ниже у зараженных сверлящей губкой устриц по сравнению со здоровыми особями, а активность КАТ и ГР статистически значимо не отличалась от контрольной группы. Можно предположить, что в гепатопанкреасе зараженных сверлящей губкой устриц более низкая окислительная нагрузка по сравнению с мантией – основной тканью, ответственной за репарацию раковины. В таком случае снижение активности антиоксидантных ферментов возможно является компенсаторным ответом, направленным на минимизацию энергетических затрат (Sokolova et al., 2012, Ivanina et al., 2013; Sukhotin et al., 2020). Однако процессы репарации связаны с интенсивным метаболизмом (Chambon et al., 2007). Снижение активности ключевых ферментов антиоксидантной защиты в условиях активного метаболизма и соответственно интенсивной продукции супероксидных анион-радикалов может привести к повреждению клеток (Wang et al., 2016; Rahman et al., 2019; Adzigbli et al., 2022). Так, в гепатопанкреасе тихоокеанских устриц с признаками заражения сверлящей губкой, как и мантии, наблюдается более высокий уровень перекисного окисления липидов (содержания ТБК-активных продуктов), что является индикатором наличия окислительных повреждений в организме пораженных устриц (Gutteridge, 1995). Инактивация гидроперекисных соединений липидов осуществляется глутатионовым комплексом, в который входят ГП и ГР (Sarıkaya, Doğan, 2020). Однако и в мантии, и в гепатопанкреасе мы зафиксировали достоверное снижение активности ГП на фоне отсутствия изменений активности ГР, что может указывать на ингибирование антиоксидантных ферментов глутатионового комплекса при формировании адаптивного ответа организма устриц на поражение сверлящей губкой.

Нарушение прооксидантно-антиоксидантного баланса в процессе формирования за-

щитных реакций на действие различных патогенов описаны ранее (Yang and Lian, 2020). Снижение активности КАТ в жабрах и рост продукции АФК в гемоцитах были отмечены в тканях манильских моллюсков *Venerupis* (= *Ruditapes*) *philippinarum* при поражении паразитом *Perkinsus olseni* и воздействии токсичных динофлагеллят *Alexandrium ostenfeldii* (Lassudrie et al., 2014). Снижение общей активности СОД были показаны у гигантских львиных гребешков *Nodipecten subnodosus* и у тихоокеанских устриц *M. gigas*, подвергшихся воздействию различных видов динофлагеллят, у креветок *Palaemonetes argentinus* (Nobili), инфицированных изоподой *Probopyrus ringueleti*, веерной мидии *Pinna nobilis* при заражении *Haplosporidium pinnae* (Neves et al., 2000, Estrada et al., 2007, Romero-Geraldo et al., 2014, Fabioux et al., 2015, Vox et al., 2020a). Значительное накопление малонового диальдегида, ТБК-активного продукта, свидетельствующего о развитии окислительного стресса, также было показано при поражении пестрого гребешка *Mimachlamys varia* паразитом *P. mediterraneus*. При этом антиоксидантный ответ напрямую зависел от экстенсивности инвазии (Vox et al., 2020b). Однако в нашем случае мы не наблюдали полной перфорации раковины губкой, поэтому отмеченные выше изменения не могут объясняться прямым действием патогена. Вместе с тем сдвиги прооксидантно-антиоксидантного баланса могут быть напрямую связаны с процессами репарации и биоминерализации раковины у двустворчатых моллюсков (Rajan and Vengatesen, 2020; Schwaner et al., 2022, Louis et al., 2022; Alesci et al., 2024). Достоверно известно, что на механическое повреждение раковины или поражение различными сверлящими агентами двустворчатые моллюски отвечают активацией процессов биоминерализации и репарации (Clark, 2020; Yarra et al., 2021; Gilbert et al., 2022; Вёк, 2024). В свою очередь процессы репарации могут быть связаны с увеличением уровня АФК (Sleight et al., 2018; Chelebieva et al., 2024). В предыдущих исследованиях мы обнаружили, что поражение сверлящей губкой приводило к росту продукции АФК и повреждению ДНК в гемоцитах устриц (Chelebieva et al., 2024). Избыточная продукция АФК, не

скомпенсированная системой антиоксидантной защиты, может привести к развитию окислительного стресса – повреждению клеточных компонентов (белков, липидов и ДНК) (Klimova et al. 2020; Sies, 2020).

Заключение

Таким образом, поражение сверлящей губкой *P. vastifica* вызывает нарушение прооксидантно-антиоксидантного баланса и индуцирует окислительный стресс в тканях тихоокеанских устриц *M. gigas*. Существенное увеличение содержания ТБК-активных продуктов и увеличение активности каталазы в сравнении с контрольной группой на фоне снижения активности ГП в мантии свидетельствует о высоком уровне окислительной нагрузки в барьерной ткани. При этом в гепатопанкреасе зараженных устриц накопление продуктов ПОЛ также было достоверно выше в сравнении со здоровыми моллюсками, но в меньшей степени, чем в мантии. Снижение активности ГП и СОД и рост содержания ТБК-активных продуктов в гепатопанкреасе позволяет предположить развитие окислительного стресса в пищеварительной железе, однако не столь выраженный в сравнении с мантией. Полученные результаты свидетельствуют о более высокой восприимчивости и окислительной нагрузке в мантии тихоокеанских устриц при поражении сверлящей губкой в сравнении с гепатопанкреасом.

Вклад авторов

Концептуализация, написание первоначального варианта: Кладченко Е.С., Челебиева Э.С.; методология Гостюхина О.Л.; визуализация: Подольская М.С., Лавриченко Е.С.; проведение эксперимента: Гостюхина О.Л., Челебиева Э.С., Подольская М.С., Лавриченко Д.С., обработка и анализ данных: Гостюхина О.Л., Челебиева Э.С., Кладченко Е.С., Подольская М.С., Лавриченко Д.С. Все авторы ознакомились и согласны с опубликованной версией рукописи.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках гранта РНФ № 23-26-00019 «Сверлящая губка Чёрного моря: влияние на иммунную систе-

му устриц и оценка эффективности метода гипоосмотического шока для борьбы с ее распространением на марикультурной ферме».

Конфликт интересов

Авторы утверждают, что у них нет известных конфликтов финансовых интересов или личных отношений, которые могли бы повлиять на представленное в этой статье исследование.

Литература

- Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. Паразитические организмы как составляющая экосистем Черноморского побережья Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). 2003. С. 425–490.
- Гаевская А.В., Лебедовская М.В. Паразиты и болезни гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в условиях культивирования. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. С. 15–22.
- Гаевская А.В., Лебедовская М.В. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования моллюсков в черном море: 6.1. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в Черном море // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. 2011. С. 193–209.
- Еремеев В.Н., Гаевская А.В., Шульман Г.Е., Загородняя Ю.А. Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. 2011.
- Крючков В.Г. Устричное хозяйство: Пояснительная записка (ПЗ) и экономические расчеты (ЭР). Керчь, 2014.
- Копытина Н.И., Лебедовская М.В. Микромицеты-эпibiонты гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, культивируемой в Черном море // Морской экологический журнал. 2014. Т. 13. № 2. С. 41–44.
- Лебедовская М.В. Морфометрические и микробиологические показатели гигантской устрицы *Crassostrea gigas* при поражении сверлящей губкой *Pione vastifica* // Морской экологический журнал. 2013. Т. 12. № 1. С. 48–51.
- Мачкевский В.К. Эпизоотическая ситуация в прибрежной зоне Севастополя в связи с задачами культивирования мидии и устриц // Экология моря. 2001. Т. 56. С. 51–55.
- Мачкевский В.К. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования моллюсков в Черном море: 6.2. Эпизоотологический мониторинг пилотной мидийной фермы как основа рационального ведения марихозяйства // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. 2011. С. 209–220.
- Шубникова Е.А. Перфораторы гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, выращиваемой в черноморских марихозяйствах // Современные рыбные ресурсы и аквакультура в Азово-Черноморском бассейне. 2020. С. 316–316.
- Acarli, S., Yildiz, H., and Vural, P. Morphometric Characteristics of Invasive Species *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) in Bandırma Bay, Marmara Sea, Marine Science and Technology Bulletin. 2023. Vol. 12. No. 3. Pp. 322–331. <https://doi.org/10.33714/masteb.1337592>
- Alesci, A., Albano, M., Fumia, A., Messina, E., Miller, A., Di Fresco, D., and Capillo, G. Shell formation in two species of bivalves: the role of mantle cells and haemocytes, Zoological Journal of the Linnean Society. 2024. Vol. 200. No. 4. Pp. 980–993. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlad099>
- Adzighli, L., Wang, Z., Li, J., Deng, Y. Survival, retention rate and immunity of the black shell colored stocks of pearl oyster *Pinctada fucata martensii* after grafting operation, Fish & Shellfish Immunology. 2020. Vol. 98. Pp. 691–698. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.11.003>
- Adzighli, L., Sokolov, E.P., Ponsuksili, S., Sokolova, I.M. Tissue-and substrate-dependent mitochondrial responses to acute hypoxia–reoxygenation stress in a marine bivalve (*Crassostrea gigas*), Journal of Experimental Biology. 2022. Vol. 225. No. 1. Pp. jeb243304. <https://doi.org/10.1242/jeb.243304>
- Andreyeva, A.Y., Kladchenko, E.S., Gostyukhina, O.L., and Chelebieva, E.S. Antioxidant and cellular immune response to acute hypoxia stress in the ark shell (*Anadara broughtonii*), Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2023. Vol. 281. Art. no. 108222. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108222>. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108222>
- Box, A., Capó, X., Tejada, S., Sureda, A., Mejías, L., and Valencia, J.M. *Perkinsus mediterraneus* infection induces oxidative stress in the mollusc *Mimachlamys varia*, Journal of Fish Diseases. 2020b. Vol. 43. No. 1. Pp. 1–7. <https://doi.org/10.1111/jfd.13085>
- Box, A., Capó, X., Tejada, S., Catanese, G., Grau, A., Deudero, S., Sureda, A., and Valencia, J.M. Reduced Antioxidant Response of the Fan Mussel *Pinna nobilis* Related to the Presence of *Haplosporidium Pinnae*. Pathogens. 2020a. Vol. 9. Art. no. 932. <https://doi.org/10.3390/pathogens9110932>.
- Böök, I.M. Limited impact of a bioeroding sponge, *Cliona sp.*, on *Ostrea chilensis* from Foveaux Strait, New Zealand, Diseases of Aquatic Organisms. 2023. Vol. 155. Pp. 59–71.
- Böök, I.M. Boring Sponges and Bored Oysters-Interactions between the Bioeroding Sponge *Cliona sp.* and the New Zealand Flat Oyster *Ostrea chilensis*, Doctoral dissertation, Open Access Te Herenga Waka-Victoria University of Wellington, 2024.
- Carver C.E., Thériault I., Mallet A.L. Infection of cultured eastern oysters *Crassostrea virginica* by the boring sponge *Cliona celata*, with emphasis on sponge life history and mitigation strategies, Journal of Shellfish Research. 2010. Vol. 29. № 4. Pp. 905–915. <https://doi.org/10.2983/035.029.0423>
- Chambon C., Legeay, A., Durrieu, G., Gonzalez, P., Ciret, P., Massabuau, J.C. Influence of the parasite worm *Polydora sp.* on the behaviour of the oyster *Crassostrea gigas*: a study of the respiratory impact and associated oxidative stress, Marine Biology. 2007. Vol. 152. Pp. 329–338.

- <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0693-1>
- Chelebieva E.S., Lavrichenko, D.S., Gostyukhina, O.L., Podolskaya, M.S., Kladchenko, E.S. The boring sponge (*Pione vastifica*, Hancock, 1849) induces oxidative stress in the Pacific oyster (*Magallana gigas*, Thunberg, 1793), Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2024. V. 273, P. 110980. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2024.110980>
- Clark M.S. Molecular mechanisms of biomineralization in marine invertebrates, Journal of Experimental Biology. 2020. Vol. 223. № 11. Pp. jeb206961. <https://doi.org/10.1242/jeb.206961>
- Coleman S.E. The effects of boring sponge on oyster soft tissue, shell integrity, and predator-related mortality: PhD, The University of North Carolina at Chapel Hill, 2014.
- Cossi, P.F., Herbert, L.T., Yusseppone, M.S., Pérez, A.F., Kristoff, G. Toxicity evaluation of the active ingredient acetamiprid and a commercial formulation (Assail® 70) on the non-target gastropod *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae), Ecotoxicology and environmental Safety. 2020. Vol. 192. Pp. 110248. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110248>
- Daume, S., Fromont, J., Parker, F., Davidson, M., Murphy, D., Hart, A. Quantifying sponge erosions in Western Australian pearl oyster shells, Aquaculture Research. 2010. Vol. 41. № 9. Pp. e260-e267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02518.x>
- Dalen L.L. The Pacific oyster (*Magallana gigas*): Can an invasive alien species be used as a sustainable and profitable novel ingredient in salmon feed? Ph. D., Norwegian University of Life Sciences, 2023.
- Donaghy, L., Kraffe, E., Le Goïc, N., Lambert, C., Volety, A.K., Soudant, P. Reactive oxygen species in unstimulated hemocytes of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: a mitochondrial involvement, PLoS ONE. 2012. Vol. 7. № 10. Pp. e46594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046594>
- Duckworth, A.R., Peterson, B.J. Effects of seawater temperature and pH on the boring rates of the sponge *Cliona celata* in scallop shells, Marine Biology. 2013. Vol. 160. Pp. 27-35. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2053-z>
- Estrada, N., de Jesús Romero, M., Campa-Córdova, A., Luna, A., & Ascencio, F. Effects of the toxic dinoflagellate, *Gymnodinium catenatum* on hydrolytic and antioxidant enzymes, in tissues of the giant lions-paw scallop *Nodipecten subnodosus*, Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology. 2007. Vol. 146. № 4. Pp. 502-510. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2007.06.003>
- Ewers-Saucedo, C., Heuer, N., Moesges, Z., Ovenbeck, K., Schröter, N., Brandis, D. First record of the Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) in the Baltic Sea proper, Marine Biodiversity Records. 2020. Vol. 13. Pp. 1-5. <https://doi.org/10.1186/s41200-020-00193-2>
- Ezgeta-Balić, D., Šegvić-Bubić, T., Stagličić, N., Yaping, L.I.N., VAREZIC, D.B., Grubišić, L., & Briski, E. Distribution of non-native Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) along the eastern Adriatic coast, *Acta Adriatica*. 2019. Vol. 60. No. 2. Pp. 137-146. <https://doi.org/10.32582/aa.60.2.3>
- Fabioux, C., Sulistiyani, Y., Haberkorn, H., Hégaret, H., Amzil, Z., Soudant, P. Exposure to toxic *Alexandrium minutum* activates the detoxifying and antioxidant systems in gills of the oyster *Crassostrea gigas*, Harmful Algae. 2015. Vol. 48. Pp. 55-62. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.07.003>
- Fuhrmann, M., Delisle, L., Petton, B., Corporeau, C., Pernet, F. Metabolism of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, is influenced by salinity and modulates survival to the *Ostreid herpesvirus OsHV-1*, Biology Open. 2018. Vol. 7. № 2. Pp. bio028134. <https://doi.org/10.1242/bio.028134>
- Gagnaire, B., Frouin, H., Moreau, K., Thomas-Guyon, H., Renault, T. Effects of temperature and salinity on haemocyte activities of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), Fish & shellfish Immunology. 2006. Vol. 20. № 4. Pp. 536-547. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.07.003>
- Gilbert, P.U., Bergmann, K.D., Boekelheide, N., Tambutté, S., Mass, T., Marin, F., Knoll, A.H. Biomineralization: Integrating mechanism and evolutionary history, Science Advances. 2022. Vol. 8. № 10. Pp. eabl9653. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abl9653>
- Goth L. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range, Clinica chimica Acta. 1991. Vol. 196. № 2-3. Pp. 143-151. [https://doi.org/10.1016/0009-8981\(91\)90067-M](https://doi.org/10.1016/0009-8981(91)90067-M)
- Gostyukhina O.L., Andreenko T.I. Enzymatic and low-molecular weight parts of antioxidant complex in two species of Black Sea mollusks with different resistance to oxidative stress: *Mytilus galloprovincialis* Lam. and *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), Biology Bulletin Reviews. 2020. Vol. 10. Pp. 38-47. <https://doi.org/10.1134/S2079086420010041>
- Gostyukhina, O.L., Andreyeva, A.Y., Chelebieva, E.S., Vodiasova, E.A., Lantushenko, A.O., Kladchenko, E.S. Adaptive potential of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* to short-term environmental hypoxia, Fish & Shellfish Immunology. 1995. Vol. 41. № 12. Pp. 1819-1828. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2022.10.052>
- Gostyukhina O.L., Soldatov A.A. The Effect of Starvation on the Antioxidant Complex of the Bivalve Mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) from the Black Sea, Russian Journal of Marine Biology. 2023. Vol. 49. № 1. Pp. 13-21. <https://doi.org/10.1134/S1063074023010042>
- Gutteridge, J.M. Lipid peroxidation and antioxidants as biomarkers of tissue damage. Clinical Chemistry. 1995. Vol. 41. Pp. 1819-1828. <https://doi.org/10.1093/clinchem/41.12.1819>
- Guo, Z., Sun, J., Lv, X., Zhang, T., Yao, H., Wu, W., Song, L. (2023) The ferroptosis in haemocytes of Pacific oyster *Crassostrea gigas* upon erastin treatment, Fish & Shellfish Immunology. 2023. Vol. 133. Pp. 108556. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2023.108556>
- Hanley, T.C., Volety, A.K., Milbrandt, E.C. Environmental gradients shape the combined effects of multiple parasites on oyster hosts in the northern Gulf of Mexico, Marine Ecology Progress Series. 2019. Vol. 612. Pp. 111-125. <https://doi.org/10.3354/meps12849>
- Haupt, T.M., Griffiths, C.L., Robinson, T.B., Tonin, A.F. G. Oysters as vectors of marine aliens, with notes on four

- introduced species associated with oyster farming in South Africa, *African Zoology*. 2010. Vol. 45. № 1. Pp. 52-62. <https://doi.org/10.1080/15627020.2010.11657254>
- Hermes-Lima, M. Oxygen in biology and biochemistry: role of free radicals, *Functional metabolism: regulation and adaptation*. 2004. Vol. 1. Pp. 319-66.
- Ivanina, A.V., Dickinson, G.H., Matoo, O.B., Bagwe, R., Dickinson, A., Beniash, E., Sokolova, I.M. Interactive effects of elevated temperature and CO₂ levels on energy metabolism and biomineralization of marine bivalves *Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*, *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2013. Vol. 166. No. 1. Pp. 101-111. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.05.016>
- Istomina, A., Yelovskaya, O., Chelomin, V., Karpenko, A., Zvyagintsev, A. Antioxidant activity of Far Eastern bivalves in their natural habitat, *Marine Environmental Research*. 2021. Vol. 169. Pp. 105383. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105383>
- Jelić Mrčelić, G., Nerlović, V., Doğan, A. Sustainable Management of High-Impact Non-Native Molluscs and Their Potential Commercial Importance in the Eastern Adriatic Sea, *Sustainability*. 2023. Vol. 15. No. 14. Pp. 11384. <https://doi.org/10.3390/su151411384>
- Kingma E. The role of the excavating sponge *Cliona celata* in oyster shells, Thesis, 2022.
- Klimova, Y.S., Chuiko, G.M., Pesnya, D.S., Ivanova, E.S. Biomarkers of oxidative stress in freshwater bivalve mollusks, *Inland Water Biology*. 2020. Vol. 13. Pp. 674-683. <https://doi.org/10.1134/S1995082920060073>
- Lassudrie, M., Soudant, P., Richard, G., Henry, N., Medhioub, W., Da Silva, P.M., Hégaret, H. Physiological responses of Manila clams *Venerupis* (= *Ruditapes*) philippinarum with varying parasite *Perkinsus olseni* burden to toxic algal *Alexandrium ostenfeldii* exposure, *Aquatic Toxicology*. 2014. Vol. 154. Pp. 27-38. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2014.05.002>
- Lemasson, A.J., & Knights, A.M. Preferential parasitism of native oyster *Ostrea edulis* over non-native *Magallana gigas* by a *Polydora* worm, *Estuaries and coasts*. 2019. Vol. 42. No. 5. Pp. 1397-1403. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00560-y>
- Louis, V., Besseau, L., & Lartaud, F. Step in time: Biomineralisation of bivalve's shell, *Frontiers in Marine Science*. 2022. Vol. 9. Pp. 906085. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.906085>
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L. & Randall, R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent, *The Journal of biological chemistry*. 1951. Vol. 193. № 1. Pp. 265-275.
- Marques, A., Piló, D., Araújo, O., Pereira, F., Guilherme, S., Carvalho, S., Pereira, P. Propensity to metal accumulation and oxidative stress responses of two benthic species (*Cerastoderma edule* and *Nephtys hombergii*): are tolerance processes limiting their responsiveness? *Ecotoxicology*. 2016. Vol. 25. Pp. 664-676. <https://doi.org/10.1007/s10646-016-1625-y>
- Martínez-García, M.F., Ruesink, J.L., Grijalva-Chon, J.M., Lodeiros, C., Arreola-Lizárraga, J.A., de la Re-Vega, E., Chávez-Villalba, J. Socioecological factors related to aquaculture introductions and production of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) worldwide, *Reviews in Aquaculture*. 2022. Vol. 14. № 2. Pp. 613-629. <https://doi.org/10.1111/raq.12615>
- Mikac, B., Tarullo, A., Colangelo, M.A., Abbiati, M., Costantini, F. (2021) Shell Infestation of the Farmed Pacific Oyster *Magallana gigas* by the Endolith Bivalve *Rocellaria dubia*, *Diversity*. 2021. Vol. 13. № 11. Pp. 526. <https://doi.org/10.3390/d13110526>
- Neves C.A., Santos E.A., Bairy A.C.D. Reduced superoxide dismutase activity in *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Palaemonidae) infected by *Probopyrus ringueleti* (Isopoda, Bopyridae). *Dis Aquat Org*. 2000. 39. Pp. 155-8. <https://doi.org/10.3354/dao039155>
- Nishikimi M., Rao N.A., Yagi K. The occurrence of superoxide anion in the reaction of reduced phenazine methosulfate and molecular oxygen, *Biochemical and biophysical research communications*. 1972. Vol. 46. № 2. Pp. 849-854. [https://doi.org/10.1016/S0006-291X\(72\)80218-3](https://doi.org/10.1016/S0006-291X(72)80218-3)
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K. Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction, *Analytical biochemistry*. 1979. Vol. 95. № 2. Pp. 351-358. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(79\)90738-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(79)90738-3)
- Paglia D.E., Valentine W.N. Studies on the quantitative and qualitative characterization of erythrocyte glutathione peroxidase, *The Journal of laboratory and clinical medicine*. 1967. Vol. 70. № 1. Pp. 158-169. <https://doi.org/10.5555/uri:pii:0022214367900765>
- Pomponi S.A., Meritt D W. Distribution and life history of the boring sponge *Cliona truitti* in the Upper Chesapeake Bay, *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press. Washington: DC, 1990. P. 313.
- Pycroft S.B. Shell-boring polychaetes (mudworms) and sponges affecting oysters, scallops, and abalone, *Aquaculture Pathophysiology*, Academic Press. 2022. pp. 583-591. Shell-boring polychaetes (mudworms) and sponges affecting oysters, scallops, and abalone, *Aquaculture Pathophysiology*.
- Rahman, M.A., Henderson, S., Miller-Ezzy, P., Li, X.X., Qin, J.G. Immune response to temperature stress in three bivalve species: Pacific oyster *Crassostrea gigas*, Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and mud cockle *Katylusia rhytiphora*, *Fish & shellfish immunology*. 2019. Vol. 86. Pp. 868-874. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.12.017>
- Radashevsky, V.I., Pankova, V.V., Malyar, V.V., Carlton, J.T. Boring can get you far: Shell-boring *Dipolydora* from Temperate Northern Pacific, with emphasis on the global history of *Dipolydora giardi* (Mesnil, 1893) (Annelida: Spionidae), *Biological Invasions*. 2023. Vol. 25. № 3. Pp. 741-772. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02941-0>
- Rajan K.C., Vengatesen T. Molecular adaptation of molluscan biomineralisation to high-CO₂ oceans – The known and the unknown, *Marine environmental research*. 2020. Vol. 155. Pp. 104883. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104883>
- Romero-Geraldo R.J., Hernández-Saavedra N.Y. Stress Gene Expression in *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in response to experimental exposure to the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge,

- 1975, *Aquaculture Research*. 2014. Vol. 45. № 9. Pp. 1512-1522.
- Sarikaya E., Doğan S. Glutathione peroxidase in health and diseases, Glutathione system and oxidative stress in health and disease. 2020. Pp. 49.
- Schwamer, C., Farhat, S., Haley, J., Pales Espinosa, E., & Allam, B. Proteomic and transcriptomic responses enable clams to correct the pH of calcifying fluids and sustain biomineralization in acidified environments, *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23. № 24. Pp. 16066. <https://doi.org/10.3390/ijms232416066>
- Shakespeare A.W., Cameron T.C., Steinke M. Restrictions on UK aquaculture of Pacific oyster (*Magallana gigas*) will not prevent naturalised spread but suppress ecological and economic benefits to coastal communities, 2024. <https://doi.org/10.32942/X2PP60>
- Sies H. Oxidative stress: Concept and some practical aspects, *Antioxidants*. 2020. Vol. 9. № 9. Pp. 852. <https://doi.org/10.3390/antiox9090852>
- Sleight, V.A., Peck, L.S., Dyrinda, E.A., Smith, V.J., & Clark, M.S. Cellular stress responses to chronic heat shock and shell damage in temperate *Mya truncata*, *Cell Stress and Chaperones*. 2018. Vol. 23. № 5. Pp. 1003-1017. <https://doi.org/10.1007/s12192-018-0910-5>
- Sokolova, I.M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G., Sukhotin, A.A. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates, *Marine environmental research*. 2012. Vol. 79. Pp. 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.04.003>
- Soon T.K., Zheng H. Climate change and bivalve mass mortality in temperate regions, *Reviews of environmental contamination and toxicology*. 2020. Vol. 251. Pp. 109-129. https://doi.org/10.1007/398_2019_31
- Speights C.J., McCoy M.W. Range expansion of a fouling species indirectly impacts local species interactions, *PeerJ*. 2017. Vol. 5. Pp. e3911. <https://doi.org/10.7717/peerj.3911>
- Sreeremya S., Shobana M.F. Sponge Bioerosion – A Review, *International Journal of Biochemistry and Biomolecules*. 2018. Vol. 4. № 1. Pp. 6-12. <https://doi.org/10.37628/ijbb.v4i1.267>
- Suja, G., Lijo, J., Kripa, V., Mohamed, K.S., Vijayan, K.K., Sanil, N.K. A comparison of parasites, pathological conditions and condition index of wild and farmed populations of *Magallana bilineata* (Roding, 1798) from Vembanad Lake, west coast of India, *Aquaculture*. 2020. Vol. 515. Pp. 734548. <https://doi.org/10.37628/ijbb.v4i1.267>
- Sukhotin, A., Kovalev, A., Sokolov, E., Sokolova, I.M. Mitochondrial performance of a continually growing marine bivalve, *Mytilus edulis*, depends on body size, *Journal of Experimental Biology*. 2020. Vol. 223. № 13. Pp. jeb226332. <https://doi.org/10.1242/jeb.226332>
- Sussarellu, R., Dudoignon, T., Fabioux, C., Soudant, P., Moraga, D., Kraffe, E. Rapid mitochondrial adjustments in response to short-term hypoxia and re-oxygenation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, *Journal of Experimental Biology*. 2013. Vol. 216. № 9. Pp. 1561-1569. <https://doi.org/10.1242/jeb.075879>
- Tan, K., Zhang, B., Zhang, H., Zheng, H. Total antioxidant capacity of commercially important bivalves: A case study in Southern China, *Aquaculture Research*. 2022. Vol. 53. № 2. Pp. 657-664. <https://doi.org/10.1111/are.15609>
- Volkmer-Ribeiro, C., Mansur, M.C.D., Pereira, D., Tiemann, J.S., Cummings, K.S., Sabaj, M.H. Sponge and mollusk associations in a benthic filter-feeding assemblage in the middle and lower Xingu River, Brazil, *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 2020. Vol. 166. Pp. 1-24. <https://www.jstor.org/stable/27126538>
- Wang, Q., Cao, R., Ning, X., You, L., Mu, C., Wang, C., Zhao, J. Effects of ocean acidification on immune responses of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*, *Fish & Shellfish Immunology*. 2016. Vol. 49. Pp. 24-33. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2015.12.025>
- Waser, A.M., Knol, J., Dekker, R., Thieltges, D.W. Invasive oysters as new hosts for native shell-boring polychaetes: Using historical shell collections and recent field data to investigate parasite spillback in native mussels in the Dutch Wadden Sea, *Journal of Sea Research*. 2021. Vol. 175. Pp. 102086. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102086>
- Watts, J.C., Carroll, J.M., Munroe, D.M., Finelli, C.M. Examination of the potential relationship between boring sponges and pea crabs and their effects on eastern oyster condition, *Diseases of aquatic organisms*. 2018. Vol. 130. № 1. Pp. 25-36. <https://doi.org/10.3354/dao03257>
- Wood, L.E., Silva, T.A., Heal, R., Kennerley, A., Stebbing, P., Fernand, L., Tidbury, H.J. Unaided dispersal risk of *Magallana gigas* into and around the UK: combining particle tracking modelling and environmental suitability scoring, *Biological Invasions*. 2021. Vol. 23. № 6. Pp. 1719-1738. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02467-x>
- Yang, Q., Xiao, G., Chen, R., Huang, X., Teng, S. Immune responses of hemocytes in the blood clam *Tegillarca granosa* in response to in vivo *Vibrio harveyi* infection, *Fish & Shellfish Immunology*. 2023. Vol. 132. Pp. 108447. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2022.11.035>
- Yang S., Lian G. ROS and diseases: Role in metabolism and energy supply, *Molecular and cellular biochemistry*. 2020. Vol. 467. Pp. 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11010-019-03667-9>
- Yarra, T., Ramesh, K., Blaxter, M., Hüning, A., Melzner, F., Clark, M.S. Transcriptomic analysis of shell repair and biomineralization in the blue mussel, *Mytilus edulis*, *BMC genomics*. 2021. Vol. 22. № 1. Pp. 437. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07751-7>
- Zhang, D., Dong, M., Song, X., Qiao, X., Yang, Y., Yu, S., Song, L. ROS function as an inducer of autophagy to promote granulocyte proliferation in Pacific oyster *Crassostrea gigas*, *Developmental & Comparative Immunology*. 2022. Vol. 135. Pp. 104479. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2022.104479>
- Zwerschke, N., Emmerson, M.C., Roberts, D., & O'Connor, N.E. Benthic assemblages associated with native and non-native oysters are similar, *Marine Pollution Bulletin*. 2016. Vol. 111. № 1-2. Pp. 305-310. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.094>

OXIDATIVE STRESS AND RESPONSE OF THE ANTIOXIDANT COMPLEX OF PACIFIC OYSTER TISSUES *MAGALLANA GIGAS* (THUNBERG, 1793) TO SHELL DAMAGE BY THE BORING SPONGE *PIONE VASTIFICA* (HANCOCK, 1849)

**Kladchenko E.S.*, Chelebieva E.S. , Gostyukhina O.L. , Podolskaya M.S. ,
Lavrichenko D.S.**

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

The present study is aimed to investigate the effects of infection with the boring sponge *Pione vastifica* (Hancock, 1849) on the shell of the commercially important bivalve mollusc, the Pacific oyster (*Magallana gigas* (Thunberg, 1793)). The activity of glutathione peroxidase (GPx), glutathione reductase (GR), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and the level of thiobarbituric acid reactive substances were determined in the hepatopancreas and in the mantle of oysters. The results demonstrated that the intensity of lipid peroxidation was significantly higher in affected oysters than in healthy oysters. In the mantle of diseased oysters, catalase activity increases and glutathione peroxidase activity decreases, while in the hepatopancreas there is a decrease in superoxide dismutase and glutathione peroxidase activity. These results indicate a higher level of oxidative load in the mantle of affected oysters compared to the hepatopancreas.

Keywords: Pacific oyster, oxidative stress, antioxidant enzymes, boring sponge.

АЗИАТСКАЯ МИДИЯ – *ARCUATULA SENHOUSIA* (BENSON, 1842): ПРОДОЛЖЕНИЕ ИНВАЗИИ В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2024 Колючкина Г.А.^{а,*}, Симакова У.В.^{а,**}, Ковалёва М.А.^{б,***}, Залота А.К.^{а,****}, Живоглядова Л.А.^{с,*****}, Семин В.Л.^{а,*****}, Тимофеев В.А.^{б,*****}, Копий В.Г.^{б,*****}, Бондаренко Л.В.^{б,*****}

^а Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997 Россия

^б Институт биологии Южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011 Россия

^с Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, 344002 Россия

e-mail: *galka.sio@gmail.com; **yankazeisig@gmail.com; ***kovalmargarita@mail.ru; ****azalota@gmail.com; *****l.zhivoglyadova@mail.ru; *****svinivod@yandex.ru; *****vatimofeev@ibss-ras.ru; *****verakopiy@gmail.com; *****bondarenko.luda@gmail.com

Поступила в редакцию 8.05.2024. После доработки 19.09.2024. Принята к публикации 24.10.2024

Выполнены морфологическое описание, анализ особенностей биологии, генетического разнообразия и структуры поселений недавнего вселенца – азиатской мидии *Arcuatula senhousia* в Керченском проливе, Таманском заливе и южной части Азовского моря. Выявлено высокое генетическое разнообразие азовоморской популяции, сопоставимое с выборками из других регионов. Наибольшее сходство последовательностей получено с образцами из Италии и США, где этот вид также является инвазионным. *Arcuatula senhousia* была обнаружена на рыхлых грунтах, в обрастаниях скальных субстратов и макрофитов. На рыхлых грунтах *A. senhousia* прикреплялась к раковинам других моллюсков и формировала коконы из биссуса и нитчатых водорослей. Наибольшая численность в районе исследования на рыхлых грунтах достигала 190 экз/м², что на порядок ниже, чем в нативном регионе и регионах вселения. Формирования плотных матов *A. senhousia* не отмечено. В 2019 и 2021 гг. поселения вида в исследованных акваториях состояли из особей разного размера (с длиной раковины от 0.5 до 28.0 мм). Наибольшие экземпляры соответствовали по размеру взрослым половозрелым экземплярам из инвазивного и нативного ареалов. Гонады особей с длиной раковины от 7 до 21 мм находились на стадии, предшествующей вымету. Это косвенно указывает на формирование самоподдерживающейся популяции в регионе. Основными лимитирующими факторами формирования обширных и плотных поселений в Азовском море являются высокая прибойность и пресс хищников. Дальнейшее распространение вида в пределах Понто-Каспийского региона можно ожидать в Каспийском море.

Ключевые слова: азиатская мидия, *Arcuatula senhousia*, инвазионный вид, Азово-Черноморский регион, размерная структура, макрозообентос, генетическое разнообразие.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-61-84

Введение

Антропогенное вселение новых видов в морские экосистемы — глобальный процесс, меняющий облик биосферы [Wallentinus, Nyberg, 2007]. Темпы и масштабы инвазий постоянно увеличиваются [Ojaveer et al., 2017; Шаловенков, 2020]. Однако прогнозирование инвазионного потенциала того или иного вида по-прежнему остаётся проблемой, связанной с пониманием фундаментальных принципов организации экосистемы. В большей степени инвазиям подвержены неполносолёные водоёмы и прибрежные эко-

системы (мелководья, эстуарии, лагуны и заливы) [Алимов, Богущкая, 2004]. Одним из примеров таких систем является Азово-Черноморский бассейн. Если в XX веке каждые двадцать лет здесь находили 2–7 неаборигенных видов бентоса, то за первое десятилетие XXI века было обнаружено 22 новых вида [Шаловенков, 2020]. Некоторые из этих видов стали постоянными компонентами прибрежных экосистем, встроившись в сообщества – *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, не вызвав их существенных перестроек [Zolotarev, 1996]. Другие вытеснили нативных доминантов –

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) [Ревков, 2016], *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) [Резниченко, 1967].

Азиатская мидия *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (англ.: asian date mussel, син. *Brachidontes senhousia* (Benson, 1842), *Brachiodontes senhausi* (неправильное написание), *Modiola aquarius Grabau & SG King, 1928*, *Modiola bellardiana* Tapparone Canefri, 1874, *Modiola senhousia* Benson, 1842 (согласно первоописанию), *Musculista senhousia* (Benson, 1842) и *Musculus senhousia* (Benson in Cantor, 1842)) – двустворчатый моллюск из семейства Mutilidae, обитающий в северо-западной части Тихого океана в прибрежной зоне: от острова Сахалин [Скарлато, 1981] и сибирского побережья Японского моря до Сингапура [Cohen, 2005]. К 2010-м годам *A. senhousia* расселилась на литорали [Crooks, 1998; Mistri, 2002] и в верхней сублиторали [Скарлато, 1981] всех океанов. С 1940-х годов ее отмечали на тихоокеанском и атлантическом побережьях Южной и Северной Америки. В период с 1970–1980 гг. она была найдена на побережье Индии, Африки, Австралии и Новой Зеландии. В 1980-х годах этот вид начал вселяться и во внутренние бассейны (Средиземное море — с 1980-х годов, Чёрное море — с 2002 г.) [Bachelet et al., 2009; Kimani et al., 2008; Micu, 2004; Slack-Smith, Brearley, 1987]. Основные векторы инвазии *A. senhousia* – балластные воды, перенос с обрастаниями судов и ввоз моллюсков с объектами марикультуры [Wolff, Reise, 2002; Zenetos et al., 2003]. Если в других регионах структура популяции этого вида изучена детально, то в Азово-Черноморском регионе пока таких данных крайне мало. Отсутствует информация о генетической структуре популяции вида в Азовском море.

Идентификация видов с помощью изучения последовательностей баркодowego участка первой субъединицы цитохромоксидазы путём сравнения с данными, опубликованными в открытом доступе, например, в базах данных GenBank и BOLD [Hebert et al., 2003; Ratnasingham, Hebert, 2013], является распространённым подходом к изучению разнообразия как нативных, так и аллохтонных видов [von Cräutlein et al., 2011; Rey et al., 2020].

Кроме того, на основании сравнения генетического разнообразия популяций можно проверять гипотезы о происхождении и векторах вселения неаборигенных видов [Schubart et al., 2022; Nahor et al., 2022; Lee et al., 2023].

При изучении генетической структуры популяций митилид (в том числе и *A. senhousia*) по митохондриальным генам необходимо учитывать характерное для них бипарентальное наследование митохондриальной ДНК [Passamonti, 2007]. На основе исследования материала из Адриатического моря показано, что у самцов *A. senhousia* присутствуют митохондрии обеих линий, а у самок – только одной. При этом митохондриальные линии распределены неравномерно в тканях самцов: мужские гаплотипы чаще встречаются в гонадах и мускуле-замыкателе, чем в других соматических тканях (Passamonti, 2007). Поскольку скорость эволюции митохондриальных геномов у самцов выше, чем у самок, разница между их последовательностями у митилид может достигать межвидовых значений [Kartavtsev, Masalkova, 2024].

На данный момент наиболее подробно проанализировано генетическое разнообразие *A. senhousia* у берегов США [Asif, Krug, 2012]. В этом исследовании показано, что южные и северные популяции тихоокеанского побережья отличаются по набору гаплотипов первой субъединицы цитохромоксидазы митохондриальных линий самок. Авторами работы были выявлены три группы гаплотипов, две из которых встречены в северных популяциях, а одна – в южных. Гаплотипы из обоих регионов встречены в Средиземном море. Также к «южному» гаплотипу относятся последовательности из Японии, Кореи и Новой Зеландии [Asif, Krug, 2012].

A. senhousia входит в «Чёрный список» морских инвазионных видов Средиземноморского бассейна [Otero et al., 2013] и в список 100 самых опасных инвазионных видов России [Петросян и др., 2018]. Его высокий инвазионный потенциал обусловлен значительными экологической пластичностью, скоростью расселения [Sgro et al., 2002] и коротким жизненным циклом (продолжительность жизни около двух лет) [Morton, 1974]. *A. senhousia* является экосистемным инже-

ром. Эта сравнительно небольшая мидия (до 30 мм) [Huber, 2010] образует вокруг своей раковины кокон, состоящий из биссусных нитей, водорослей и осадков [Скарлато, 1981]. Отдельные особи часто образуют плотные скопления – маты [Crooks, 1998; Yamamuro et al., 2010]. Такие маты могут изменять режим осадконакопления и вытеснять местные виды [Magni et al., 2000]. В частности, высокоплотные поселения *A. senhousia* тормозят рост корневищ *Zostera marina* Linnaeus, 1753 и подавляют ее вегетативное размножение [Reusch, Williams, 1998], снижают продуктивность местных коммерчески важных видов моллюсков [Watson et al., 2021].

В Азово-Черноморском регионе до XXI века основной список фауны митилид (Mytilidae, Bivalvia) состоял из четырёх видов: *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Modiolus adriaticus* Lamarck, 1819, и *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844) [Заика и др., 1990]. Ещё два вида (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *Musculus subpictus* (Cantraine, 1835)) находили только в западной части Чёрного моря. В 2002 г. в водах Румынии (Чёрное море) был впервые отмечен пятый вид Mytilidae – *Arcuatula senhousia* с численностью 4 экз/м² [Micu, 2004]. Позднее, в 2015 г., две особи этого вида были найдены в Керченском проливе (Азовское море) [Ковалёв и др., 2017]. В 2021 г. единичный экземпляр был встречен в устье р. Туапсе [Zhulidov et al., 2021]. В 2017 г. ювенильные особи были обнаружены в Бургасском заливе [Chartosia et al., 2018] и Одесском районе [Varigin, 2020], а в 2018 г. – в районе Сухого лимана (Одесский район) [Zhulidov et al., 2021]. В 2019 г. две живые особи были найдены в Григорьевском лимане под Одессой в обрастаниях черноморской мидии *M. galloprovincialis* [Varigin, 2021], а также в прибрежной зоне Керченского пролива и Таманского полуострова [Копий и др., 2022]. В 2021 г. вид отмечен в обрастаниях моллюсков и береговых выбросах (48 экз.) в прибрежной зоне Таманского полуострова (Керченский пролив) [Симакова и др., 2021]. В 2022 г. этот вид зарегистрирован уже и в южной части Азовского моря в количестве 37 экз. [Елфимова и др., 2023].

Целью настоящего исследования является анализ структуры популяции недавнего вселенца *A. senhousia* и её экологических особенностей в южной части Азовского моря. Для этого были выполнены морфологическое описание обнаруженных моллюсков, анализ генетического разнообразия и размерно-половой структуры популяции, а также исследован состав сообществ макробентоса, в которых были найдены экземпляры вселенца. Кроме того, были рассмотрены возможные пути его распространения в Азово-Черноморском бассейне.

Материал и методика

Характеристика района работ. Экземпляры *Arcuatula senhousia* были найдены в пробах макрозообентоса из Керченского пролива, Таманского залива и южной части Азовского моря (табл. 1). Керченский пролив соединяет Чёрное и Азовское моря. Глубины здесь не превышают 20 м по фарватеру. Таманский залив Азовского моря – мелководная лагуна, лишённая постоянного пресного стока и открывающаяся широким горлом в Керченский пролив. Глубины в заливе не превышают 6 м. Мелководный порог разделяет западную, ближайшую к Керченскому проливу, часть Таманского залива с более интенсивным водообменом от его восточной застойной части. Таманский залив отделён от Керченского пролива косами Чушка и Тузла. Дно залива и пролива сложено преимущественно рыхлыми грунтами (песками, гравием и илами). Солёность здесь зависит от направления течения в Керченском проливе, интенсивности испарения и притока вод из прибрежных солёных лагун и изменяется в широких пределах (10–22‰) [Андрулионис и др., 2024; Сапожников и др., 2013].

Азовское море чрезвычайно мелководно (до 14 м), в нём преобладают рыхлые грунты. Солёность в последние годы здесь достигла 14–15‰ [Бердников и др., 2024]. В юго-восточной части расположен Темрюкский залив – место впадения р. Кубань. Это район с пониженной и переменной солёностью, зависящей от интенсивности её стока.

Прибрежные мелководья Таманского полуострова, в том числе Керченский пролив,

являются ключевыми для миграции рыб, а также для остановок во время перелётов, зимовки и гнездования околоводных и водных птиц. Здесь на обширных мелководьях расположены уникальные подводные луга *Zostera marina*. Эта акватория была включена в Список экологически и биологически значимых морских территорий Чёрного и Каспийского морей [CBD/EBSA/WS/2017/1/4, 2018].

Методики отбора проб. В открытой части Азовского моря в ходе четырёх рейсов Азово-Черноморского филиала ВНИРО («Аз-НИИРХ») (июль и октябрь 2019 г. и 2020 г. и октябрь 2021 г.) на глубинах 3.8–12.4 м были собраны пробы макрозообентоса на 151 станции (28–32 станции на съёмку) с использованием дночерпателя Петерсена (площадь захвата 0.1 м²). *Arcuatula senhousia* была отмечена на двух станциях (AS2, AS3 – рис. 1).

В прибрежной зоне Керченского пролива в ходе экспедиционных исследований Ин-БЮМ материал собирали летом 2019 и 2021 гг. с использованием ручного дночерпателя с площадью захвата 0.04 м² (глубиной захвата грунта 5–7 см). Была обследована прибрежная зона Таманского полуострова (глубины

1.5–2.0 м). В 2019 г. были собраны 22 пробы на шести станциях, в 2021 г. – 5 проб на одной станции (см. рис. 1, табл. 1).

В январе 2020 г. и июле 2021 г. в ходе экспедиций ИО РАН на косе Чушка в районе порта Кавказ (со стороны Керченского пролива) были собраны качественные пробы *A. kagoshimensis*. На глубине 1.5 м пробы собраны с использованием легководолазного снаряжения, из штормовых выбросов пробы собирали вручную totally для анализа размерной структуры поселений и генетического анализа *A. senhousia*. В ноябре 2021 г. с боковой поверхности валунов на косе Чушка и близ станции Тамань (KS6-8, TB1) собраны пробы обрастаний с использованием рамки 15×15 см (одна повторность) и водолазного ножа. Дополнительно в ноябре 2021 г. были собраны качественные пробы на косе Чушка в районе порта Кавказ (со стороны Керченского пролива): крупные экземпляры *A. kagoshimensis* (вручную с глубины 1.5 м), обрастания нижней стороны бетонных гидротехнических сооружений (крупных валунов) в зоне прибоя; а также у пос. Тамань (мидии *Mytilus galloprovincialis* с глубины 1.5 м).

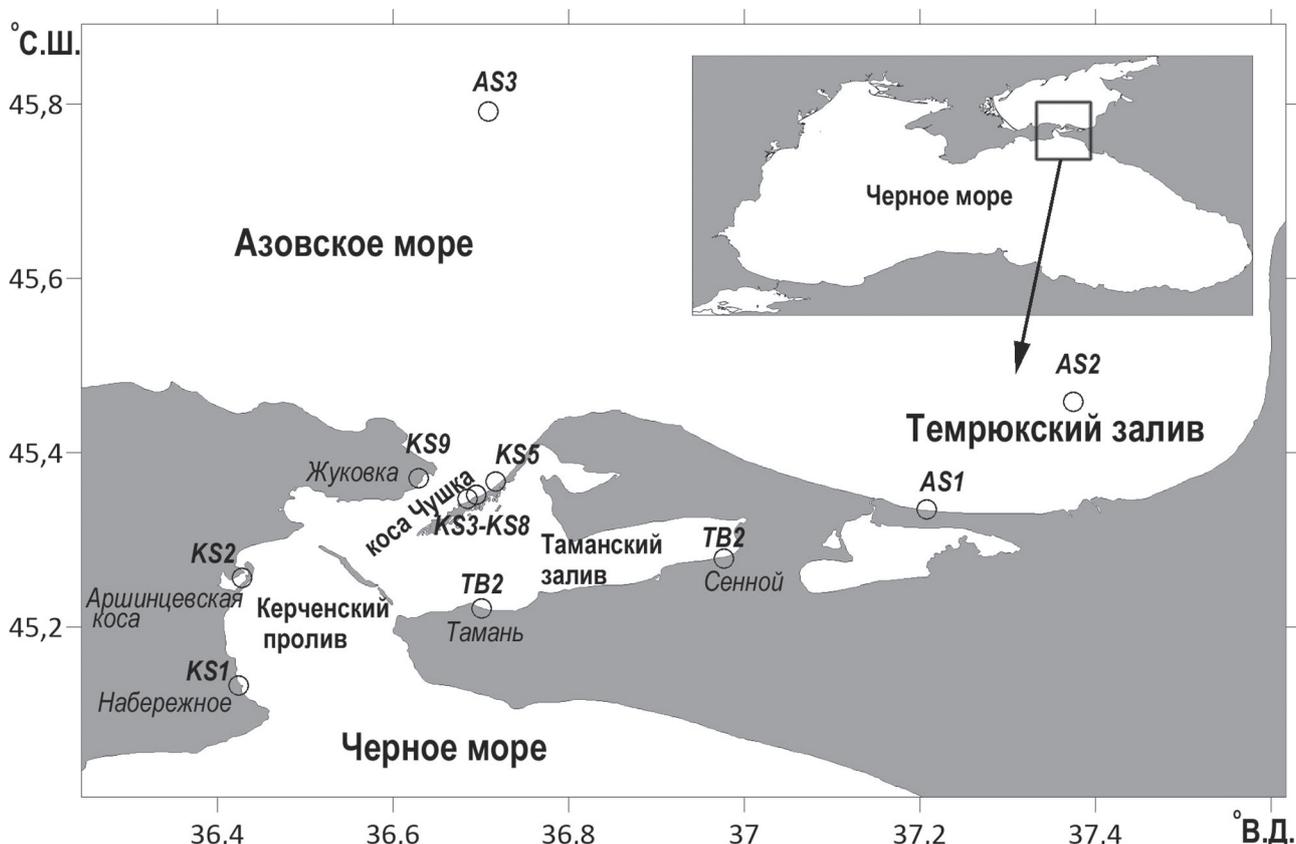


Рис. 1. Карта расположения точек отбора проб.

Таблица 1. Даты, районы, координаты, глубины станций, общее количество отобранных экземпляров (а – обнаружено в водорослях, д – в дочерпателях) и размерная структура *Argoatula senhousia* (среднее значение ± стандартное отклонение (минимальная-максимальная длина раковины)). Сайты с молекулярно-генетическими образцами отмечены звездочкой

Область	Район	Координаты	Сайт №	Станция №	Количество проб	Дата	Учреждение	Глубина, м	Биотоп, метод отбора проб	Число найденных экз.	Длина раковины, мм
Керченский пролив	Поселок Набережное	45,1329° с.ш., 36,4240° в.д.	KS1	KS1-10	5	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	1.0	Песок с водорослями, ручной дочерпатель с площадью захвата 0.04 м ²	9 (а)	2.2±0.4 (2.0–3.0)
								0.5	Песок с водорослями и морскими травами, ручной дочерпатель 0.04 м ²	190 (д)	8.8±6.4 (0.5–28.0)
	Коса Чушка близ порта Кавказ	KS3	45,3473° с.ш., 36,6849° в.д.	KS3-13, 14	4	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	1.0	Песок, ручной дочерпатель 0.04 м ²	11 (д)	15.1±6.5 (0.5–22.0)
								0-1.5	Ручной отбор проб из выбросов и раковин <i>A. kagoshimensis</i>	43 (а)	14.4±3.3 (6.0–20.5)
		KS5	45,3666° с.ш., 36,7172° в.д.	KS5	5	Август 2021 г.	ИНБЮМ	1.5	Песок, ручной дочерпатель 0.04 м ²	5 (д)	13.7±8.8 (0.5–21.0)
								0	Валуны с <i>Mutillidae</i> spp. друзы, рамка с площадью 0.0225 м ²	0 (а)	–
Таманский залив	Порт Крым (поселок Жуковка)	45,3704° с.ш., 36,6293° в.д.	KS9	KS9-18	7	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	0.5–1	Песок, ракуша, макрофиты <i>Cystoseira</i> sp., ручной дочерпатель площадью 0.04 м ²	3 (а), 3 (д)	7.8±7.2 (1.0–20.0)
								1.5	Песок, ручной сбор с раковин <i>A. kagoshimensis</i> (неколичественный учёт)	5 (а)	2.8±1.4 (0.7–4.2)
								0	Нижняя сторона валунов в зоне прибрежья (неколичественный учёт)	5 (а)	3.8±2.2 (2.0–7.0)
	Станица Тамань	45,2214° с.ш., 36,7010° в.д.	TB1	TB1	1	ноябрь 2021 г.	ИО РАН	1.5	Камни, рамка 0.0225 м ² , экземпляры азиатских мидий были найдены в друзах <i>Mutillidae</i> spp.	24 (а)	2.3±2.0 (1.0–10.2)
								1.5	Песок, детрит морских трав, ручной дочерпатель 0.04 м ²	9 (а), 0 (д)	3.9±4.2 (2.0–15.0)
								1.5	Ракуша, ручной дочерпатель 0.04 м ²	0 (д)	–
Азовское море	Станица Голубицкая	45,3345° с.ш., 37,2076° в.д.	AS1	AS1-15, 17	6	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	10	Дочерпатель Петерсена с площадью захвата 0.1 м ²	1 (д)	12.1
								11	Дочерпатель Петерсена 0.1 м ² , экземпляры азиатских мидий были найдены на <i>A. kagoshimensis</i>	3 (д)	2.2±0.6 (1.5–2.6)
								–	–	–	–

Пробы обрабатывали по единой методике: количественные сборы промывали через сито с диаметром ячеек 0.5 мм и фиксировали 96%-ным спиртом (для генетических исследований) или 4%-ным нейтрализованным формалином (для оценки структуры макрозообентосных сообществ и анализа размерной структуры поселений *A. senhousia*). Идентификацию видов беспозвоночных проводили с помощью определителей [Grintsov, Sezgin, 2011; Аносов, 2016; Грезе, 1977; Гринцов, 2022; Киселева, 2004; Определитель фауны..., 1968-1972; Скарлато, 1981]. Идентификацию *A. senhousia* выполняли согласно ключам [Скарлато, 1981], а также описаниям в работе А. Жулидова и соавторов [Zhulidov et al., 2021]. Проверка валидности таксономических названий проведена согласно базе данных WoRMS [WoRMS Editorial Board (2023)].

Измерения длины раковины *A. senhousia* проводили с использованием штангенциркуля с точностью 0.1 мм. Размерно-частотные распределения получали и анализировали в программе SigmaPlot 12.5.

Гистологический анализ. Для гистологического анализа использовали выборку из 11 экз. моллюсков с длиной раковины от 7 до 18 мм, собранных на косе Чушка близ порта Кавказ в июле 2021 г. (станция KS4). Образцы были зафиксированы тотально в 4%-ном формалине на морской воде. Для анализа предварительно растворяли раковину в кислотном декальцинирующем растворе. Проводку образцов для заключения в парафин проводили с использованием изопропилового спирта и минерального масла согласно методике, разработанной К.Э. Санамян и Н.П. Санамян [Санамян, Санамян, 2012]. Окраску срезов проводили гематоксилином Карацци и эозином. Микроскопирование выполняли при увеличении 400х. Определяли стадию развития гонад (0 – покоящиеся гонады, 1 – начало развития половых клеток, превалирование незрелых клеток, 2 – зрелые половые продукты, готовые к вымету, 3 – вымет – частично опустевшие гонады, лишённые незрелых половых клеток).

Остальные 36 экз., собранные на станции KS4, были зафиксированы спиртом для молекулярно-генетического анализа. Для каждого

из этих экземпляров были изготовлены давленные препараты гонад для определения половой принадлежности особей.

Молекулярно-генетические исследования. Для выделения ДНК использовали край мантии или участок ноги без пищеварительной системы от 36 крупных моллюсков, зафиксированных 96%-ным спиртом. Выделение ДНК проводили с помощью набора DNeasy 96 Blood & Tissue Kit (Qiagen) в соответствии с протоколом производителя. Для амплификации фолмеровского участка митохондриального гена 1 субъединицы цитохромоксидазы использовали пару праймеров праймеров HCO2198 и LCO1490 [Folmer et al., 1994]. Плавление при температуре 95°C длилось 20 с, отжиг проводили в течение 30 с при температуре 50°C, элонгацию – в течение 60 с при температуре 72°C. Для проведения реакции использовали готовый набор HS-ScreenMix (Evrogen), содержащий taq-полимеразу с горячим стартом. Секвенирование по Сэнгеру проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer. Обработку хроматограмм и сборку последовательностей из прямого и обратного прочтения проводили с использованием программы CodonCode Aligner (CodonCode Corporation, Dedham, Massachusetts). После удаления последовательностей праймеров полученные выравнивания были добавлены в базу данных GenBank под номерами PP887802-PP887827. Выравнивание полученных последовательностей проводили с помощью алгоритма ClustalOmega [Sievers et al., 2020]. Для сравнения последовательностей с помощью алгоритма BLAST использовали базу данных Генбанк (GeneBank Моле [Nucleotide... <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>]). Расчёт индексов молекулярного разнообразия, анализ отклонения распределения частот величин попарных различий между нуклеотидными последовательностями, оценку отклонения от нейтрального равновесия для последовательностей, принадлежащих самкам, проводили с помощью ПО Arlequin 3.1 [Excoffier et al., 2005] при 10 тысячах повторений с уровнем

значимости $p = 0.05$. Выбор модели нуклеотидных замен (TN93) проводили с помощью ПО MegaX [Kumar et al., 2018]. Гаплотипная сеть (TCS-сеть) была реконструирована методом статистической парсимонии [Clement et al., 2004] в программе Popart 1.7 [Leigh, Bryant, 2015]. Первая гаплосеть построена на основании полной последовательности баркодированного участка (639 п.н.) с использованием только оригинальных данных. Для сравнения генетического разнообразия популяции из Азовского моря и других частей Мирового океана была построена вторая гаплосеть на основании последовательностей митохондриальных линий самок с использованием данных из Генбанк. Всего 86 последовательностей из базы данных добавлено в исходное выравнивание, которое для последующего анализа было укорочено до длины 552 нуклеотида.

Статистическая обработка данных по структуре макрозообентоса. Основную статистическую обработку данных проводили в программе Primer v. 6.1.16 с расширением Permanova 1.0.6. Оценку видового разнообразия макрозообентоса проводили, используя кумулятивную кривую накопления числа видов с увеличением числа проб. Проводили расчёт ожидаемого полного числа видов с поправкой Chao2 на встречаемость редких видов [Chao, 1987]. Для анализа видового богатства и разнообразия использовали индексы биоразноо-

бразия Шеннона (H') и выравненности распределения обилий видов Пielу (J') [Clarke, Gorley, 2006]. Был проведён анализ данных по биомассе макрозообентоса в пробах, предварительно \log -трансформированной. Сравнение структуры сообществ проводили с использованием неметрического многомерного шкалирования (MDS) на основе индекса сходства Брея – Кёртиса, вычисленного по биомассе. Достоверность группировки проверяли методом ANOSIM. Уровень значимости принимали равным 0.1%. Средние значения приведены со стандартными отклонениями.

Результаты

Морфологическая идентификация. Раковина обнаруженных особей *A. senhousia* была тонкой и хрупкой. Она имела яйцевидно-вытянутую форму со смещенной макушкой и слегка вогнутым брюшным краем. Цвет поверхности раковины варьировал от коричнево-оливкового до зелёного с концентрическими коричневыми кольцами (рис. 2, А). Все экземпляры *A. senhousia*, найденные в ходе исследования, по комплексу морфологических признаков отличались от аборигенных Азово-Черноморских митилид [Определитель фауны..., 1968–1972]. Основным морфологическим признаком, характерным для азиатских мидий и отличающим их от взрослых *Mytilus* spp. и *Mytilaster lineatus*, была смещенная относительно переднего края

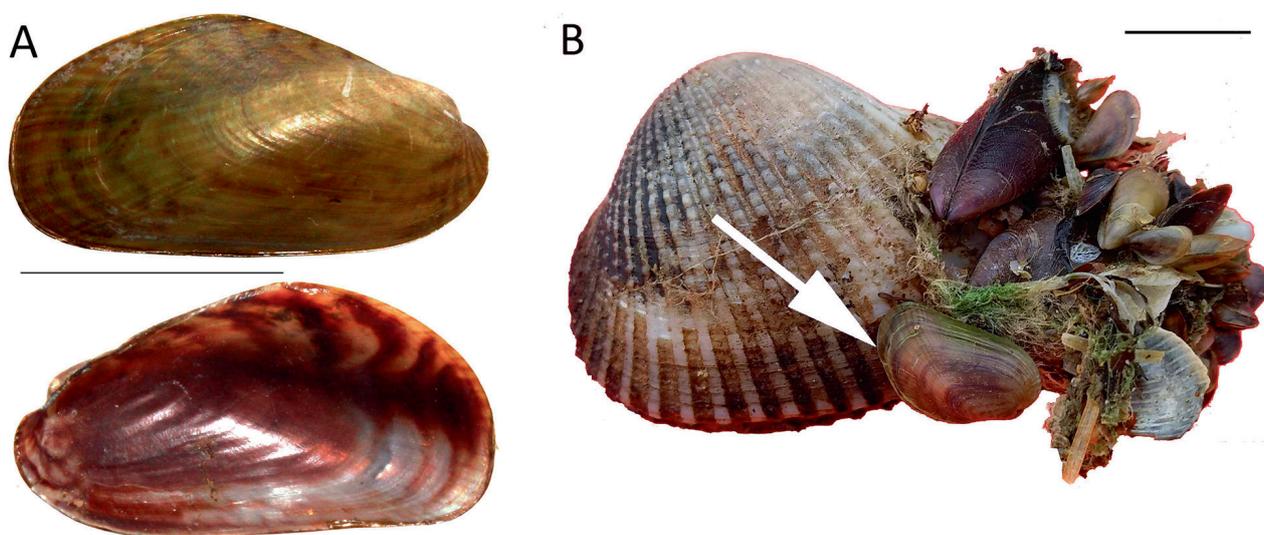


Рис. 2. Внешняя (сверху) и внутренняя (снизу) стороны раковины *Arcuatula senhousia* (фото М.А. Ковалёвой) (А); *Arcuatula senhousia* (стрелка) вместе с *Mytilidae* spp. и водорослями *Cladophora* sp. на раковине *Anadara kagoshimensis* (Керченский пролив, июль 2021 г., фото Г.А. Колочкиной) (В). Длина масштабного отрезка 10 мм.

раковины макушка. Этот признак сближал *A. senhousia* с местными видами – *Modiolus adriaticus* и *Modiolula phaseolina*. Однако, в отличие от этих двух азово-черноморских мидий, особи *A. senhousia* имели чёткие выступающие радиальные рёбра на внутренней и внешней сторонах раковины. Рёбра у всех экземпляров *A. senhousia* были расположены на переднем и заднем краях раковины, как и у *Musculus subpictus*. Однако у *M. subpictus* раковина имеет отчётливую овальную форму с выступающим брюшным краем, в отличие от удлинённой раковины с прямым брюшным краем азиатской мидии.

Половая структура популяции. Гонады были обнаружены у всех исследованных особей, вне зависимости от их размера (табл. 2). Они локализовались в мантии. В женских гонадах присутствовали яйцеклетки диаметром до 30–50 мкм, однако на срезах отмечены и более мелкие незрелые клетки (рис. 3, А). Большие расстояния между яйцеклетками могли быть артефактом фиксации. В мужских гонадах присутствовали как клетки-предшественники, так и зрелые сперматозоиды (рис. 3, В). Просвет мужских гонад не был полностью заполнен сперматозоидами. Таким образом, стадия развития как мужских, так и женских гонад соответствовала промежуточной между 1 и 2 стадиями (см. раздел 1. Материалы и методы). По всей видимости, и мужские, и женские особи ещё не были готовы к вымету половых продуктов в момент проведения съёмки. В ходе гистологического исследования было найдено два самца и де-

Таблица 2. Длина раковины, пол и стадия зрелости гонад особей *Arcuatula senhousia* из точки KS4, использованных для гистологического исследования

Но-мер	Длина раковины, мм	Пол	Стадия зрелости
1	15.0	Ж	1–2
2	17.0	М	1–2
3	12.0	Ж	1–2
4	10.0	Ж	1–2
5	13.0	Ж	1–2
6	11.0	Ж	1–2
7	18.0	М	1–2
8	7.0	Ж	1–2
9	11.0	Ж	1–2
10	13.0	Ж	1–2
11	12.0	Ж	1–2

вать самок. Особь с длиной раковины 7 мм оказалась самкой. Стадия созревания гонад и размеры яйцеклеток у этой особи не отличалась от других более крупных экземпляров.

У экземпляров, собранных для молекулярно-генетического исследования с использованием методики давленных препаратов, было установлено соотношение самцов и самок 1:1. Результаты анализа представлены в таблице 3.

Генетическое разнообразие. В результате секвенирования получены последовательности баркодowego участка гена цитохромоксидазы одной субъединицы длиной 639 п.н для 26 особей из 36. Для одного образца ПЦР-продукт получить не удалось. Ещё для 9 особей получить последовательности высокого качества не удалось, так как, несмотря

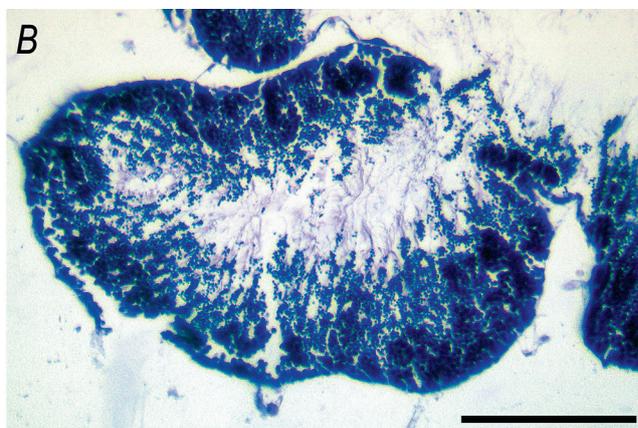
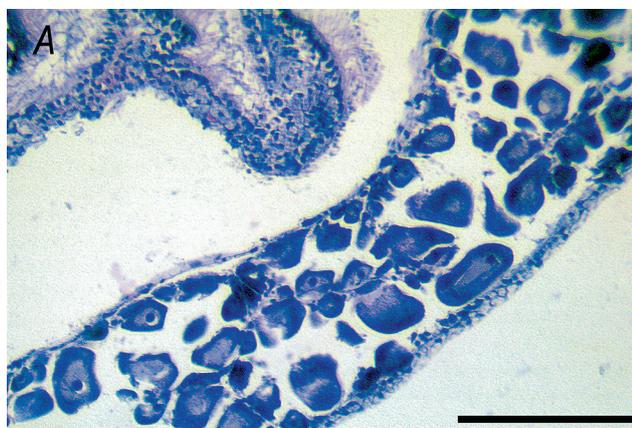


Рис. 3. Микрофотографии женской (А) и мужской (В) гонад *Arcuatula senhousia* из точки KS4 (июль 2021 г., коса Чушка близ порта Кавказ). Масштабная линейка – 100 мкм.

Таблица 3. Половая структура (по результатам анализа давленных препаратов), длина раковины, генетическое разнообразие экземпляров, использованных для молекулярно-генетического анализа

Номер в коллекции ИО РАН	Пол (давленный препарат)	Длина раковины, mm	Генбанк ID	COI пол	Наличие признаков гетероплазмы на хроматограммах	Гаплогруппа
BLS1335	f	15.9	PP887802	f	0	C
BLS1336	f	13.4	PP887803	f	0	A
BLS1337	f	13.3	PP887804	f	0	A
BLS1338	f	15.7	NA	NA	1	NA
BLS1339	f	16	PP887805	f	0	A
BLS1340	f	19	PP887806	f	0	C
BLS1343	f	19	PP887808	f	0	A
BLS1345	f	15.9	PP887809	f	0	A
BLS1347	f	17	PP887810	f	0	A
BLS1348	f	13	PP887811	f	0	C
BLS1351	f	17.1	PP887812	f	0	A
BLS1355	f	17	PP887816	f	0	C
BLS1357	f	16	PP887819	f	0	A
BLS1358	f	20	PP887820	f	0	A
BLS1362	f	20.6	PP887822	f	0	A
BLS1364	f	15.8	PP887823	f	0	A
BLS1365	f	15.9	PP887824	f	0	A
BLS1369	f	12.4	PP887827	f	0	A
BLS1334	m	16.7	NA	NA	1	NA
BLS1341	m	16	ПЦР- продукт не получен	NA	NA	NA
BLS1342	m	15.5	PP887807	f	0	A
BLS1344	m	16	NA	NA	1	NA
BLS1346	m	16.5	NA	NA	1	NA
BLS1349	m	16.7	NA	NA	1	NA
BLS1350	m	14	NA	NA	1	NA
BLS1352	m	19.2	PP887813	f	0	A
BLS1353	m	18.5	PP887814	f	0	A
BLS1354	m	17	PP887815	f	0	A
BLS1356	m	17	PP887818	f	0	A
BLS1359	m	16	PP887821	f	0	C
BLS1360	m	18	NA	NA	1	NA
BLS1361	m	12.7	PP887817	m	0	NA
BLS1363	m	16.5	NA	NA	1	NA
BLS1366	m	16.7	NA	NA	1	NA
BLS1367	m	15.7	PP887825	f	0	C
BLS1368	m	12.4	PP887826	f	0	A

Примечание: f – женский пол; m – мужской пол; NA – нет данных; 1 – выявлены признаки гетероплазмы; 0 – не выявлены признаки гетероплазмы.

на одну отчётливую полосу, видимую на электрофорезе, в хроматограммах присутствовали отдельные двойные пики в определённых

позициях, для ядерных генов идентифицируемые как результат гетерозиготности или ко-амплификации паралогичных генов (табл. 3).

Такой результат может означать загрязнение на одном из этапов подготовки образцов для секвенирования. Однако более вероятной мы считаем наличие митохондриальной гетероплазмы тканей, показанной ранее для самцов этого вида [Passamonti, 2007].

При транслировании полученных последовательностей с использованием митохондриального генетического кода беспозвоночных определена последовательность аминокислот, не содержащая стоп-кодонов. Простое сходство между 25 из 26 полученных последовательностей составляло от 97.3 до 100%. Эти последовательности были близки (97–100% сходства, по данным BLAST) последовательностям *A. senhousia* из Италии, США, Южной Кореи, Новой Зеландии и Японии. Сходство последовательности экземпляра BLS1361 со всеми остальными образцами Азовского моря не превышало 80.6%. В то же время эта последовательность была на 98.4–99.6% сходной с последовательностями, полученными для самцов *A. senhousia* из Венецианской лагуны. Сходство этой последовательности с другим образцом из западной части Чёрного моря составило 96.93%.

Последовательности, полученные в данном исследовании, представлены 18 гаплотипами (рис. 4). Один гаплотип был встречен 4 раза, еще 5 – по 2 раза каждый, остальные – единично. В гаплосети, построенной на ос-

новании данных, полученных из Керченского пролива, выделяется 3 гаплогруппы. Самая отличающаяся представлена одним самцом, группы гаплотипов самок разделены пятью и более заменами. Внутри гаплогрупп расстояния между соседними гаплотипами составляют 1–6 нуклеотидных замен. Всего обнаружен 141 полиморфный сайт, а в выборке, состоящей только из самок, – 35 полиморфных сайтов (табл. 4). Среднее число попарных различий было достаточно велико и составляло 7.1 ± 3.45 . Значение нуклеотидного разнообразия для азовоморской популяции составляло 0.01 ± 0.006 , что было выше значения для популяции юга США (0.0083 ± 0.0046) и ниже, чем для северной популяции (0.0180 ± 0.0093). Гаплотипное разнообразие исследуемой популяции (0.96 ± 0.022) было таким же, как в северной (0.9566 ± 0.0192), и несколько выше, чем в южной (0.9269 ± 0.0263) популяции тихоокеанского побережья США [Asif, Krug, 2012]. Показатели D Таямы (-0.88 , $p = 0.201$) и Fs Фу (-4.71 , $p = 0.038$) имеют отрицательные значения (см. табл. 4). Это говорит об избытке редких аллелей, что указывает на рост численности популяции после «бутылочного горлышка». Однако оба этих показателя недостоверно ($D p > 0.05$, $Fs p > 0.02$) отклоняются от гипотезы о нейтральности и равновесии популяции [Excoffier et al., 2005]. Распределение попарных различий нуклео-

Таблица 4. Индексы молекулярного разнообразия, соответствие частот попарных различий между нуклеотидными последовательностями модели пространственной экспансии, оценка отклонения от нейтрального равновесия для популяции самок в Азовском море

Параметр	Значение для популяции самок	
Число последовательностей	25	
Число переменных сайтов	35	
Молекулярное разнообразие		\pm sd
Среднее число парных различий между гаплотипами (P_i)	7.10	3.447
Нуклеотидное разнообразие (π)	0.01	0.006
Гаплотипическое разнообразие (h)	0.96	0.022
Отклонение от нейтрального равновесия		p
Тест Таямы (D)	-0.88	0.201
Тест Фу (Fs)	-4.71	0.038
Соответствие распределения частот гаплотипов, модели пространственной экспансии		p
Сумма квадрата отклонений (SSD)	0.02	0.281
Индекс шероховатости Харпендинга (Raggedness, R)	0.02	0.311

тидных последовательностей самок в популяции Азовского моря имеет биомодальную форму. Отклонения от модели демографической экспансии недостоверны (SSD $p > 0.05$, R $p > 0.05$). Можно предположить, что данная популяция переживает или переживала недавно заметное увеличение численности (см. табл. 4) [Schneider, Excoffier, 1999]. Сеть гаплотипов, полученная с использованием последовательностей из базы данных Генбанк (рис. 5), включает 3 гаплогруппы: А, В, С (обозначения соответствуют [Asif, Krug, 2012]). В Азовском море встречены последовательности из гаплогрупп А и С, доминировавших в южных и северных популяциях в США [Asif, Krug, 2012]. В эти же группы входят образцы из Адриатического моря, Южной Кореи. Только в группе С встречены образцы из Китая и Новой Зеландии, и только в группе А встречены последовательности из Великобритании и Украины (Чёрное море). Обе эти популяции (по побережья США и Азовского моря), возможно, являются результатом многократного вселения из разных исходных регионов.

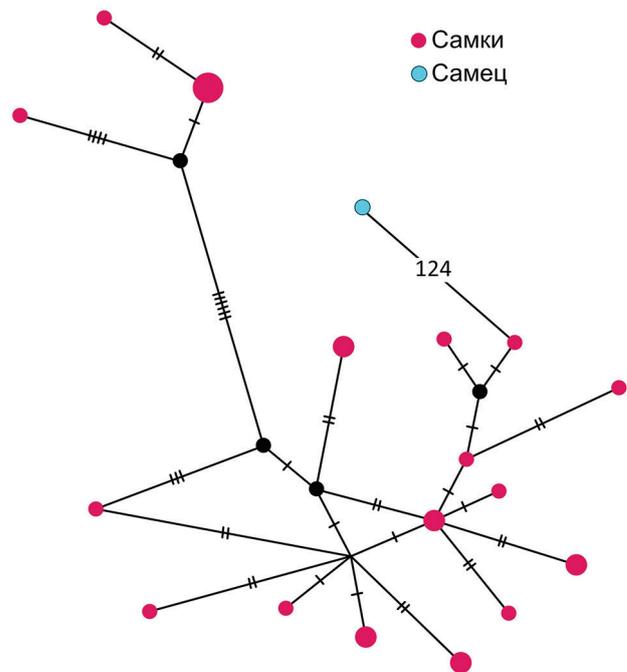


Рис. 4. TCS-сеть гаплотипов Азовоморских образцов, построенная на основании выравнивания последовательностей участка COI длиной 639 п.н.: выделены розовым цветом «самки», голубым – «самец»; размер окружности соответствует количеству последовательностей одного гаплотипа; засечки и число обозначают замены нуклеотидов; чёрные круги – предположительные гаплотипы.

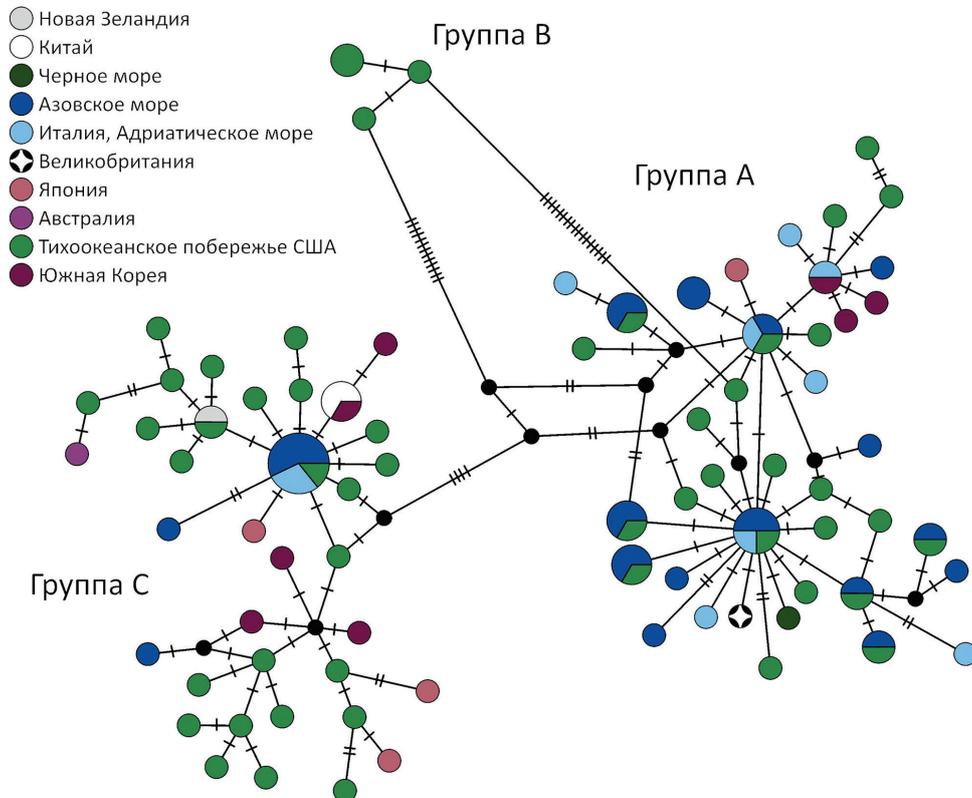


Рис. 5. TCS-сеть гаплотипов, построенная на основании выравнивания последовательностей участка COI «самок» длиной 552 п.н., полученная с использованием данных Генбанк разных регионов Мирового океана: разными цветами обозначены регионы происхождения; засечки обозначают замены нуклеотидов; чёрные круги – предположительные гаплотипы; обозначение групп гаплотипов соответствуют опубликованным ранее [Asif, Krug, 2012].

При сопоставлении пола, определённого с помощью давленных препаратов, с результатами секвенирования наличие признаков гетероплазмии совпадало с наличием мужских гонад для 8 из 18 самцов (см. табл. 3). Ещё для 8 самцов при определении последовательностей были получены гаплотипы из митохондриальных линий самок. Среди 18 особей с женскими гонадами только для одной из них хроматограммы имели признаки гетероплазмии.

Распространение *Arcuatula senhousia* в южной части Азовского моря, Керченском проливе и Таманском заливе. Экземпляры *A. senhousia* были обнаружены в разных районах и на разных глубинах, но преимущественно в прибрежной полосе. В обследованной части прибрежной зоны в 2019 г. экземпляры *A. senhousia* обнаружены практически повсеместно: с. Набережное (KS1), Аршинцевская коса (KS2), коса Чушка в районе порта Кавказ (KS3), Жуковка (KS9), станция Голубицкая (AS1), пос. Сенной (TB2). В ходе исследований 2020 г. в центральной части Азовского моря и прибрежной зоне косы Чушка азиатских мидий обнаружено не было. В 2021 г. три экземпляра найдены в центральной части Азовского моря на глубине 11 м (станция AS3), в прибрежной зоне Таманского залива (TB1) — 24 экз. и более 50 экз. на косе Чушка в районе порта Кавказ (KS4, KS5, KS6, KS7, KS8) (см. табл. 1).

Типы местообитаний *Arcuatula senhousia*. Азиатские мидии были обнаружены при разной солёности (от 13.4 до 17.7‰), глубине (0–11.5 м), типе грунта и волновой активности. На косе Чушка (KS8) (открытое побережье) азиатские мидии обнаружены в единичных экземплярах на нижней стороне валунов (в смешанных друзах *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*). На боковых поверхностях их отмечено не было. На скальных грунтах в Таманском заливе (более закрытая акватория) *A. senhousia* обнаружены на боковой поверхности валунов в прибойной зоне (TB1).

Рыхлые грунты в местах обнаружения вида были представлены чистыми песками и песками с гравием с разрежёнными зарослями морских трав *Zostera* spp. (см. табл. 1). На рыхлых грунтах в дночерпательных

пробах вид обнаружен в Таманском (TB2) и Темрюкском заливах (AS1) на ракушечном песке, а также в южной части Керченского пролива (KS1) на песке. Станции TB2 и KS2 были расположены во внутренней части бухт и не столь подвержены волнению. Оба участка характеризовались песчаным ракушечным дном с *Zostera* spp. Самая большая глубина обнаружения вида – 11 м (в южной части Азовского моря). В Темрюкском заливе Азовского моря один экземпляр *A. senhousia* обнаружен на илистом ракушечном дне в открытой части залива.

При отборе проб дночерпателем из-за интенсивной промывки не всегда было возможно оценить, к какому субстрату прикреплен *A. senhousia*. В большинстве случаев при первичном разборе особи были найдены отделёнными от субстрата. Однако на станции AS3 три экземпляра были найдены прикрепленными к створке раковины *A. kagoshimensis*.

В прибрежной зоне у станицы Голубицкая (AS1), расположенной в 4.5 км к востоку от канала, соединившего пресноводный Ахтанизовский лиман с Азовским морем (см. рис. 1), вид найден не был. Солёность здесь не превышала 12.9‰.

Структура биоценозов макрозообентоса рыхлых грунтов в местообитаниях *A. senhousia*. Макрозообентос рыхлых грунтов в районах исследования включал 87 видов и не идентифицированных до видового уровня более высоких таксонов (3–34 на станцию), с поправкой Chao2 – 153 ± 27 . Суммарная численность макрозообентоса на станциях в исследованном районе составляла 75–8033 экз/м², а биомасса – 0.01–4830 г/м².

Многомерный анализ позволил выявить пять группировок станций с уровнем сходства 20% по индексу Брея – Кёртиса на основании биомассы бентоса (ANOSIM R = 0.89; p: 0.1%; рис. 6). *Arcuatula senhousia* была отмечена в двух из них.

В первую группу (табл. 5) вошли станции AS1-17, TB2, KS2-6, KS2-8 и KS9-18 (среднее сходство в группе 33% по SIMPER, $\log(x + 1)$ трансформированной биомассы видов) Крымских берегов Керченского пролива, Темрюкского залива (прибрежная зона) и кутовой части Таманского залива. Здесь обнару-

жено 45 видов (5–21 вид на станцию) макрозообентоса. Биомасса на станциях этой группы составляла от 5 до 173 г/м², численность – от 125 до 3575 экз/м². Наибольший вклад в сходство станций (60%) вносил доминант – двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789). Также высокий вклад во внутригрупповое сходство здесь вносили *M. lineatus* (21%) и *A. senhousia* (11%). Максимальная численность *A. senhousia* в этом сообществе была отмечена в районе Аршинцевской косы (станция KS2) на глубине 0.5 м вблизи тростниковых плавней на песчаном дне (304 экз/м²). *Arcuatula senhousia* не была обнаружена в дночерпательных пробах этой группы (TB2, AS1-17), но обнаружена в других биотопах на этих станциях (в зарослях макрофитов).

Станции второй группы (рис. 6, см. табл. 5) были расположены в северной части Керченского пролива близ косы Чушка (отбор ручным дночерпателем, 0.04 м², станции KS5, KS3-13) и в южной части Азовского моря (дночерпатель Петерсена с площадью раскрытия 0.1 м², станции AS2, AS3). Сообщество макробентоса здесь насчитывало 52 вида (6 и 17 видов в Керченском проливе, 26 и 34 вида на станцию в Азовском море).

Биомасса макрозообентоса на станциях этой группы составляла 156–4830 г/м², а численность – 250–6730 экз/м². Основной вклад во внутригрупповое сходство станций второй группы (среднее внутригрупповое сходство 39% по SIMPER) вносил чужеродный двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis* (вклад во внутригрупповое сходство 67%). Кроме того, в сходство станций вносили вклад также аборигенные виды двустворчатых моллюсков: *M. lineatus* (9%), *C. glaucum* (6%) и *M. galloprovincialis* (6%), и один аллохтонный вид – усконогий рак *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (4%). Доминирующими видами были *A. kagoshimensis* (достигал 94% от общей биомассы) и *M. lineatus* (68% от общей численности). На *A. senhousia* приходилось менее 1% численности и биомассы сообщества. Всего в этом биоценозе было обнаружено 9 экз. *A. senhousia*.

На станциях KS2-7, KS3-14, AS1-15, AS1-16, KS1-10 вид *A. senhousia* отмечен не был (см. табл. 5, биоценозы 3–5). На двух из них доминирующими таксонами были мелко-размерные виды ракообразных и совсем не отмечено моллюсков (KS3-14, KS2-7 и AS1-15). Общая биомасса бентоса на этих станциях была низкой (0.01–0.03 г/м²). На стан-

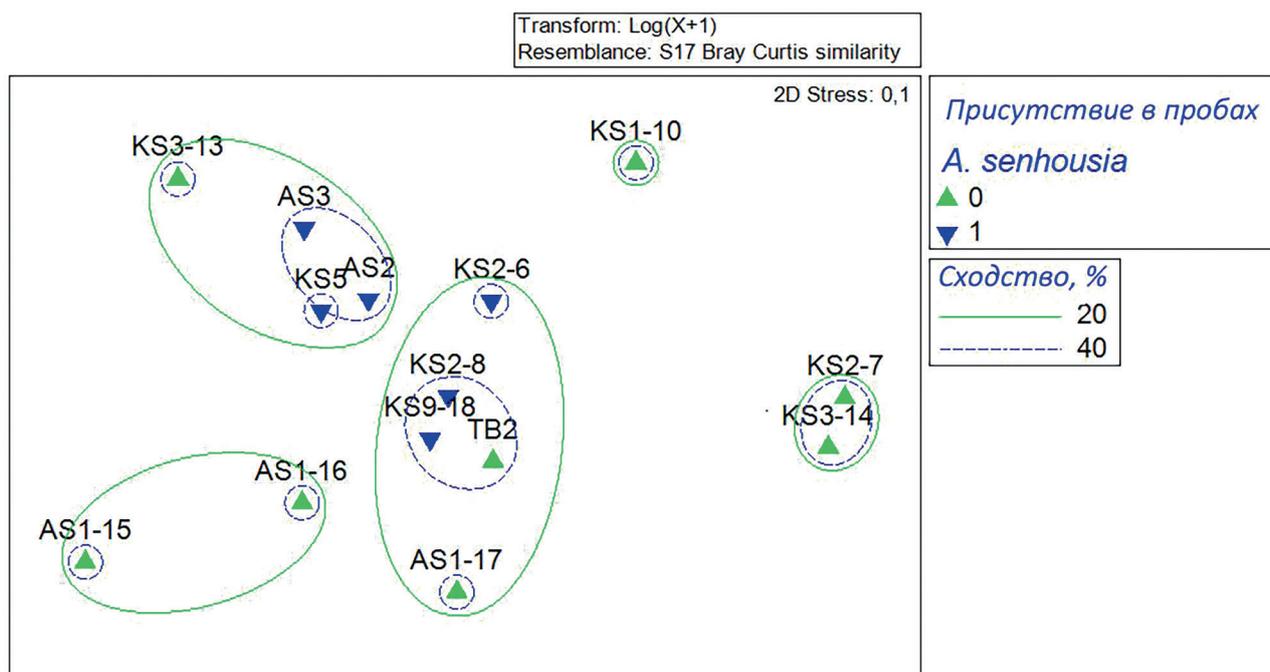


Рис. 6. Ординация станций методом неметрического многомерного шкалирования nMDS, построенная на основании матриц сходства с использованием индекса Брея – Кёртиса для log(x + 1)-трансформированной биомассы (станции, где были найдены экземпляры *Arcuatula senhousia*, отмечены синим цветом).

Таблица 5. Количественные характеристики макрозообентос рыхлых грунтов, полученных с помощью дночерпателя, и значения абиотических факторов. 0 – отсутствие, 1 – присутствие *Arcuatula senhousia*. Д.О. – данные отсутствуют

Биоценоз	Станция	B, г/м ²	S	N, экз/м ²	J'	H'	<i>A. senhousia</i>	Тип грунта, растительность	T, °C	S, ‰
1	TB2	20.5	12	325	0.91	2.26	0	Мелкий плотный песок, сверху детрит <i>Z. marina</i>	24	Д.О.
	KS2-6	173.4	21	3575	0.45	1.36	1	Чёрный песок, <i>Z. marina</i>	22	17
	KS2-8	60.2	13	1375	0.70	1.80	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	AS1-17	5.5	5	125	0.84	1.36	0	Плотный песок, ракуша		
	KS9-18	39.9	19	7000	0.63	1.85	1	Мелкий, средний песок, ракуша, <i>Cystoseira</i> sp.		18
2	KS3-13	156.8	6	250	0.82	1.47	0	Грунт мелкий плотный песок	19.5	15.8
	AS2	314.1	34	6730	0.64	2.26	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	AS3	1740.1	26	8033	0.44	1.43	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	KS5	4830.4	17	3780	0.39	1.11	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
3	KS2-7	0.01	3	75	0.92	1.01	0	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	KS3-14	0.03	4	125	0.88	1.22	0	Д.О.	Д.О.	15.9
4	AS1-15	3.9	4	2800	0.62	0.85	0	Грунт мелкий плотный песок	19.5	12.9
	AS1-16	75.4	7	5125	0.65	1.27	0	Грунт плотный песок, ракуша	Д.О.	Д.О.
5	KS1-10	1.1	10	1263	0.59	1.36	0	Плотный мелкий песок	Д.О.	Д.О.

ции AS1-16 найдены молодёжь *C. glaucum*, а также двустворчатые моллюски *Lentidium mediterraneum* (O. G. Costa, 1830) и *M. lineatus*. Доминировали здесь по биомассе *M. lineatus* и равноногие раки *Lekanesphaera hookeri* (Leach, 1814). Станция KS1-10 (см. табл. 5, биоценоз 5), отобранная в южной части Керченского пролива, группировалась отдельно от всех других. Эта станция характеризовалась преобладанием по биомассе (93%) двух зарывающихся в грунт видов двустворчатых моллюсков – *Abra segmentum* (Récluz, 1843) и *L. mediterraneum*.

Структура биоценозов макрозообентоса обрастаний макрофитов в местообитаниях *A. senhousia*. Пробы макрофитов были собраны на четырёх станциях (KS1, KS2, KS9, TB2) для анализа присутствия *A. senhousia* в обрастаниях. На станции KS1 отмечены *Zannichellia* sp. Linnaeus, 1753, KS2 – *Zostera* sp., *Ruppia* sp., *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry, KS9 – *E. crinita*, TB2 – *Stuckenia* sp. На этих станциях отмечено 47 видов макрозообентоса. Доминирующими таксонами были ракообразные (20 видов), полихеты (13 видов) и моллюски (10

видов). Кроме того, на станциях отмечены не идентифицированные до видового уровня экземпляры Tunicata, Anthozoa, Chironomida и Platyhelminthes. *Arcuatula senhousia* (всего 32 экз.) была найдена на всех станциях. По численности в биоценозе макрофитов преобладали ракообразные (60–94% от общей численности). Наиболее многочисленными видами были *Caprella acanthifera* Leach, 1814, *Erichthonius difformis* Milne Edwards, 1830, *Microdeutopus versiculatus* (Bate, 1857) и *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815). Двустворчатые моллюски составляли от 38 до 92% биомассы. На долю *A. senhousia* приходилось от 10 до 92% общей биомассы и 0.2–3.5% численности. На трёх станциях обнаружен *C. glaucum* (20–32% общей биомассы и 1–4% численности на станциях). Третьим содоминантом сообществ был симбиотрофный двустворчатый моллюск *Loripes orbiculatus* Poli, 1795, который отмечен на станции TB2 (в Таманском заливе у пос. Сенной).

Структура биоценозов макрозообентоса скальных субстратов в местообитаниях *A. senhousia*. Количественный отбор проб на скальных субстратах (боковые поверхности

валунов в зоне прибоя) был выполнен в двух точках: в Таманском заливе (ТВ1) и Керченском проливе (KS6) в ноябре 2021 г. Биомасса макрозообентоса составила 2002 и 3319 г/м² соответственно, численность – 250 000 и 100 000 экз/м². На обоих участках доминировали *M. lineatus* (96–99% биомассы и численности). В Таманском заливе обнаружено семь видов беспозвоночных (двустворчатые моллюски *M. lineatus*, *Irus irus* (Linnaeus, 1758), *A. segmentum* и *A. senhousia*, полихета *Polydora cornuta* Bosc, 1802, и усоногий рак *A. improvisus*). Здесь обнаружено 24 экземпляра *A. senhousia*. В Керченском проливе отмечено всего три вида *M. lineatus*, *M. galloprovincialis* и *A. improvisus*, а *A. senhousia* в количественных сборах найдена не была. Однако в качественных пробах в этой точке на нижней стороне валунов найдено несколько экземпляров *A. senhousia*, прикрепившейся к створкам другого вселенца, – тихоокеанской гигантской устрицы (*Magallana gigas* (Thunberg, 1793)) (KS8).

Обрастание раковин моллюсков. Еще одним субстратом для *A. senhousia* являются раковины крупного двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*. Массовое поселение последнего было отмечено в прибрежной зоне косы Чушка (KS4). Берег этой косы со стороны Керченского пролива представлял собой прибойный песчаный пляж с валами из выброшенных штормами раковин моллюсков (преимущественно *A. kagoshimensis*, *C. glaucum*, *Mya arenaria*, L. 1758). На рас-

стоянии около 50 м от берега в море располагался подводный вал. Массовое поселение анадар отмечено на глубине 1–2 м на ближайшей к берегу стороне вала. Анадары располагались в грунте наполовину погружёнными в песок. Задний край их раковины выступал над субстратом. Выступающая часть раковин обрастала нитчатками (*Cladophora* sp.). Из 104 особей *A. kagoshimensis*, собранных в выбросах, на 14 были обнаружены одна-две особи *A. senhousia*, образовавших коконы из водорослей и собственных биссусных нитей. Ещё 29 экз. *A. senhousia* найдены в водорослях, отпавших от раковин анадар при транспортировке в лабораторию, а также в друзах *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*.

Размерный состав поселений азиатских мидий. Длина раковины *A. senhousia* в исследованных районах составляла 0.5–28.0 мм (см. табл. 1, рис. 7, А, В). Максимальная длина раковины была отмечена у особей, собранных в сентябре 2019 г. на Аршинцевской косе в Керченском проливе (KS2). Молодь встречалась повсеместно.

Исследование размерной структуры было выполнено для семи поселений вида (где найдено более 10 особей вида). На скальных грунтах Таманского залива в районе пос. Тамань (ТВ1) найдена в основном молодь с длиной раковины 0–5 мм. Кроме того, был найден один экземпляр с длиной раковины 10 мм. Более крупные экземпляры отмечены не были (рис. 7, А). В Керченском проливе (KS4) в июле 2021 г. встречались особи с дли-

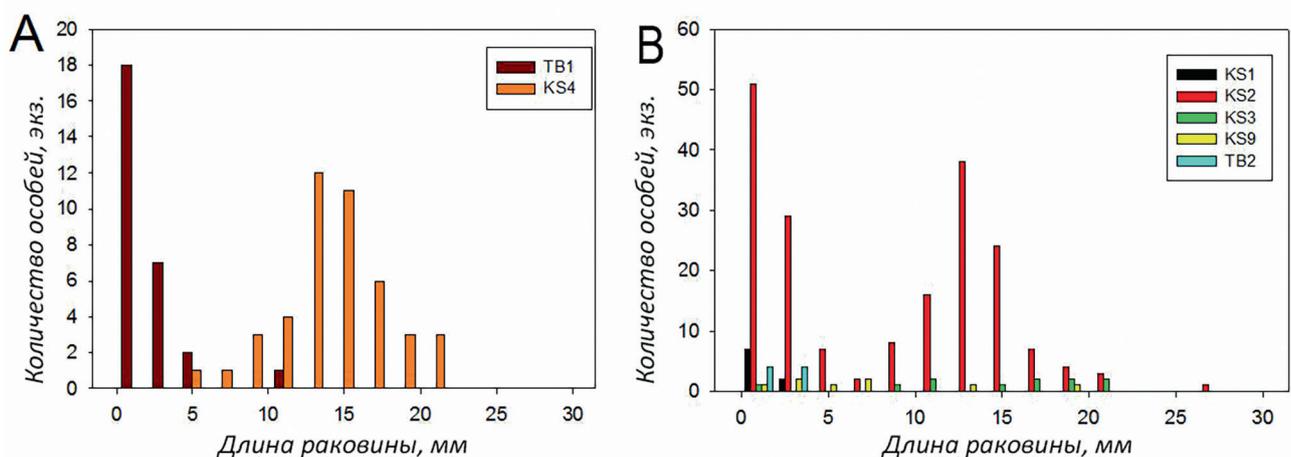


Рис. 7. Размерно-частотные гистограммы длин раковин *Arcuatula senhousia* из поселений на твёрдых субстратах (ТВ1) и на раковинах *Anadara kagoshimensis* (KS4) (А); структура поселений в различных точках на рыхлых грунтах (В).

ной раковины от 5.0 до 20.5 мм, преобладал размерный класс 12–15 мм. Поселения вида на рыхлых грунтах Таманского залива (ТВ2), центральной части Азовского моря (AS3) и Керченского пролива в районе поселка Набережное (KS1) включали только молодь (до 5 мм). На Аршинцевской косе (KS2) в сентябре 2019 г. были обнаружены два основных размерных класса: моллюски с длиной раковины 0–5 мм и 10–18 мм (см. рис. 7, В). Сходная картина наблюдалась и в Жуковке (KS9, см. рис. 7, В).

Обсуждение

Наше исследование представляет собой первую молекулярно-генетическую идентификацию и анализ генетического разнообразия азиатской мидии в Азовском море. Высокий процент сходства полученных последовательностей с данными из других регионов подтверждает присутствие инвазивного вида *Arcuatula senhousia* в изученных биоценозах. А полученные в исследовании последовательности в дальнейшем можно использовать для мониторинга распространения и изучения биологии данного вида в новом водоёме с помощью методов метагеномики [Rey et al., 2020].

Генетическая структура популяции была неоднородной. Среди последовательностей присутствовали митохондриальные линии самцов и самок. Сопоставление распределения линий с половой структурой выборки отсеквенированных особей, полученной гистологическими методами (давленные препараты), показало, что наличие признаков гетероплазмии в основном совпадает с реальным полом. Однако большинство последовательностей, полученных для самцов, относятся к митохондриальным линиям самок. В силу стохастических процессов на начальных этапах ПЦР-реакции у образцов с гетероплазмией (самцов) могла происходить преимущественная амплификация участка генома митохондрий линии самок. Поэтому оценку соотношения полов на основании анализа последовательностей следует проверять с помощью гистологического исследования коллекционного материала (например, с использованием методики давленных препаратов).

Однако применение ПЦР в реальном времени с использованием специфических зондов может дать более точный и быстрый метод определения пола у данных видов, например, на ранних стадиях развития, когда морфологическая идентификация половых клеток затруднительна [Passamonti et al., 2011].

Разнообразие азовоморской популяции митохондриальных линий самок довольно велико и сопоставимо с разнообразием популяций у Тихоокеанского побережья Северной Америки США [Asif, Krug, 2012], несмотря на гораздо больший географический охват во втором случае. По-видимому, популяция проходит через этап демографической экспансии (отклонения от модели экспансии для азовоморской популяции недостоверны). Ранее было показано, что у берегов США наблюдается неодинаковое распределение гаплогрупп в северной и южной популяциях [Asif, Krug, 2012]. Авторы предполагают, что причиной такой подразделённости может быть либо происхождение северной и южной популяции из разных источников, либо результат отбора определённых линий, адаптированных к определённым условиям обитания, различающимся в двух регионах. В популяции Азовского моря, как и в выборке из Адриатического моря, одновременно встречаются последовательности северных и южных американских популяций, а также несколько уникальных гаплотипов. Это позволяет предположить, что, возможно, все эти популяции связаны между собой либо источником происхождения, либо сохраняющимся потоком генов в настоящее время. Недостаточность исследования генетического разнообразия популяций *A. senhousia* в нативных регионах (западная Пацифика) не позволяет в настоящее время строить гипотезы расселения. Возможно, азовоморская популяция является результатом многократных вселений, происходящих непрерывно.

До конца остаётся не решённым вопрос о времени проникновения вида в Азовское море. Акватория Азовского моря является одной из наиболее интенсивно исследуемых. Гидробиологические сборы в центральных областях этого бассейна ведутся на регулярной основе с 1951 г. [Старк, 1960; Некрасова,

1977; Студеникина и др., 1998; Живоглядова и др., 2021]. Прибрежные работы по изучению биоценозов макрозообентоса и макрофитобентоса Таманского залива и Керченского пролива проводятся на регулярной основе с 2003 г. [Головкина, Набоженко, 2012; Фашук и др., 2012; Спиридонов и др., 2016; Kolyuchkina et al., 2019; Копий и др., 2022]. Работы по изучению популяции *Anadara kagoshimensis* на косе Чушка проводились с 2008 г. [Колочкина и др., 2020]. Таким образом, нельзя считать, что макрозообентос Керченского пролива, Таманского залива и Южной части Азовского моря малоизучен. Однако лишь в 2015 г. в сообществах макрозообентоса была отмечена *A. senhousia* [Ковалёв и др., 2017]. Этот вид мог быть ошибочно отождествлен с аборигенными митилидами только на самых ранних ювенильных стадиях [Zhulidov et al., 2021]. Поэтому, сомнительно, что он был пропущен при анализе проб, собранных в этом районе до 2015 г. Для *A. senhousia* характерен чрезвычайно быстрый рост: за шесть месяцев она могла достигать размера 10 мм [Morton, 1974]. По-видимому, инвазия в Азовское море действительно могла произойти в середине 2010-х годов. По всей видимости, сейчас мы действительно наблюдаем начальные этапы его инвазии в Азовское море [Zhulidov et al., 2021].

Настоящее исследование позволило показать, что скорость распространения этого вида чрезвычайно велика. В течение четырёх лет после первой находки упоминания о новых районах обнаружения *A. senhousia* были редки, а сами находки относились в основном к ювенильным стадиям. Впервые высокоплотные разноразмерные поселения этого вида в Азовоморском регионе были отмечены в ходе настоящих исследований на Аршинцевской косе, в прибрежных водах Керченского пролива (коса Чушка) и Таманском заливе. По всей видимости, это объясняется высокой скоростью роста особей этого вида и ранним достижением половой зрелости. Так, в прибрежных водах Южной Калифорнии особи *A. senhousia* за первый год вырастали как минимум на 25 мм, а менее чем за два года достигали длины 32 мм [Crooks, 1996]. Сходные показатели роста были получены для особей из

Индии [George and Balakrishnan Nair, 1974], Китая [Guan et al., 1989] и Японии [Tanaka, 1978]. Известно, что предельный возраст *A. senhousia* не превышает двух лет [Otero et al., 2013], а наибольшие размеры вида в нативном ареале достигают 35–40 мм [Huber, 2010; Скарлато, 1981]. Можно предположить, что в ходе нашего исследования в 2019–2021 гг. были найдены как особи первого года жизни, так и особи с возрастом около одного года или более, соответствующие размерным классам 0–5 и 10–20 мм. Даже особи с длиной раковины 7 мм имели зрелые гонады, по всей видимости, они могли размножаться уже на первом году жизни. Бимодальность размерной структуры поселений, отмеченная в 2019 и 2021 гг., наличие всех переходных стадий и зрелых гонад у особей разного размера могут служить косвенным свидетельством начинающегося процесса натурализации вселенца в южной части Азовского моря.

Как в нативном регионе [Yamamuro et al., 2010], так и в регионах инвазии (восточное побережье США [Reusch, Williams, 1998], Средиземное море [Mistri, Munari, 2013] и атлантическое побережье Франции [Bernard et al., 2020]) *A. senhousia* образует плотные скопления – маты (до 4500 экз/м²). Причём плотные маты в средиземноморских лагунах она образовала уже через год после первого обнаружения вида [Mistri et al., 2001]. Азиатская мидия обладает чрезвычайно быстрым метаболизмом и высокой скоростью экскреции; этот вид является источником фосфатов и аммония [Magni et al., 2000], что в плотных скоплениях может приводить к изменению трофности вод и вызывать изменения в сообществах. Модельные расчёты показали, что этот вид также может усиливать эмиссию углекислого газа [Mistri, Munari, 2013]. В связи с этим встаёт вопрос о возможном воздействии этого вида на местные экосистемы Азовского моря.

В настоящее время образование высокоплотных скоплений этого вида в Азовском море не выявлено. В первую очередь это связано с его недавней инвазией. Образование плотных матов и распространение азиатских мидий регулируются рядом абиотических и биотических факторов: солёностью, темпе-

ратурным режимом, волновым воздействием и присутствием хищников [Yamamuro et al., 2010]. Одним из лимитирующих факторов инвазии азиатских мидий является режим солёности. Вид может обитать в диапазоне от 7 до 40‰ [Chiba, 1977]. Оптимум для вида составляет 10–17‰, а максимальная численность обнаружена при солёности 12.8–17.3‰ [Hosozawa et al., 2020]. В Азово-Черноморском регионе азиатская мидия обнаружена при солёности от 13.4 до 17.7‰ [Zhulidov et al., 2021; наст. иссл.]. При солёности ниже 13‰ азиатские мидии здесь обнаружены не были. В современных условиях повышения солёности [Бердников и др., 2024] следует ожидать расселение этого вида в Азовском море. В Чёрном море его появление возможно в опреснённых районах: в эстуарных зонах, заливах и лагунах. Отсутствие азиатских мидий в пробах из Темрюкского залива близ устья р. Кубань (станция AS1) могло быть связано именно с пределами её толерантности к солёности. Интенсивное судоходство между Азовским и Каспийским морями может привести к проникновению азиатской мидии и в Каспийский бассейн. Помешать этому может низкая солёность северного Каспия, однако в свете продолжающегося падения уровня моря можно ожидать и повышения солёности в этом бассейне [Гинзбург и др., 2021], а следовательно, и возникновения более благоприятных условий для вселения азиатских мидий.

Распространение азиатских мидий определяется прибойностью [Kurata, Hiratsuka, 2018]. Установлено, что наибольшей численности этот вид достигает в мелководных полузакрытых лагунах и заливах [Crooks, 1996; Yamamuro et al., 2010]. Эта тенденция подтверждается и данными наших исследований: поселения с наибольшей численностью отмечены в районе полузамкнутого солонатоводного водоёма у Аршинцевской косы и в полузакрытом Таманском заливе. Маты *A. senhousia* на рыхлых субстратах разрушаются при воздействии сильных волн [Kurata, Hiratsuka, 2018]. Таким образом, зона постоянного интенсивного волнового воздействия – неблагоприятный район для возникновения высокоплотных поселений *A. senhousia*. Так,

в настоящем исследовании на открытом для воздействия волн побережье косы Чушка азиатские мидии обнаружены только у подножия валунов. Аналогичный биотоп в Таманском заливе был меньше подвержен волновому воздействию из-за большей закрытости; азиатские мидии найдены здесь на боковых сторонах валунов непосредственно в зоне прибоя.

Другим лимитирующим фактором расселения *A. senhousia* может быть температура воды. В Керченском проливе и Азовском море этот показатель изменяется в широких пределах в течение года. Взрослые особи азиатской мидии выживают при температуре не менее 0.6 °C [Lee et al., 1983], однако их личинки не могут оседать при температуре ниже 15 °C. Это препятствует их расселению, хотя популяция и сохраняется в течение зимы [Kimura, Sekiguchi, 1996]. В нативном регионе (южная часть Японского моря) с ноября по май температура воды снижается до 15 °C и менее, и оседание *A. senhousia* может осуществляться лишь с мая по ноябрь [Hosozawa et al., 2020]. Температура воды в Керченском проливе и южной части Азовского моря не опускается ниже 1.6 °C, а превышает значение 15 °C лишь с мая по октябрь [Единая... www.esimo.ru]. Поэтому расселение азиатских мидий здесь возможно лишь в тёплые месяцы, как и в нативном регионе. Предположительно, этот фактор ограничит её популяцию от взрывного роста, который наблюдался в круглогодично тепловодных средиземноморских лагунах [Mistri, 2002; Munari, 2008].

Взрывному росту численности азиатских мидий в Азовоморском регионе может препятствовать их потребление хищниками: беспозвоночными, рыбами и околоводными птицами [Yamamuro et al., 2010]. Азовское море — мелководный бассейн, характеризующийся высокой первичной продукцией [Экологический атлас, 2019]. Это один из важнейших районов коммерческого рыболовства. Основной бентоядной рыбой в современный период осолонения стал бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) [Фроленко и др., 2019]. Не исключено, что азиатская мидия, отличающаяся тонкостенной раковиной, станет одним из видов, обе-

спечивающих основной пищевой ресурс бентоядных рыб. Возможно, именно этот фактор будет регулировать численность вселенца на следующих этапах инвазии.

Еще одним фактором, обеспечивающим успех натурализации и роста плотности этого инвазивного вида, является видовой состав сообществ в регионе вселения, их устойчивость при вселении новых видов и наличие свободной экологической ниши [Zhulidov et al., 2021]. Типы сообществ, в которых азиатская мидия встречается в Японии [Yamamuro et al., 2010], Средиземноморье [Mistri, Munari, 2013] и Азовском море [Копий и др., 2022; настоящее исследование], весьма сходны. Доминирующими видами являются крупные двустворчатые моллюски *C. glaucum* и *A. kagoshimensis*, брюхоногие моллюски *Peringia ulvae* (Pennant, 1777), полихета *Polydora* sp. и амфиподы *Microdeutopus gryllotalpa*. Кроме того, как в нативном, так и в регионе инвазии азиатская мидия предпочитает защищённые местообитания [Hamza et al., 2022]. В наших исследованиях он обнаружен как на открытом побережье, так и в защищенных от волн районах. Но на открытых участках вид населяет только укрытия: нижнюю сторону валунов, луга морских трав и нитчатые водоросли, прикрепляющиеся к двустворчатым моллюскам крупных размеров, обитающим в поверхностном слое грунта. *Arcuatula senhousia* не была отмечена в сообществах, где доминируют глубоко закапывающиеся подвижные виды (*Abra segmentum*). Таким образом, азиатская мидия в Азовском море отмечена преимущественно как организм-обрастатель. В нативном регионе (Гонконг) [Morton, 1974] этот вид населяет верхний слой грунта, образуя вокруг себя плотный кокон из собственного биссуса, как и некоторые родственные роды митилид (*Musculus* spp.). В инвазивном ареале вид, напротив, ведёт эпибентосный образ жизни [Mistri, 2004]. Это может быть связано с большей доступностью ниш в эпибентосных сообществах, чем в сообществах инфауны. В Азовском море и Керченском проливе в современный период осолонения и понтизации такие ниши могут возникать за счёт увеличения в Азовском море роли крупноразмер-

ных двустворчатых моллюсков, ведущих малоподвижный полупогружённый в субстрат образ жизни [Ревков, Болтачева, 2021]. Среди таких видов – вселенцы *A. kagoshimensis* и гигантская устрица *Magallana gigas*, а также нативный вид – *Mytilus galloprovincialis*.

Заключение

Проведена генетическая идентификация чужеродного вида *Arcuatula senhousia* в Азовском море. Выявлено высокое генетическое разнообразие азовоморской популяции, сопоставимое с большими выборками из других регионов. Наибольшее сходство последовательностей получено с образцами из Италии и США, где этот вид также является инвазионным. Можно предположить смешанное происхождение популяции в Азовском море.

Разноразмерная структура поселений и высокие показатели численности *A. senhousia* в исследованных районах Азовского моря указывают на начинающийся процесс натурализации вида.

Основными факторами, лимитирующими расселение азиатской мидии в Азовском море, с высокой вероятностью являются низкая солёность, низкая температура вод в зимний период и высокий пресс хищников (придонных рыб и водных и околоводных птиц).

Поскольку *A. senhousia* включена в список Самых опасных инвазионных видов России, необходим дальнейший мониторинг популяции этого вида в Азово-Черноморском регионе с особым вниманием к лагунам, заливам и другим полузамкнутым акваториям. Возможно проникновение азиатской мидии в Каспийское море с балластными водами или обрастаниями судов при продолжении повышения его солёности.

Источники финансирования

Работа выполнена при поддержке Государственного задания: ИО РАН № FMWE-2024-0021 «Структурно-функциональная организация, биологическая продуктивность и механизмы современной климатической и антропогенной изменчивости морских и океанических экосистем; экосистемы Арктического бассейна и морей России в современных условиях, биоресурсный потенциал океани-

ческих и морских экосистем», ФИЦ ИнБЮМ «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения», регистрационный № 124022400148-4, ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00007-22-00.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Список литературы

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: КМК, 2004. 436 с.
- Андрулионис Н.Ю., Завьялов И.Б., Рождественский С.А. Основной ионный состав вод Керченского пролива и прилегающих акваторий // Морской гидрофизический журнал. 2024. Т. 40, № 1. С. 87–107.
- Аносов С.Е. Характеристика фауны Азово-Черноморского бассейна. Качественные и количественные изменения за последнее столетие: автореф. дис. ... канд. биол. наук, спец. 03.02.10 «Гидробиология». М.: ФГБНУ «ВНИРО», 2016. 23 с.
- Бердников С.В., Кулыгин В.В., Дашкевич Л.В. Причины стремительного роста солёности воды Азовского моря в XXI веке // Морской гидрофизический журнал. 2024. Т. 39, № 6. С. 760–778.
- Варігін, О. Таксономічна структура прибережного угруповання обростання, що формується чорноморською мідією *Mytilus galloprovincialis* // Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи). 2020. Т. 12, № 2. С. 217–225.
- Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Серых И.В., Лебедев С.А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Каспийского моря (1980–2020) // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2021. Т. 18, № 5. С. 277–291.
- Головкина Е., Набоженко М. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // Вестник южного научного центра РАН. 2012. Т. 8, № 2. С. 53–61.
- Грезе И.И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. Киев: Наукова думка, 1977. 156 с.
- Гринцов В.А. Амфиподы Чёрного моря. / под ред. А.Ю. Синев, Е.А. Колесникова. Севастополь: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», 2022. 476 с.
- Единая государственная система информации об обстановке в Мировом океане. – URL: www.esimo.ru
- Елфимова Н.С., Бондарев С.В., Заикина П.М., Хренкин Д.В., Вехов Д.А., Живоглядова Л.А. Новые данные о чужеродных моллюсках в бассейне Азовского моря // Рациональная эксплуатация водных биологических ресурсов: мат. Международной научно-технической конференции. Владивосток: Дальневосточный гос. технич. рыбохозяйственный ун-т, 2023. С. 169–172.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф. Экспансия двустворчатого моллюска *Anadarakagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 1. С. 83–94.
- Заика В.Е., Валовая Н., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1990. 208 с.
- Киселева М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004.
- Ковалёв Е.А., Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф. Первая находка двустворчатого моллюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) в российской части Азово-Черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 3. С. 24–29.
- Колочкина Г.А., Симакова У.В., Дунка Е., Семин В.Л., Птушкин М.Д., Тимофеев В.А., Рязанцев К.М. Продолжительность жизни *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia) в Азово-Черноморском регионе // В сб.: Тр. IX Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)». Т. 1 (III). – ПолиПРЕСС, 2020. С. 245–248.
- Копий В.Г., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А., Подзорова Д.В., Ковалёва М.А. Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн) // Экосистемы. 2022. № 30. С. 69–83.
- Некрасова М. Я. Изменения бентоса Азовского моря под влиянием осолонения // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, № 7. С. 983–989.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: в 3 т. / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Киев: Наукова думка, 1968–1972. 1312 с.
- Орленко А.Н. Тихоокеанская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Чёрного моря // Тр. ЮгНИРО. 2012. Т. 50. С. 129–133.
- Петросян В.Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Хляп Л.А., Рожнов В.В., Осипов Ф.А., Кривошеина М.Г., Фенёва И.Ю., Решетников А.Н., Башинский И.В., Омельченко А.В. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Ревков Н.К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем-двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А. Донная фауна юго-западной части Азовского моря: трансформация биоценоза макрозообентоса в начале XXI века // Экосистемы. № 26. 2021. С. 51–66.

- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1967. Т. 87. С. 136-177.
- Санамян К.Э., Санамян Н.П. Метод «изопропанол-минеральное масло» в гистологии // Тр. XIII Международной научной конференции 14–15 ноября 2012 г. 2012. С. 155–159.
- Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Лапина Н.М., Агатова А.И., Торгунова Н.И., Зозуля Н.М., Бондаренко Л.Г., Вишневский С., Радченко С., Рой В.И. Комплексные экологические исследования Керченского пролива и Таманского залива после катастрофы танкера с мазутом (2007–2010 гг.) // Тр. ВНИРО. 2013. Т. 150. 65–77.
- Симакова У.В., Ковалёва М.А., Семин В.Л., Тимофеев В.А., Копий В.Г., Колючкина Г.А. Инвазивный двустворчатый моллюск *Arcuatula senhousia* в Керченском проливе: новый этап инвазии // Морские исследования и образование (MARESEDU-2021): тр. X Международной научно-практической конференции, 25–29 октября 2021 г., Москва, РФ. Тверь: ПолиПРЕСС, 2021. Т. 2 (III). С. 218–223.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
- Спиридонов В.А., Колючкина Г.А., Беляев Н.А., Басин А.Б., Козловский В.В. Современное состояние макрозообентоса ультрамелководной зоны Таманского залива Азовского моря // Океанология. 2016. Т. 56, № 2. С. 266–277.
- Старк И.Н. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море // Тр. АзНИИРХ. 1960. Т. 1, № 1. С. 167–229.
- Студеникина Е.И., Воловик С.П., Толоконникова Л.И., Фроленко Л.Н., Селиванова Е.В. Характеристика донных сообществ Азовского моря в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: сб. науч. тр. (1996–1997 гг.). Ростов-на-Дону, 1998. С. 67–77.
- Фашук Д.Я., Флинт М.В., Кучерук Н.В., Литвиненко Н.М., Терентьев А.С., Ковальчук К.С. География макрозообентоса Керченского пролива: динамика распределения, структуры и показателей уровня развития // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2012. № 3. С. 94–108.
- Фроленко Л.Н., Живоглядова Л.А., Ковалёв Е.А. Состояние кормовой базы рыб-бентофагов Азовского моря // Вопросы рыболовства. 2019. Т. 20, № 1. С. 49–58.
- Шаловенков Н.Н. Тенденции вселения чужеродных видов зообентоса в Чёрное море // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, № 1. С. 72–80.
- Экологический атлас. Чёрное и Азовское моря / ПАО «НК «Роснефть», ООО «Арктический научный центр», Фонд «НИР». М.: Фонд «НИР», 2019. 464 с.
- Asif J.H., Krug P.J. Lineage distribution and barriers to gene flow among populations of the globally invasive marine mussel *Musculista senhousia* // Biological Invasions. 2012. Vol. 14. P. 1431-1444.
- Bachelet G., Blanchet H., Cottet M., Dang C., de Montaudouin X., de Moura Queirós A., Gouillieux B., Lavesque N. A round-the-world tour almost completed: first records of the invasive mussel *Musculista senhousia* in the north-east Atlantic (southern Bay of Biscay) // Marine Biodiversity Records. 2009. Vol. 2. P. e119.
- Bernard G., Kauppi L., Lavesque N., Ciutat A., Grémare A., Massé C., Maire O. An Invasive Mussel (*Arcuatula senhousia*, Benson 1842) Interacts with Resident Biota in Controlling Benthic Ecosystem Functioning // Journal of marine science and engineering. 2020. Vol. 8, No 12. P. 963.
- Breton S., Beaupre H.D., Stewart D.T., Hoeh W.R., Blier P.U. The unusual system of doubly uniparental inheritance of mtDNA: isn't one enough? // Trends in genetics. 2007. Vol. 23, No 9. P. 465-474.
- Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. 1987. P. 783-791.
- Chartosia N., Anastasiadis D., Bazairi H., Crocetta F., Deidun A., Despalatovic M., Martino V. D., Dimitriou N., Dragičević B., Dulčić J., Durucan F., Hasbek D., Ketsilis-Rinis V., Kleitou P., Lipej L., Macali A., Marchini A., Ousselam M., Piraino S., Stancanelli B., Theodosiou M., Tiralongo F., Todorova V., Trkov D., Yapici S. New mediterranean biodiversity records (July 2018) // 2018.
- Chiba K. On the ecology of bivalve *Musculista senhousia* // Kaiyo Kagaku (Marine Science). 1977. Vol. 4, No 4. P. 13-17.
- Clarke K., Gorley R. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, 2006. 192 p.
- Clement M., Snell Q., Walker P., Posada D., Crandall K. TCS: estimating gene genealogies // Proceedings of the 16th International Parallel and Distributed Processing Symposium. Vol. 311. Fort Lauderdale, FL, 15–19 April 2002. 2004. P. 1110-1116.
- Crooks J.A. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia* // Marine Ecology Progress Series. 1998. Vol. 162. P. 137-152.
- Crooks J.A. The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a southern California bay // Estuaries. 1996. Vol. 19. P. 42-50.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary bioinformatics. 2005. Vol. 1. P. 117693430500100003.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotechnol., 3: 294-299 // Link: <https://biVol.1y/2x9R9WL>. 1994.
- George E.L., Balakrishnan Nair N. The growth rates of the estuarine mollusc *Musculista arcuatula* Yamamoto and Habe (Bivalvia: Mytilidae) // Hydrobiologia. 1974. Vol. 45. P. 239-248.
- Grintsov V., Sezgin, M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea, 2011.
- Guan F., Han Y., Qu W. On the habitat on growth of *Musculus senhousi* (Benson) // Journal of Fisheries of China. 1989. Vol. 13, No 3. P. 181-188.

- Hamza H., Beya Mammeria A., Bain A., De Wit R., Klein J. First record of the invasive Asian date mussel *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) in El Mellah Lagoon (Southern coast of Algerian Basin, Western Mediterranean) // *BioInvasions Records*. 2022. Vol. 11, No. 3. P. 686-699.
- Hebert P.D., Cywinska A., Ball S.L., DeWaard J.R. Biological identifications through DNA barcodes // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2003. Vol. 270, No. 1512. P. 313-321.
- Hosozawa T., Kunii H., Nakamura M., Ojima T., Sugiyama Y., Yamaguchi K. Spatial, temporal and vertical variation of distribution and major habitats in Asian mussel (*Arcuatula senhousia*) in a brackish river along Sea of Japan // *Plankton and Benthos Research*. 2020. Vol. 15, No. 2. P. 121-131.
- Huber M. Compendium of bivalves A full-color guide to 3,300 of the World's Marine Bivalves A status on Bivalvia after 250 years of research *ConchBooks* // Hackenheim, Germany. 2010.
- Kartavtsev Y.P., Masalkova N.A. Structure, Evolution, and Mitochondrial Genome Analysis of Mussel Species (Bivalvia, Mytilidae) // *International Journal of Molecular Sciences*. 2024. Vol. 25, No. 13. P. 6902.
- Kimani E., Mavuti K., Mukiyama T., Wambiji N. Macrofauna settlement on pearl oyster collectors in Kenya: seasonality and abundance // *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*. 2008. Vol. 7, No. 1.
- KIMURA T., Sekiguchi H. Effects of temperature on larval development of two mytilid species and their implication // *Venus (Japanese Journal of Malacology)*. 1996. Vol. 55, No. 3. P. 215-222.
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Spiridonov V.A., Zalota A.K., Biryukova S.V., Basin A.B., Simakova U.V., Nabozhenko M.V. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: A case study of Taman Bay (the Sea of Azov) // *Regional Studies in Marine Science*. 2019. Vol. 28. P. 100573.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Molecular biology and evolution*. 2018. Vol. 35, No. 6. P. 1547-1549.
- Kurata K., Hiratsuka J. Spatiotemporal changes in distributions of the two dominant bivalve species in an estuarine river connecting two brackish lakes, Japan // *Marine Biology Research*. 2018. Vol. 14, No. 5. P. 484-496.
- Lee J.H., Hong J.-S., Yi S.K. Studies on the benthic fauna on Garolim Bay, Korea // *한국해양학회지*. 1983. Vol. 18, No. 2. P. 111-116.
- Lee J., Kwon S., Ubagan M.D., Lee T., Shin S. Genetic Diversity and Population Dynamics of Invasive *Ascidia aspersa*: Insights from Cytochrome Oxidase Subunit I and 18S rDNA Analyses in Korean and Global Populations // *Water*. 2023. Vol. 15, No. 22. P. 3886.
- Leigh J.W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in ecology and evolution*. 2015. Vol. 6, No. 9. P. 1110-1116.
- Magni P., Montani S., Takada C., Tsutsumi H. Temporal scaling and relevance of bivalve nutrient excretion on a tidal flat of the Seto Inland Sea, Japan // *Marine Ecology Progress Series*. 2000. Vol. 198. P. 139-155.
- Micu D. Annotated checklist of the marine Mollusca from the Romanian Black Sea // *International Workshop on the Black Sea Benthos*. 2004. P. 18-23.
- Mistri M. Ecological characteristics of the invasive Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy) // *Estuaries*. 2002. Vol. 25. P. 431-440.
- Mistri M. Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much ado about nothing? // *Aquaculture*. 2004. Vol. 241, No. 1-4. P. 207-218.
- Mistri M., Fano E., Rossi R. Redundancy of macrobenthos from lagoonal habitats in the Adriatic Sea // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. Vol. 215. P. 289-296.
- Morton B. Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae) // *Pacific science*. 1974. Vol. 28. P. 19-33.
- Munari C., Rossetti E., Mistri M. Shell formation in cultivated bivalves cannot be part of carbon trading systems: a study case with *Mytilus galloprovincialis* // *Marine environmental research*. 2013. Vol. 92. P. 264-267.
- Munari P. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 611. P. 29-43.
- Nahor O., Luzzatto-Knaan T., Israel Á. A new genetic lineage of *Asparagopsis taxiformis* (Rhodophyta) in the Mediterranean Sea: As the DNA barcoding indicates a recent Lessepsian introduction // *Frontiers in Marine Science*. 2022. Vol. 9. P. 873817.
- Nucleotide [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information; [1988] – [cited 2024/08/01]. – URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>
- Ojaveer H., Olenin S., Narščius A., Florin A.-B., Ezhova E., Gollasch S., Jensen K.R., Lehtiniemi M., Minchin D., Normant-Saremba M. Dynamics of biological invasions and pathways over time: a case study of a temperate coastal sea // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. P. 799-813.
- Otero M., Cebrian E., Francour P., Galil B., Savini D. Monitoring marine invasive species in Mediterranean marine protected areas (MPAs): a strategy and practical guide for managers // *IUCN, Malaga*. 2013. Vol. 136.
- Overview of 2004/05 Rapid Assessment Shore and Channel Surveys for Exotic Species in San Francisco Bay. / Cohen A. N.: San Francisco Estuary Institute San Francisco, 2005.
- Passamonti M. An unusual case of gender-associated mitochondrial DNA heteroplasmy: the mytilid *Musculista senhousia* (Mollusca Bivalvia) // *BMC Evolutionary Biology*. 2007. Vol. 7. P. 1-11.
- Passamonti M., Ricci A., Milani L., Ghiselli F. Mitochondrial genomes and Doubly Uniparental Inheritance: new insights from *Musculista senhousia* sex-linked mitochondrial DNAs (Bivalvia Mytilidae) // *BMC genomics*. 2011. Vol. 12, No 1. P. 1-19.
- Ratnasingham S., Hebert P.D. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system // *PloS one*. 2013. Vol. 8, No 7. P. e66213.
- Report of the regional workshop to facilitate the description

- of ecologically and biologically significant marine areas in the Black Sea and the Caspian Sea. Baku, 24–29 April 2017. 2018.
- Reusch Vol. B., Williams S.L. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 428-441.
- Rey A., Basurko O.C., Rodriguez-Ezpeleta N. Considerations for metabarcoding-based port biological baseline surveys aimed at marine nonindigenous species monitoring and risk assessments // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10, No. 5. P. 2452-2465.
- Schneider S., Excoffier L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // *Genetics*. 1999. Vol. 152, No. 3. P. 1079-1089.
- Schubart P.D., Deli T., Mancinelli G., Cilenti L., Gil Fernández A., Falco S., Berger S. Phylogeography of the Atlantic blue crab *Callinectes sapidus* (Brachyura: Portunidae) in the Americas versus the Mediterranean Sea: Determining origins and genetic connectivity of a large-scale invasion // *Biology*. 2022. Vol. 12, No. 1. P. 35.
- Sgro L., Turolla E., Rossi R., Mistri M. Sexual maturation and larval development of the immigrant Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in a Po River deltaic lagoon // *Italian Journal of Zoology*. 2002. Vol. 69, No. 3. P. 223-228.
- Sievers F., Barton G.J., Higgins D.G. Multiple sequence alignments // *Bioinformatics*. 2020. Vol. 27. P. 227-250.
- Slack-Smith S., Brearley A. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia (Mollusca: Mytilidae) // *Records of the Western Australian Museum*. 1987. Vol. 13, No. 2. P. 225-230.
- Tanaka M. Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa, 2: Production of *Musculista senhousia* (Bivalvia, Mytilidae) // *Bulletin of Amakusa Marine Biological Laboratory*. 1978. Vol. 4. P. 215-233.
- Varigin A.Y. Possible consequences of the invasion of the alien mollusk *Arcuatula senhousia* (Bivalvia, Mytilidae) in the Black Sea // *Book of Abstracts of the 1st International Scientific Conference “Alien species of animals, fungi and plants in Belarus and neighboring countries”*. Minsk, 2021. P. 114-115.
- von Cräutlein M., Korpelainen H., Pietiläinen M., Rikkinen J. DNA barcoding: a tool for improved taxon identification and detection of species diversity // *Biodiversity and conservation*. 2011. Vol. 20. P. 373-389.
- Wallentinus I., Nyberg P.D. Introduced marine organisms as habitat modifiers // *Marine pollution bulletin*. 2007. Vol. 55, No. 7-9. P. 323-332.
- Watson G.J., Dyos J., Barfield P., Stebbing P., Dey K. G. Evidence for self-sustaining populations of *Arcuatula senhousia* in the UK and a review of this species’ potential impacts within Europe // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, No. 1. P. 9678.
- Wolff W. J., Reise K. Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into northern and western European coastal waters // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management* Springer, 2002. P. 193-205.
- Yamamuro M., Hiratsuka J., Ishitobi Y. What prevents *Musculista senhousia* from constructing byssal thread mats in estuarine environments? A case study focusing on Lake Shinji and nearby estuarine waters // *Landscape and ecological engineering*. 2010. Vol. 6. P. 23-28.
- Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J., Briand F. CIESM atlas of exotic species in the Mediterranean // *Molluscs*. 2003. Vol. 3. P. 376.
- Zhulidov A., Kozhara A., Son M.O., Morhun H., Velde G. v. d., Leuven R.S., Santiago-Fandino V., Nalepa Vol. Additional records of the bivalves *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) and *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Mytilidae) in the Ponto-Caspian region // *Bioinvasions Records*. 2021. Vol. 10, No. 1. P. 119-135.
- Zolotarev V.N. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species // *Marine ecology*. 1996. Vol. 17, No. 1-3. P. 227-236.

ASIAN DATE MUSSEL – *ARCUATULA SENHOUSIA* (BENSON, 1842): ON-GOING INVASION IN THE AZOV-BLACK SEA BASIN

© 2024 Kolyuchkina G.A.^{a,*}, Simakova U.V.^{a,**}, Kovaleva M.A.^{b,***}, Zalota A.K.^{a,****}, Zhivoglyadova L.A.^{c,*****}, Syomin V.L.^{a,*****}, Timofeev V.A.^{b,*****}, Kopyi V.G.^{b,*****}, Bondarenko L.V.^{b,*****}

^a Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia

^b Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia

^c Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography VNIRO, Azov-Black Sea Branch (AzNIIRKh), Rostov-on-Don, 344002 Russia

e-mail: *galka.sio@gmail.com; **yankazeisig@gmail.com; ***kovalmargarita@mail.ru; ****azalota@gmail.com; *****l.zhivoglyadova@mail.ru; *****svinivod@yandex.ru; *****vatimofeev@ibss-ras.ru; *****verakopiy@gmail.com; *****bondarenko.luda@gmail.com

The morphology, biological traits, sex and size structure, and genetic diversity of the recent invader – the Asian date mussel, *Arcuatula senhousia* – in the Kerch Strait, Taman Bay, and the southern part of the Sea of Azov were described. The Sea of Azov population exhibits a high level of genetic diversity, comparable to that of other invasion regions. The surveyed population showed significant similarity to invasive populations from both Italy and the USA. *Arcuatula senhousia* specimens were found on soft bottoms, rocky substrates, and macrophytes as fouling. The mussels were observed attached to other mollusks and forming cocoons with byssus and filamentous algae on soft bottoms. The highest abundance in the study area on soft bottoms reached 190 ind/m², which was an order of magnitude lower compared to the abundance in native regions and other invaded areas. Dense mats of *A. senhousia* were not observed. Specimens of varying sizes were found in the study areas from 2019 to 2021, with shell lengths ranging from 0.5 to 28 mm. The largest specimens were of a size comparable to adults from both invasive and native regions. The gonads of specimens with shell lengths of 7–21 mm were mature and in the pre-spawning phase, indicating the formation of a self-sustaining population in the Sea of Azov. The main limiting factors for the formation of a dense and widespread population were high wave action and predation pressure. Further expansion of the species could be expected in the Caspian basin.

Keywords: Asian date mussel, *Arcuatula senhousia*, invasive species, Azov-Black Sea region, size structure, macrozoobenthos, genetic diversity.

ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ПОВРЕЖДЕНИЯ КОРНЕЙ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. (APIACEAE) ЛИЧИНКАМИ СЦИАРИДЫ *BRADYSIA IMPATIENS* (JOHANNSEN, 1912) (DIPTERA: SCIARIDAE)

© 2024 Кривошеина М.Г.^{a*}, Кривошеина Н.П.^a, Озерова Н.А.^b, Озеров А.Л.^c

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

^bИнститут истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва, 125315, Россия

^cЗоологический музей МГУ, Москва, 125009, Россия

e-mail: *kriv2260@rambler.ru

Поступила в редакцию 4.06.2024. После доработки 21.09.2024. Принята к публикации 24.10.2024

Сциарида *Bradysia impatiens* (Johannsen, 1912) (Diptera, Sciaridae) известна как вредитель – полифаг, уничтожающий растения в теплицах. Этот вид повреждает более 25 видов растений. Личинки были обнаружены на стеблях и корнях растений: недотроги, узамбарской фиалки (сенполии), львиного зева, фасоли, шлюмбергеры, гвоздики, хризантемы, пеларгонии, огурцов, цикламены, фрезии, герани, гортензии, салата, лилии, люцерны, люпина, кукурузы, дыни, гороха, пуансеттии, картофеля, клубники, сахарной свёклы, эвкалипта, сосны, на орхидеях и др. Их деятельность приводит к увяданию, задержке роста, хлорозу, преждевременной потере листы и в конечном итоге – к гибели растений. Они повреждают также шампиньоны и другие грибные культуры. Вредитель к настоящему времени распространился всемирно, поэтому определить достоверно его нативный ареал не представляется возможным. Нами впервые зарегистрирован случай повреждения личинками *B. impatiens* корней борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae). Более 100 личинок обитали в корне толщиной 8 см. Освоение опасного сорняка новым вредителем свидетельствует о продолжающемся процессе взаимодействия инвазионного вида с фитофагами. Составлена карта мирового распространения сциарида.

Ключевые слова: вредитель, борщевик Сосновского, корень, Sciaridae, *Bradysia impatiens*, первое наблюдение, карта ареала.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-85-91

Введение

Сциариды (Diptera, Sciaridae) – крупное семейство двукрылых насекомых, представители которого распространены всемирно. В Палеарктике известно более 800 видов сциарид, из которых около 250 видов относятся к роду *Bradysia* Winnertz, 1867. Имаго сциарид средних размеров, длина тела не более 9 мм. Они плохо летают и поэтому обычно приурочены к кустарниковой и травянистой растительности. Многие виды приспособились к обитанию и развитию в теплицах, на фермах по разведению грибов, в горшках с домашними растениями, где они наносят существенный вред выращиваемым культурам. Имаго живут несколько дней и не питаются или пьют жидкости [Menzel, Mohrig, 1999]. Личинки среднего размера, длина тела не превышает 15 мм, с хорошо развитым рото-

вым аппаратом грызущего типа. Они живут большими колониями, состоящими из сотен и тысяч особей, и наносимый ими вред растениям объясняется прежде всего их огромным количеством. Личинки развиваются среди корней растений, в стеблях, в растительных остатках, мёртвой древесине, грибах, иногда в гнёздах птиц. Личинки – полифаги, питающиеся разлагающимися растениями, грибами, водорослями и в некоторых случаях живыми растительными тканями. Известны массовые миграции личинок сциарид, когда многие тысячи особей перемещаются по поверхности почвы, образуя многослойную длинную полосу [Brues, 1951].

Род *Bradysia* является самым крупным по числу видов в Палеарктике. В этом роде широкую известность получили 2 вида сциарид: *B. brunnipes* (Meigen, 1804) – огуреч-

ный комарик, который серьезно повреждает огурцы и шампиньоны при тепличном выращивании, и *B. difformis* Frey, 1948, в более ранних литературных источниках упоминаемый как *B. paupera* Tuomikoski, 1960, – опасный вредитель огурцов в гидропонных культурах [Гербачевская, 1969; Menzel, Mohrig, 1999; Mohrig et al., 2012], сейчас названия *B. paupera* и *B. difformis* сведены в синонимы к *B. impatiens* (Johannsen, 1912). Сциарида *B. impatiens* во многих странах считается инвазионным видом [GBIF, <https://www.gbif.org/species/1488614> и 1488930].

В данной статье мы впервые регистрируем случай повреждения личинками *B. impatiens* корней известного инвазионного растения – борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden.

Материал и методы

Личинки сциариды были собраны в Московской области, городской округ Шаховская, окр. д. Бурцево [55.9928128° с.ш., 35.5794811° в.д.] 30 апреля 2024 г. [сборщик Н.А. Озерова]. При этом 30 личинок были зафиксированы в 96%-ном и 70%-ном спирте, 40 личинок вместе с частицами корня были помещены в лабораторные условия в стеклянные пробирки, заполненные влажным мхом *Sphagnum* sp., для выведения имаго. Мох периодически увлажняли, не допуская его пересыхания. Пробирки содержали при комнатной температуре 22–25°C. Выход имаго произошел 17–19 мая 2024 г. Всего получено особей: 4 самца и 22 самки, которые были также зафиксированы в 96%-ном и 70%-ном спирте. Определение материала проводили по самцам. Для этого взрослые особи были обработаны 40%-ным раствором КОН в течение 5 часов. Препараты гениталий были изучены в растворе глицерина под микроскопом МБС-10 с использованием определительных таблиц и рисунков нескольких авторов [Гербачевская, 1969; Menzel, Mohrig, 1999; Menzel et al., 2003]. Вид был определен как *B. impatiens* (Johannsen, 1912).

Результаты

На территории в окр. д. Бурцево городского округа Шаховская нами с 2006 г. про-

водились регулярные обследования растений борщевика Сосновского. Было обнаружено несколько видов насекомых – вредителей на разных органах растения [Кривошеина, 2011]. Новый вредитель корней, комарик – сциарида *B. impatiens*, мог попасть на участок из теплиц садоводческого товарищества, находящегося в 30 м от исследуемой ценопопуляции борщевика.

Личинки *B. impatiens* были собраны из корня борщевика Сосновского на участке, на котором инвазионный вид растения подвергался многолетней обработке гербицидами и кошению. В результате проводимых мероприятий растение не зацвело, а корень его постепенно утолщался от года к году и достиг диаметра 8 см. Возраст данного растения мы оцениваем в 3–4 года. Внешне растение отличалось от здорового тем, что нарастающие молодые листья не расправлялись, а оставались сморщенными. Личинки ярко-жёлтого цвета размером около 1 см были хорошо заметны и располагались в нескольких полостях внутри корня группами по 15–30 особей (рис. 1). Тка-



Рис. 1. Личинки *Bradysia impatiens* в корне *Heracleum sosnowskyi*.

ни корня в местах повреждений были выедены и покрыты слизью.

Общая характеристика сциариды *B. impatiens*: диагностика, нативный и инвазионный ареалы, вредоносность и векторы инвазии, методы борьбы

Диагностика. Вид *B. impatiens* описан с территории США [Johannsen, 1912]. Позже он был дважды описан под другими названиями – *B. difformis* Frey, 1948, и *B. paupera* Tuomikoski, 1960, с территории ботанического сада г. Хельсинки (Финляндия) [Frey, 1948; Tuomikoski, 1960]. Практически одновременно он был описан с Гавайских островов как *B. hardyi* Shaw, 1952, а чуть позже – из Японии как *B. agrestis* Sasakawa, 1978 [Shaw, 1952; Sasakawa, Akamatsu, 1978]. Вид многократно регистрировался во всех частях света под этими названиями до тех пор, пока не провели ревизию сциарид Северной Америки, в которой было установлено валидное название для данного вида – *Bradysia impatiens* (Johannsen, 1912) [Mohrig et al., 2012], а остальные 4 видовых названия сведены к нему в синонимы.

Нативный и инвазионный ареалы. Вид *B. impatiens* был описан с территории штата Нью-Йорк [Johannsen, 1912]. По коллекционным данным, он был найден в штате Иллинойс в 1939 г., в штате Вашингтон в 1991 г. и в Калифорнии в 1996 г., а впоследствии в штатах Массачусетс и Миссури [Mohrig et al., 2012]. С 1948 г. известен из Финляндии [Frey, 1948]. В 1952 г. вид выявлен на Гавайских островах [Shaw, 1952]. В 1968 г. найден в Австралии (Новый Южный Уэльс), а к 2015 г. распространился по всей территории страны, включая и острова [Broadley et al., 2018]. С 1978 г. регистрируется в Японии [Sasakawa, Akamatsu, 1978]. К 1990 г. он был найден в Германии, Италии, Финляндии, Великобритании, Латвии, на севере и в центральной части Европейской части СССР, Средней Азии [Гербачевская, 1969; Menzel et al., 1990; Babytskiy et al., 2019]. К 2003 г. вид зарегистрировали также в Испании, Швейцарии, Нидерландах, Чехии, Исландии, Азербайджане и Бразилии [Menzel et al., 2003; Babytskiy et al., 2019]. Найден также в России на Алтае [Комарова,

2003]. Позднее вредитель был обнаружен в Ирландии [Menzel et al., 2006] и ЮАР [Hurley et al., 2007], Казахстане [Sataeva, 2011]. В Мексике вредитель найден в 2012 г. [Marín-Cruz et al., 2015]. На Украине первые экземпляры этого вида пойманы в 2013 г. [Babytskiy et al., 2019]. В Китае отмечен в 2015 г. [Han et al., 2015], в Канаде в 2000 г. [Mohrig et al., 2012], на Тайване обнаружен в 2023 г. [Chang et al., 2023]. По данным международной базы GBIF, вид распространен также в Норвегии, Швеции, Колумбии, Южной Кореи [<https://www.gbif.org/species/1488614> и [1488930](https://www.gbif.org/species/1488930)]. При этом в подавляющем числе случаев вид обнаруживали только в теплицах, на плантациях, в горшках с домашними растениями [Menzel et al., 2003; Babytskiy et al., 2019; Mohrig et al., 2012]. Тем не менее многие авторы регистрировали присутствие вида в естественных биоценозах. Например, в Средней Европе *B. impatiens* был пойман в естественных местообитаниях – в лиственных (бук, медный бук, дуб) или хвойных (сосна, ель) лесах [Menzel, Mohrig, 1990]. Вид обнаружен также на вересковых пустошах (на торфе) и в садах (на декоративных растениях), в том числе на плантациях сосны [Menzel et al., 2003; Hurley et al., 2007]. В Австралии на всей территории страны вид отмечен как в теплицах, так и в природных условиях [Broadley et al., 2018]. В США, с территории которых был описан вид, его регистрировали в штате Нью-Йорк в корнях недотроги *Impatiens* sp. без указания видового названия растения (многие виды этого рода выращиваются как культурные в садах и как комнатные растения), в Калифорнии – в природном парке Топанга по единственному экземпляру, в Иллинойсе в норе мыши и в Вашингтоне без указания места сбора [Mohrig et al., 2012]. Трудно судить о том, насколько вид распространен и распространён ли вообще в природных условиях в США. На Гавайях *B. impatiens* – это обычный равнинный вид, встречающийся на всех крупных островах [Steffan, 1973].

Обнаруженные нами личинки развивались в корне инвазионного растения вблизи тепличных хозяйств садоводческого товарищества в Московской области; мы не считаем это местообитание природным. В связи с вы-

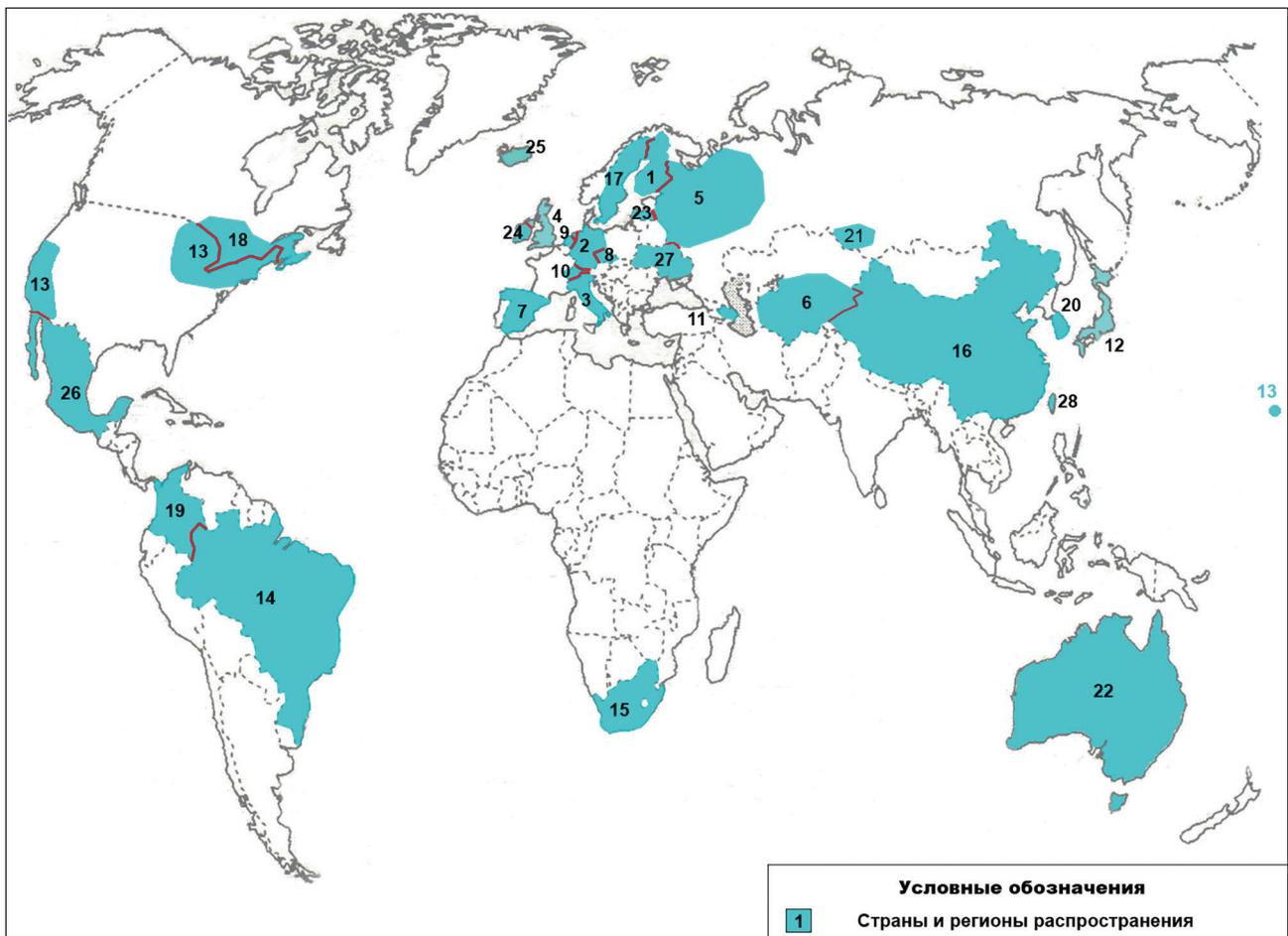


Рис. 2. Карта мирового распространения сциариды *Bradysia impatiens*: 1 – Финляндия, 2 – Германия, 3 – Италия, 4 – Великобритания, 5 – Европейская часть России, 6 – Средняя Азия, 7 – Испания; 8 – Швейцария, 9 – Нидерланды, 10 – Чехия, 11 – Азербайджан, 12 – Япония, 13 – США, 14 – Бразилия, 15 – ЮАР, 16 – Китай, 17 – Швеция, 18 – Канада, 19 – Колумбия, 20 – Южная Корея, 21 – Алтайский край (Россия), 22 – Австралия, 23 – Латвия, 24 – Ирландия, 25 – Исландия, 26 – Мексика, 27 – Украина, 28 – Тайвань.

шесказанным достоверно определить нативный ареал вида в настоящее время нам кажется проблематичным [рис. 2].

Вредоносность. Личинки *B. impatiens* наносят наибольший вред в условиях повышенной влажности. Прямой вред связан с тем, что они питаются на корнях и повреждают их, а также минируют стебли и листья. Это приводит к увяданию, задержке роста, хлорозу, преждевременной потере листьев и в конечном итоге – к гибели растений. Массовое развитие вида в теплицах может приводить к полной потере культур. Косвенный ущерб происходит от того, что личинки, повреждая поверхность тканей, создают точки входа для фитопатогенов. Они переносят грибковые и вирусные заболевания от растения к растению. Роль представителей рода *Bradysia* в передаче оомицетов и грибов, таких как

Pythium spp., *Fusarium* spp. и *Verticillium* spp., хорошо документирована [Budziszewska et al., 2021; Edwardson et al., 1991; Jarvis et al., 1993; Kalb, 1986; Leath et al., 1969]. Высокая вредоносность вида обусловлена большим количеством поколений и быстрым наращиванием численности: в оптимальных условиях *B. impatiens* может иметь до 9 поколений в году; в условиях теплиц вид может развиваться непрерывно [Menzel et al., 2003].

Личинки вредителя обнаружены на стеблях и корнях молодых растений: недотроги, узамбарской фиалки (сенполии), львиного зева, фасоли, шлюмбергеры, гвоздики, хризантемы, пеларгонии, огурцов, цикламены, фрезии, герани, гортензии, салата, лилии, люцерны, люпина, кукурузы, дыни, гороха, бобов, пуансеттии, картофеля, клубники, сахарной свёклы, моркови, сосны, эвкалипта и мно-

гих других [Menzel et al., 2003; Mohrig et al., 2012; Broadley et al., 2018; <https://www.gbif.org/species/1488614>], на орхидеях *Phalaenopsis* sp. [Han et al., 2015] и грибах (шампиньон двуспоровый *Agaricus bisporus*, агарик бразильский *A. blazei*, аурикулярия густоволосистая *Auricularia polytricha* и др.) в теплицах [Broadley et al., 2018; Chang et al., 2023].

Векторы инвазии. Личинки и имаго вредителя преднамеренно интродуцируются с почвой, растительными материалами, продукцией теплиц.

Методы борьбы. Борьба с вредителем в основном достигается за счёт использования химических инсектицидов, а также агентов биоконтроля, таких как энтомопатогенные нематоды (ЭПН). Использование ЭПН более предпочтительно, поскольку сциариды являются вредителями таких культур, как грибы и овощи, имеющих короткий жизненный цикл, или комнатных растений, которые находятся в очень тесной связи с человеком. Контроль с помощью ЭПН в основном достигался за счёт использования *Steinernema* sp. и *Heterorhabditis* sp. [San-Blas et al., 2017].

Обсуждение

Массовое развитие личинок *B. impatiens* в корне борщевика Сосновского – это уникальное событие, свидетельствующее о том, что по мере удлинения срока натурализации инвазионного растения на новой территории происходит постепенное освоение его ресурса насекомыми-фитофагами. По нашим оценкам, заселение борщевика Сосновского фитофагами на территории Москвы и Московской области началось примерно в 2005 г., и к 2011 г. на сорняке было обнаружено 5 видов вредителей, личинки одного из них – жука *Lixus iridis* Olivier, 1807 (Coleoptera, Curculionidae) повреждали именно корни [Кривошеина, 2011].

Известно, что листья, стебли и корни *H. sosnowskyi* насыщены фототоксичными фуранокумарины, которые защищают растений от вредителей и болезней [Виноградова, Куклина, 2012]. На примере близкого растения *Pastinaca sativa* L. было показано, что под воздействием фуранокумаринов ослабевает жизнедеятельность листогрызущих фитофа-

гов [Lampert et al., 2011]. Заселение подобных растений новыми видами фитофагов представляет определённую сложность. В нашем случае в роли нового вредителя выступил многоядный вид, освоивший огромное количество культурных растений, различных по составу и концентрации содержащихся в них веществ. Сциариды *B. impatiens* успешно заселили корень растения, личинки развились в нём в массовом количестве, вылетевшие имаго были активны и не имели отклонений в развитии.

Возможно, успешное освоение борщевика Сосновского в нашем случае облегчилось тем, что растения в ценопопуляции были ослаблены в результате проводимых мероприятий по борьбе: постоянного кошения и применения гербицидов в течение 5 лет.

Освоение опасного сорняка новым вредителем свидетельствует о продолжающемся процессе взаимодействия инвазионного вида с фитофагами.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Госзаданий Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН № FFER-2024-0018 (М.Г. Кривошеина и Н.П. Кривошеина), Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН №122031600400-5 (Н.А. Озерова), а также Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова № 121032300105-0 (А.Л. Озеров).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 с.
- Гербачевская А.А. Сем. Sciaridae (Lycoriidae) // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. V. Ч. I. Л.: Наука, 1969. С. 320–356.

- Комарова Л.А. Обзор видов сциарид рода *Bradysia* Winnertz (Diptera, Sciaridae) фауны Алтая // Энтомол. обозр. 2003. Т. 82, № 2. С. 500–510.
- Кривошеина М.Г. Насекомые – вредители борщевика Сосновского в Московском регионе и преспективы их использования в биологической борьбе // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4, № 1. С. 44–51.
- Babytskiy A.I., Moroz M.S., Kalashnyk S.O., Bezsmertna O.O., Dudiak I.D., Voitsekhivska O.V. New findings of pest sciarid species (Diptera, Sciaridae) in Ukraine, with the first record of *Bradysia difformis* // Biosyst. Divers. 2019. V. 27, N 2. P. 131-141. DOI:10.15421/011918
- Broadley A., Kauschke E., Mohrig W. Black fungus gnats (Diptera: Sciaridae) found in association with cultivated plants and mushrooms in Australia, with notes on cosmopolitan pest species and biosecurity interceptions // Zootaxa. 2018. V. 4415, N 2. P. 201-242. DOI:10.11646/zootaxa.4415.2.1
- Brues C.T. A Migrating Army of Sciarid Larvae in the Philippines // Psyche. 1951. V. 58. P. 73-76.
- Budziszewska M., Frackowiak F., Obrepalska-Stepłowska A. Analysis of the Role of *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae) as a Vector Transmitting Peanut Stunt Virus on the Model Plant *Nicotiana benthamiana* // Cells. 2021. V. 10, N 6. P. 1546. DOI:10.3390/cells10061546
- Chang S.C., Shentu H., Shin H.T., Lin S.F. First record of the pest *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae) and overview of *Bradysia* species in Taiwan First record of the pest *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae) and overview of *Bradysia* species in Taiwan // Oriental Insects. 2023. V. 57. P. 157-171. DOI:10.1080/00305316.2023.2252806
- Edwardson J.R., Christie R.G. CRC Handbook of Viruses Infecting Legumes. Florida: CRC Press. 1991. 780 p.
- Frey R. Entwurf einer neuen Klassifikation der Mückenfamilie Sciaridae (Lycoriidae). II. Die nordeuropaischen Arten // Notul. Ent. 1948. V. 27, N 2-4. P. 33-112.
- GBIF – the Global Biodiversity Information Facility – is an international network and data infrastructure funded by the world's governments and aimed at providing anyone, anywhere, open access to data about all types of life on Earth. <https://www.gbif.org/species/1488614> и 1488930 (Accessed on 1 June 2024).
- Han Q.X., Cheng D.M., Luo J., Zhou C.Z., Lin Q.S., Xiang M.M. First report of *Bradysia difformis* (Diptera: Sciaridae) Damage to *Phalaenopsis* orchid in China // Journal of Asia-Pacific Entomology. 2015. V. 18. P. 77-81. DOI:10.1016/j.aspen.2014.12.005
- Hurley B.P., Govender P., Coutinhob T.A., Wingfield B.D., Wingfield M.J. Fungus gnats and other Diptera in South African forestry nurseries and their possible association with the pitch canker fungus // South African Journal of Science. 2007. V. 103. P. 43-46.
- Jarvis W.R., Shipp J.L., Gardiner R.B. Transmission of *Pythium aphanidermatum* to greenhouse cucumber by the fungus gnat *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae) // Ann. Appl. Biol. 1993. V. 122. P. 23-29. DOI:10.1111/j.1744-7348.1993.tb04010.x
- Johannsen O.A. The fungus gnats of North America. Part IV. Bulletin of the Maine Agricultural Experimental Station. 1912. V. 200. P. 57-146. DOI:10.5962/bhl.title.86614
- Kalb D.W. Dispersal of *Verticillium albo-atrum* by the Fungus Gnat (*Bradysia impatiens*) // Plant Dis. 1986. V. 70. P. 752-762. DOI: 10.1094/PD-70-752
- Lampert E.C., Zangerl A.R., Berenbaum M.R., Ode P.J. Generalist and specialist host-parasitoid associations respond differently to wild parsnip (*Pastinaca sativa*) defensive chemistry // Ecological Entomology. 2011. Vol. 36 (1). P. 52-61. DOI:10.1111/j.1365-2311.2010.01244.x
- Leath K.T., Newton R.C. Interaction of a fungus gnat *Bradysia* sp. (Sciaridae) with *Fusarium* spp on alfalfa and red clover // Phytopathology. 1969. V. 59. P. 257-278.
- Marín-Cruz V.H., Cibrián-Tovar D., Méndez-Montiel J.T., Pérez-Vera O.A., Cadena-Meneses J.A., Rodríguez-Yam H.H. G., Cruz-Rodríguez J.A., Cruz-Rodríguez J.A. Biology of *Lycoriella ingenua* and *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae). Madera y Bosques. 2015. V. 21, N 1. P.113-128. DOI: 10.21829/myb.2015.211436
- Menzel F., Mohrig W. Revision der palaarktischen Trauermücken (Diptera: Sciaridae) // Studia Dipterologica Supplement. 1999. N 6. S. 1-761.
- Menzel F., Mohrig W., Groth I. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Diptera – Sciaridae // Beitr. Ent. Berlin. 1990. Bd. 40, H. 2. S. 301-400.
- Menzel F., Smith J. E., Chandler P. J. The sciarid fauna of the British Isles (Diptera: Sciaridae), including descriptions of six new species. Zoological Journal of the Linnean Society. 2006. V. 146, N 1. P. 1-147. DOI:10.1111/j.1096-3642.2006.00190.x
- Menzel F., Smith J.E., Colauto N.B. *Bradysia difformis* Frey and *Bradysia ocellaris* (Comstock): Two Additional Neotropical Species of Black Fungus Gnats (Diptera: Sciaridae) of Economic Importance: A Redescription and Review // Ann. Entomol. Soc. Am. 2003. V. 96, N 4. P. 448-457. DOI: 10.1603/0013-8746(2003)096[0448:BDFABO]2.0.CO;2
- Mohrig W., Heller K., Hippa H., Vilkamaa P., Menzel F. Revision of the Black Fungus Gnats (Diptera: Sciaridae) of North America [Revision der Trauermücken (Diptera: Sciaridae) Nordamerikas] // Studia dipterologica. 2012. B. 19, H. ½. S. 141-286.
- San-Blas E., Luzardo M., Larreal J., Portillo E., Bastidas B. Biological control of the fungus gnats *Bradysia difformis* (Diptera, Mycetophilidae) in mushrooms with *Heterorhabditis amazonensis* in tropical conditions // Scientia Horticulturae. 2017. Vol. 216. P. 120-125.
- Sasakawa M., Akamatsu M. A new greenhouse pest, *Bradysia agrestis*, injurious to potted lily and cucumber // Paper Lab. Ent. Fac. Agric. Kyoto. 1978. V. 61. P. 26-30.
- Sataeva A. R. Distribution of the population of Sciaridae (Diptera) in forest-steppe landscape zone of the south-eastern part of Kazakhstan // Bulletin of Semipalatinsk State University named after Shakarim. 2011. V. 55, N 3. P. 89-91.
- Shaw F.R. New Sciaridae from the Hawaiian Islands (Diptera) // Proceedings of the Hawaiian Entomological Society. 1952. V. 14, N 3. P. 491-496.

Steffan W.A. Notes on Hawaiian Sciaridae (Diptera) and descriptions of two new species // Pacific Insects. 1973. V. 15, N 3-4. P. 353-361.

Tuomikoski R. Zur Kenntnis der Sciariden (Dipt.) Finnlands // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1960. Bd. 21, N 4. S. 1-164.

THE FIRST CASE OF DAMAGE TO THE ROOTS OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. (APIACEAE) BY SCIARID LARVAE *BRADYSIA IMPATIENS* (JOHANNSEN, 1912) (DIPTERA: SCIARIDAE)

© 2024 Krivosheina M. G.^{a*}, Krivosheina N. P.^a, Ozerova N. A.^b, Ozerov A. L.^c

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia

^bVavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 125315, Russia

^cZoological Museum of the Moscow Lomonosov State University, Moscow 125009, Russia

e-mail: *kriv2260@rambler.ru

The sciarid *Bradysia impatiens* (Johannsen, 1912) (Diptera, Sciaridae) is known as a polyphagous pest that destroys plants in greenhouses. This species damages more than 25 plant species. The larvae were found on the stems and roots of plants: *impatiens* plant, Usambara violet (*Saintpaulia*), snapdragon, bean, *Schlumbergera*, carnation, chrysanthemum, pelargonium, cucumber, cyclamen, freesia, geranium, hydrangea, lettuce, lily, alfalfa, lupine, corn, melon, peas, poinsettias, potatoes, strawberries, sugar beets, eucalyptus, pine, orchids, and many others. Their activity leads to wilting, stunted growth, chlorosis, premature loss of foliage and, ultimately, to the death of plants. They also damage champignons and other mushroom crops. The pest has now spread all over the world, so it is not possible to reliably determine its native range. For the first time, a case of damage by *B. impatiens* larvae to the roots of Sosnowsky's hogweed *Heracleum sosnowskyi* Manden (Apiaceae) has been recorded. More than 100 larvae lived in a root of 8 cm thick. The development of a dangerous weed by a new pest indicates the ongoing process of interaction between the invasive species and phytophages. A map of the world distribution of the sciarid has been compiled.

Key words: pest, Sosnowsky's hogweed, root, Sciaridae, *Bradysia impatiens*, first observation, map of world distribution.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ФИТОФАГОВ С ИНВАЗИОННЫМИ ВИДАМИ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕЙ РОССИИ

© 2024 Куклина А.Г.* , Стогова А.В.** , Каштанова О.А.***, Виноградова Ю.К.****

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

e-mail: *alla_gbsad@mail.ru; **a.stogova85@gmail.com; ***ol-al-kashtanova@mail.ru; ****gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 5.06.2024. После доработки 21.09.2024. Принята к публикации 22.10.2024

Цель исследования – выявление фитофагов, относящихся к Insecta и Gastropoda, формирующих трофические связи с инвазионными видами растений в Средней России. Оценивались возможности адаптации фитофагов к 15 инвазионным видам, входящим в ТОП-100. Выявлено 42 вида насекомых-фитофагов, относящихся к 20 семействам из 5 отрядов: Coleoptera (14 видов), Lepidoptera (13), Diptera (5), Hemiptera (5) и Homoptera (5 видов). Моллюски *Helicigona lapicida* L. и *Physa fontinalis* L. адаптированы к 5 инвазионным видам растений. Среди насекомых по степени специфичности кормовой базы преобладают полифаги (76%), в меньшей степени участие олигофагов (19%), единично – монофагов (5%). По типу питания большинство насекомых-фитофагов относятся к группе грызущих (32 вида), на долю сосущих и минирующих приходится по 5 видов. В результате многолетнего мониторинга 15 инвазионных видов выявлено постепенное формирование повреждающего комплекса с вступлением в трофические связи представителей автохтонной фитотрофной энтомофауны и моллюсков, переходящих на инвазионные виды с растений близких таксономических групп. Значимой корреляции между временем появления чужеродного вида и разнообразием адаптировавшихся к нему фитофагов не выявлено. Скорость и успешность адаптации фитофагов к натурализующимся чужеродным видам определяется экологическими условиями, действием антропогенных факторов, возрастом насаждений и наличием в близлежащих экотопах аборигенных или широко культивируемых видов, близких по таксономии. Таким образом, гипотеза «Natural enemies» верна лишь на начальном этапе натурализации. В дальнейшем вредители-полифаги близкородственных аборигенных или широко культивируемых видов активно включаются в комплекс «инвазионный вид – фитоконсорт». Учитывая тот факт, что в большинстве случаев речь идет о незначительных, часто единичных повреждениях инвазионных растений, требуется дальнейшее изучение фитоконсо́ртов для более полного понимания стабильности трофических связей в биоценозах.

Ключевые слова: инвазионные растения, фитофаги, трофические связи, Средняя Россия
DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-92-109

Введение

Контроль расселения чужеродных организмов (растений, а также их вредителей) является приоритетным для сохранения биологического разнообразия и улучшения среды обитания человека. Актуальность проблемы определяется тем, что в умеренной зоне обоих полушарий Земли насчитывается уже более 9 тысяч чужеродных видов [Rušek et al., 2017], а список агрессивных инвазионных чужеродных видов только по 57 странам мира включает 316 таксонов [McGeoch et al., 2010]. Инвазионные растения изменяют процессы в экосистемах, снижают естественное биоразнообразие, меняют структуру сообществ, а нередко оказывают негативное воздействие

на здоровье людей (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Heraclеum sosnowskyi* Manden.). Однако наибольшую опасность представляет косвенное воздействие чужеродных растений – возможная инвазия вместе с ними новых для региона болезней и вредителей. Мониторинг фитофагов, связанных с инвазионными растениями, важен для своевременной фиксации чужеродных насекомых-переселенцев, влияющих на агроценозы и естественные растительные сообщества [Масляков, Ижевский, 2011; Dgebuadze, 2014; Orlova-Bienkowskaja, 2017]. С одной стороны, автохтонные фитофаги не всегда следуют за растениями, освоившимися во вторичном ареале, а если и следуют, то специализированные виды фито-

фагов, появившиеся вместе с растением-хозяином, могут столкнуться с неподходящими биотическими факторами, усложняющими их выживание, межвидовую коммуникацию и закрепление на новой территории. С другой стороны, аборигенные вредоносные организмы не сразу адаптируются к инвазивным видам растений, а кроме того, насекомые могут отвергать растения, в тканях которых содержатся вторичные метаболиты, действующие в качестве алломонов [Brown et al., 1970]. Процесс формирования трофических цепей занимает длительное время.

Помимо практической значимости контроля расселения чужеродных организмов, важной теоретической задачей является тестирование гипотезы «Natural enemies», утверждающей, что успешная инвазия чужеродных видов происходит потому, что на новой родине чужеродные виды не имеют естественных врагов, которые контролируют рост их популяций [Элтон, 1960; Keane, Crawley, 2002; Enders et al., 2020].

Поскольку специальных исследований пищевых цепочек между фитофагами и представителями чужеродной флоры крайне мало либо они имеют эпизодический характер [Толстоногова, 2009; Кузнецова, 2015], изучение этого вопроса необходимо. Сведения о фитофагах, адаптированных к чужеродным растениям в Средней России, весьма ограничены, по некоторым инвазивным видам растений вообще не встречено научных публикаций. Поэтому оценка результата адаптации активных групп фитофагов при освоении инвазивных растений Средней России в качестве кормовой базы крайне важна и актуальна.

Цель исследования – выявление видового состава фитофагов, относящихся к насекомым (Insecta) и моллюскам (Gastropoda), формирующих трофические связи с опасными видами инвазивных растений в Средней России.

При изучении означенной проблемы решались следующие конкретные задачи:

1. Инвентаризация фитофагов, расселяющихся совместно с инвазивными для Средней России видами растений. Проведение энтомо-фитопатологического мониторинга

модельных объектов на локальных территориях с отбором фитофагов и образцов с симптомами повреждений для проведения диагностики в лабораторных условиях.

2. Учёт распространения фитофагов чужеродных растений по трофическим группам, различающимся по характеру питания консортов.

3. Оценка консортивных связей фитофагов и чужеродных видов растений в зависимости от таксономической принадлежности и региона происхождения растений.

Материалы и методы

Исследование проводили в 2018–2023 гг. в следующих регионах Средней России: Москва (Останкино, Владыкино, Отрадное, Богородское, Новокосино); Московская (Балашиха, Мытищи, Красногорск, Воскресенск, Орехово-Зуево, Луховицы, Можайск, Истра, Шаховская); Калужская (Малоярославец), Тверская (Лихославль) и Тульская (Поленово) области¹.

Объекты изучения – 15 инвазивных видов растений, включённых в «Чёрную книгу флоры Средней России» [Виноградова и др., 2010], указанные в таблице 1. Все перечисленные растения, за исключением *Helianthus tuberosus* и *Sorbaria sorbifolia*, входят в ТОП-100 «Самых опасных инвазивных видов России» [2018], имеют статус 1 или 2, согласно современным данным [Senator, Vinogradova, 2023]. Термины инвазивной биологии использованы согласно общедоступным понятиям [Баранова и др., 2018].

В природных биотопах в крупных инвазивных популяциях производили визуальный осмотр вегетативных и генеративных органов растений с целью выявления активных стадий насекомых или моллюсков, а также различных видов и степени повреждений. Фитофагов собирали индивидуальным способом в ходе полевых маршрутов, преднамеренно отказавшись от кошения энтомологическим сачком и использования эксгаустера, чтобы собрать только те энтомологические объекты, которые питаются непосредственно на обследуемом растении. Энтомологи призна-

¹ Точные географические координаты мест наблюдений приведены далее в таблице 2.

Таблица 1. Сведения по обследованным инвазионным видам растений, на которых обнаружены фитофаги во вторичном ареале

Вид растения	Регион-донор	Начало натурализации*, гг.
Asteraceae		
<i>Symphytotrichum</i> × <i>salignum</i> (Willd.) G.L. Nesom (= <i>Aster</i> × <i>salignus</i> Willd.)	Северная Америка	1980–2000
<i>Bidens frondosa</i> L.	То же	1970-е
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	»	1950–1970
<i>Erigeron canadensis</i> L. (= <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.)	»	1910–1912
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Мексика	1980-е
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Северная Америка	1970-е
<i>Solidago canadensis</i> L.	То же	2000-е
<i>Solidago gigantea</i> Ait.	»	2000-е
Balsaminaceae		
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Гималаи	1960–1970
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	Средняя Азия	1970-е
Apiaceae		
<i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden.	Кавказ	1990–2000
Polygonaceae		
<i>Reynoutria</i> × <i>bohemica</i> Chrtek et Chrtkova (= <i>Fallopia bohemica</i> (Chrtek et Chrtkova) J.P. Bailey)	Европа	2000-е
Rosaceae		
<i>Amelanchier</i> × <i>spicata</i> (Lam.) C. Koch	Северная Америка	1980–1990
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br.	Сибирь, Дальний Восток	1970–1990
Onagraceae		
<i>Oenothera biennis</i> L.	Северная Америка	1960-е

* Начало натурализации в Средней России, согласно [Виноградова и др., 2010].

ют важность и эффективность исследований, в которых очевидна детализация связей «кормовое растение-фитофаг» [Дедюхин, 2019]. Личинок и имаго, имеющих малые размеры и нежные покровы (Aphididae и пр.), сохраняли в закрытых пробирках с 80%-ным раствором спирта.

Все образцы анализировали в лаборатории защиты растений ГБС РАН. Микроскопические объекты исследовали на цифровом микроскопе Keyence – VHX1000E (Япония). Видовой состав фитофагов определяли по имаго, личинкам и повреждениям согласно общепринятым методикам [Рупайс, 1969; Мамаев и др., 1976; Плавильщиков, 1994; Крыжановский, 2002; Белов, 2008]. Латинские названия насекомых отряда Diptera даны

согласно мировой базе данных (<http://www.diptera.org/>).

При идентификации минирующих насекомых, личинки которых ведут скрытый образ жизни, использовали методику их выведения в лабораторных условиях [Мищенко, Артемьева, 2015]. Для этого листья, имеющие мины, помещали в индивидуальные стеклянные контейнеры. На дно ёмкостей насыпали стерилизованный песок слоем в 1 см, который регулярно увлажняли дистиллированной водой, предотвращая увядание листьев. Ёмкости с образцами закрывали мелкоячеистой синтетической тканью – мельничным газом (№ 76) и содержали в лаборатории при температуре 20 °С. Имаго, отрождающиеся в контейнерах, идентифицировали по специ-

альным определителям [Родендорф, 1970; Тряпицын 1978; Танасийчук, Злобин, 1981]. Дополнительно для Agromyzidae готовили препараты в 8%-ном р-ре NaOH по общепринятой методике [Кузнецов и др., 1988; Гугля, 2013].

Для статистического анализа при выявлении связи между временем натурализации и разнообразием фитофагов использовали коэффициент ранговой корреляции Кендалла в программе PAST-4 [Hammer, Harper, 2001].

Результаты

Среди фитофагов исследованных инвазионных популяций выявлено 2 вида Gastropoda. По нашим наблюдениям, в Московском регионе ежегодно (2018–2023 гг.) в период вегетации растения *Impatiens parviflora*, *I. glandulifera*, *Reynoutria × bohemica* и *Helianthus tuberosus* во всех точках изучения являлись кормовой базой для улитки *Helicigona lapicida* L. (Gastropoda: Helicidae). Также она обнаружена в 2022–2023 гг. на *Solidago gigantea* в Калужской области (Малоярославец).

Другая улитка *Physa fontinalis* L. (Gastropoda: Physidae) – пресноводный фитофаг, в основном питающийся перифитомом [Матафонов и др., 2007; Скальская, 2014]. Известно, что этот моллюск обычно приурочен к водной растительности, но в случае появления хищников или при других обстоятельствах может перемещаться в прибрежную зону [Rundle, Bronmark, 2001]. Можно предположить, что на него косвенно влияют изменяющиеся экологические процессы в водоёмах, граничащих с местами произрастания. *Ph. fontinalis*, хотя и в меньшем числе, но неоднократно, встречалась вблизи водных объектов на видах *Impatiens* в Московской области (55.85540° с.ш.; 37.61541° в.д.) и на *Helianthus tuberosus* в Калужской области (55.02397° с.ш.; 36.45640° в.д.).

В средней полосе России на 15 видах инвазионных растений обнаружено 42 вида насекомых-фитофагов, относящихся к 5 отрядам (20 семейств), причём аллохтонные виды среди них отсутствовали. В большинстве случаев мы наблюдали незначительные повреждения инвазионных растений единичными фитофагами, за исключением предста-

вителей отряда Homoptera. Массовое поражение насекомыми из отряда Diptera отмечено только для видов *Impatiens* и *Galinsoga*.

По степени возрастания числа зарегистрированных фитофагов инвазионные виды растений располагаются в ряду: *Oenotera biennis*, *Symphotrichum × salignum* и *Erigeron annuus* (1 фитофаг) → *Bidens frondosa*, *Galinsoga parviflora*, *Solidago canadensis*, *Erigeron canadensis*, *Sorbaria sorbifolia* (2 фитофага) → *Impatiens glandulifera*, *Heracleum sosnowskyi* (3) → *Impatiens parviflora*, *Helianthus tuberosus* (4) → *Reynoutria × bohemica* (6) → *Solidago gigantea* и *Amelanchier × spicata* (по 8 видов-фитофагов).

Наиболее результативным в поиске фитофагов оказался Московский регион, в котором максимально представлены популяции большинства изучаемых инвазионных растений (табл. 2). Наши результаты многолетнего исследования подтверждают обеднённость консорций инвазионных видов, поскольку с каждым видом растений трофические связи пока установили не более 8 видов-фитофагов. По сравнению с аборигенными дикорастущими растениями это небольшое число: например, на иван-чае *Epilobium angustifolium* L. выявлено 19 видов – фитофагов [Старковский, Зорин, 2010].

По пищевой специализации, характеризующей степень требовательности насекомого к кормовому растению, чаще встречались полифаги, представленные 32 видами. Значительно меньше (8 видов) олигофагов, питающихся на растениях из одного или нескольких родов в пределах одного семейства. Почти в 15 раз меньше монофагов (2 вида) (рис. 1): для *Heracleum sosnowskyi* – это минер *Phytomyza sphondylia*; для *Solidago gigantea* – минер *Ophiomyia maura*.

Анализ характера повреждений (типа питания) у 15 видов инвазионных растений показал, что большинство фитофагов относятся к группе грызущих членистоногих (32 вида), на долю сосущих (Aphididae, Diaspididae) и минирующих (Agromyzidae) приходится по 5 видов.

Минирующие представители Diptera: Agromyzidae способны повреждать 5 инвазионных видов растений. Обе недотроги (*Impatiens*

Таблица 2. Насекомые-фитофаги на инвазионных растениях в Средней России

Таксон, семейство	Специализация в питании	Вид инвазионного растения	Год и регион обнаружения*	Геолокация
DIPTERA – двукрылые				
<i>Phytomyza atricornis</i> (Meigen, 1838) – Agromyzidae	Полифаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2018, М, Останкино	55.84502° с.ш. 37.59335° в.д.
		<i>Impatiens glandulifera</i>	2022, МО, Балашиха	55.76271° с.ш. 37.92246° в.д.
		<i>Bidens frondosa</i>	2023, ТО, Поленово	54.82032° с.ш. 37.24561° в.д.
<i>Phytomyza sphondylii</i> (Goureu, 1851) – Agromyzidae	Монофаг	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	2022, МО, Луховицы	54.81417° с.ш. 38.87612° в.д.
			2023, МО, Шаховская	55.99281° с.ш. 35.57948° в.д.
<i>Calycomyza artemisiae</i> (Kaltenbach, 1856) – Agromyzidae	Олигофаг	<i>Galinsoga parviflora</i>	2023, МО, Орехово-Зуево	55.50679° с.ш. 38.75212° в.д.
<i>Liriomyza strigata</i> (Meigen, 1830) – Agromyzidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, МО, Балашиха	55.74212° с.ш. 37.89703° в.д.
<i>Ophiomyia maura</i> (Meigen, 1838) – Agromyzidae	Монофаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02063° с.ш. 36.44212° в.д.
HEMIPTERA – полужесткокрылые				
<i>Palomena praziana</i> (Linnaeus, 1761) – Pentatomidae	Полифаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2020, М, Останкино	55.84217° с.ш. 37.60099° в.д.
<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758) – Pentatomidae	Полифаг	<i>Reynoutria × bohemica</i>	2020, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Aphalara exilis</i> (Weber et Mohr, 1804) – Psyllidae	Олигофаг	<i>Reynoutria × bohemica</i>	2020, М, Останкино	55.84233° с.ш. 37.60097° в.д.
<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus, 1758) – Aphrophoridae	Полифаг	<i>Solidago canadensis</i>	2023, МО, Истра	56.01113° с.ш. 37.08397° в.д.
		<i>Erigeron canadensis</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01738° с.ш. 36.45003° в.д.
<i>Cicadella viridis</i> (Linnaeus, 1758) – Cicadellidae	Полифаг	<i>Galinsoga parviflora</i>	2023, МО, Орехово-Зуево	55.50679° с.ш. 38.75212° в.д.
COLEOPTERA – жесткокрылые				
<i>Agriotes obscurus</i> (Linnaeus, 1758) – Elateridae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02063° с.ш. 36.44212° в.д.
		<i>Sorbaria sorbifolia</i>	2023, ТвО, Лихославль	57.07421° с.ш. 35.45608° в.д.
		<i>Helianthus tuberosus</i>	2020, М, Новокошино	55.74576° с.ш. 37.87081° в.д.
<i>Galeruca tanacetii</i> (Linnaeus, 1758) – Galerucinae	Олигофаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
<i>Agelastica alni</i> (Linnaeus, 1758) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
		<i>Symphytotrichum × salignum</i>	2023, ТвО, Лихославль	57.43337° с.ш. 35.68884° в.д.
<i>Phyllotreta atra</i> (Fabricius, 1775) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Helianthus tuberosus</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02397° с.ш. 36.45640° в.д.
<i>Phyllotreta undulata</i> (Kutschera, 1960) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Bidens frondosa</i>	2023, ТО, Поленово	54.82032° с.ш. 37.24561° в.д.

<i>Haltica oleracea</i> (Linnaeus, 1758) – Chrysomelidae	Полифаг	<i>Oenotera biennis</i>	2023, МО, Орехово-Зуево	55.50524° с.ш. 38.75089° в.д.
<i>Ghaetocnema concinna</i> (Marsham, 1802) – Chrysomelidae	Олигофаг	<i>Reynoutria × bohémica</i>	2019, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Gastrophysa polygoni</i> (Linnaeus, 1758) – Chrysomelidae	Олигофаг	<i>Reynoutria × bohémica</i>	2019, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Cantharis rustica</i> (Fallén, 1807) – Cantharidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
<i>Phyllobius oblongus</i> (Linnaeus, 1758) – Curculionidae	Полифаг	<i>Erigeron canadensis</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01599° с.ш. 36.45420° в.д.
<i>Oxythyrea funesta</i> (Poda, 1761) – Scarabaeidae	Полифаг	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	2018, МО, Луховицы	54.90732° с.ш. 38.80270° в.д.
<i>Phyllopertha horticola</i> (Linnaeus, 1758) – Scarabaeidae	Полифаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2020, МО, Воскресенск	55.48452° с.ш. 38.62467° в.д.
<i>Melolontha melolontha</i> (Fabricius, 1775) – Scarabaeidae	Полифаг	<i>Helianthus tuberosus</i>	2020, МО, Балашиха	55.73515° с.ш. 37.86540° в.д.
<i>Scolytus rugulosus</i> (Ratzenburg, 1837) – Scolytidae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2019, МО, Можайск	55.50122° с.ш. 35.96621° в.д.

LEPIDOPTERA – чешуекрылые

<i>Malacosoma castrense</i> (Linnaeus, 1758) – Lasiocampidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01939° с.ш. 36.44982° в.д.
<i>Ancylis selenana</i> (Guenee, 1845) – Tortricidae	Полифаг	<i>Solidago gigantea</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02189° с.ш. 36.44281° в.д.
<i>Archips (Tortix) xylosteana</i> (Linnaeus, 1758) – Tortricidae	Полифаг	<i>Solidago canadensis</i>	2023, МО, Балашиха	55.73639° с.ш. 37.87177° в.д.
		<i>Sorbaria sorbifolia</i>	2023, МО, Красногорск	55.78257° с.ш. 37.28293° в.д.
<i>Spilonota ocellana</i> (Denis et Schiffmuller, 1775) – Tortricidae	Полифаг	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	2023, ТвО, Лихославль	57.07421° с.ш. 35.45608° в.д.
<i>Archips rosana</i> (Linnaeus, 1758) – Tortricidae	Олигофаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2018, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
			2019, МО, Орехово-Зуево	55.50534° с.ш. 38.75022° в.д.
<i>Pandemis ribeana</i> (Hubner, 1786) – Tortricidae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2019, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Epermenia chaerophyllella</i> (Goeze, 1783) – Epermeniidae	Олигофаг	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	2022, МО, Луховицы	54.90732° с.ш. 38.80270° в.д.
<i>Yponomeuta malinellus</i> (Zeller, 1838) – Yponomeutiidae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2019, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Hypomecis punctinalis</i> (Scopoli, 1763) – Geometridae	Полифаг	<i>Helianthus tuberosus</i>	2023, КО, Малоярославец	55.02397° с.ш. 36.45640° в.д.
<i>Erannis defoliaria</i> (Clerck, 1759) – Geometridae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2018, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Operophtera brumata</i> (Linnaeus, 1758) – Geometridae	Полифаг	<i>Amelanchier × spicata</i>	2018, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
			2020, МО, Орехово-Зуево	55.50534° с.ш. 38.75022° в.д.
<i>Mamestra brassicae</i> (Linnaeus, 1758) – Noctuidae	Полифаг	<i>Reynoutria × bohémica</i>	2020, М, Богородское	55.82938° с.ш. 37.70232° в.д.
<i>Mamestra persicariae</i> (Linnaeus, 1761) – Noctuidae	Полифаг	<i>Erigeron annuus</i>	2023, КО, Малоярославец	55.01599° с.ш. 36.45420° в.д.

НОМОПТЕРА – равнокрылые

<i>Impatiens balsamines</i> (Kaltenbach, 1862) – Aphididae	Олигофаг	<i>Impatiens parviflora</i>	2018, 2022, М, Владыкино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
--	----------	-----------------------------	--------------------------	----------------------------------

<i>Aphis fabae</i> (Scopoli, 1763) – Aphididae	Полифаг	<i>Impatiens glandulifera</i>	2018, 2022, М, Отрадное	55.85540° с.ш. 37.61541° в.д.
			2022, МО, Бала- шиха	55.73639° с.ш. 37.87177° в.д.
<i>Aphis nasturtii</i> (Kaltenbach, 1843) – Aphididae	Полифаг	<i>Impatiens glandulifera</i>	2018, 2022, М, Отрадное	55.85540° с.ш. 37.61541° в.д.
			2022, МО, Бала- шиха	55.73638° с.ш. 37.87178° в.д.
		<i>Reynoutria × bohemica</i>	2018, МО, Мыти- щи	55.89381° с.ш. 37.77754° в.д.
<i>Aphis pomi</i> (De Geer, 1773) – Aphididae	Олигофаг	<i>Amelanchier ×spicata</i>	2020, М, Влады- кино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.
<i>Lepidosaphes ulmi</i> (Linnaeus, 1758) – Diaspididae	Полифаг	<i>Amelanchier ×spicata</i>	2018, М, Влады- кино	55.84521° с.ш. 37.59116° в.д.

*Регион: М – Москва; МО – Московская; КО – Калужская; ТвО – Тверская; ТО – Тульская области.

parviflora и *I. glandulifera*), по нашим наблюдениям, минирует *Phytomyza atricornis* – мушка длиной 2–3 мм с чёрной блестящей спинкой и желтоватой грудкой. Личинка окукливается внутри мины с нижней стороны листа и выедает паренхиму. Диагностическим признаком является особенность устройства светлого извилистого хода, который переходит в широкую мину. Экскременты личинки располагаются вдоль мины в ряд.

Как показано на диаграмме (рис. 2), учитывающей спектр отрядов и семейств насекомых-фитофагов, трофические связи с исследуемыми инвазионными растениями чаще устанавливают представители отрядов Coleoptera (14 видов) и Lepidoptera (13 ви-

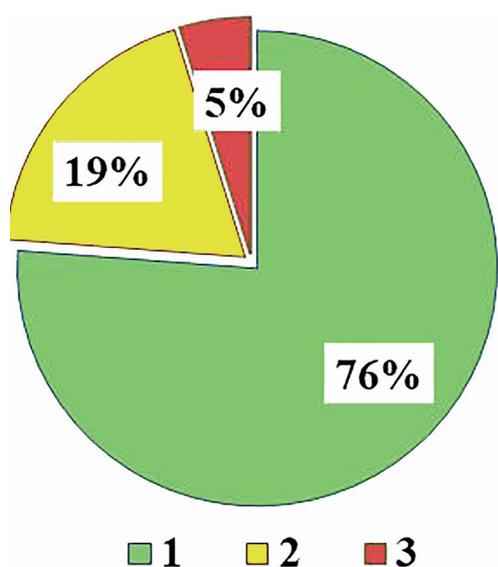


Рис. 1. Спектр фитофагов по степени специализации питания на инвазионных растениях в Средней России: 1 – полифаги; 2 – олигофаги; 3 – монофаги.

дов). Фитофаги из других отрядов, по нашим наблюдениям, в 3 раза реже используют чужеродные растения в качестве кормовой базы.

Среди представителей отряда Hemiptera преобладают широкие полифаги из разных семейств, которые изредка используют для питания инвазионные виды из Asteraceae: на *Erigeron canadensis* – слюнявая пенница *Philaenus spumarius*; на *Galinsoga parviflora* – зелёная цикадка *Cicadella viridis*, обычно питающаяся на злаках и осоках. Инвазионный вид сем. Polygonaceae (*Reynoutria × bohemica*) привлёк клопа *Dolycoris baccarum*, имеющего установившиеся трофические связи с ягодными культурами.

Отдельно стоит рассмотреть представителей Homoptera: Aphididae (тля), которые выработали иную стратегию повреждений: они появляются массово, но периодически только в годы с благоприятными погодными условиями. Многочисленные колонии *Impatiens balsamines* питаются на *Impatiens parviflora*, а колонии *Aphis fabae* и *A. nasturtii* – на *I. glandulifera*. Отмечено, что единичные особи *A. nasturtii* способны иногда использовать как растение-хозяина и *Reynoutria × bohemica*.

Суммарное максимальное разнообразие фитофагов выявлено на растениях семейств Asteraceae (22 вида), Rosaceae (10 видов) и Balsaminaceae (6 видов). Однако для одного вида растений максимальное число фитофагов отмечено на представителях сем. Balsaminaceae, а минимальное – у Polygonaceae (рис. 3, А). К инвазионным видам *Impatiens*

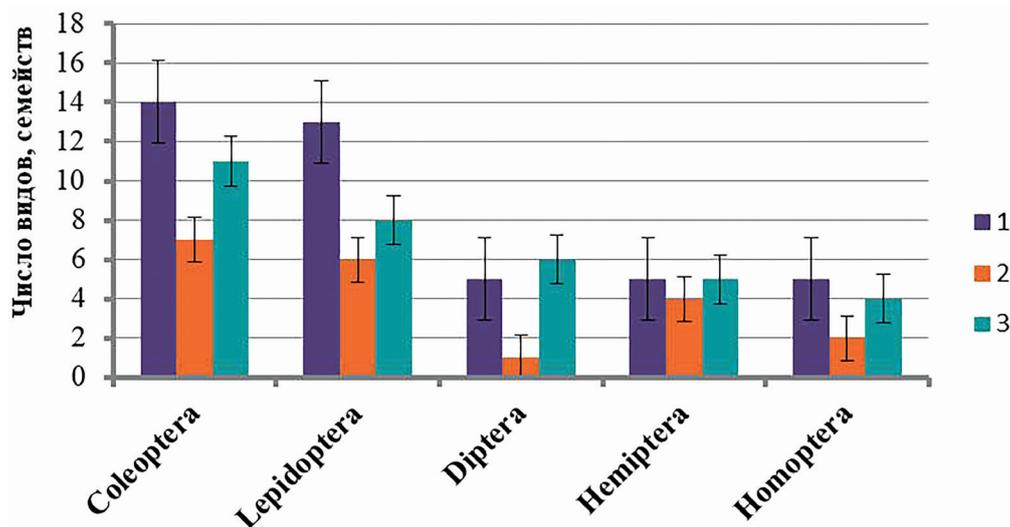


Рис. 2. Таксономический спектр фитофагов: 1 – число видов фитофагов; 2 – число семейств фитофагов данного отряда; 3 – число инвазивных видов растений, трофически связанных с фитофагами данного отряда Insecta.

адаптированы не только насекомые Diptera: Agromyzidae; Homoptera: Aphididae, Coleoptera: Scarabaeidae, а также в значительной степени Gastropoda: многоядная *Helicigona lapicida* (Helicidae) и *Physa fontinalis* (Physidae). Некоторые фитофаги отмечены на нескольких инвазивных видах, так фитофаг – ольховый листоед *Agelastica alni* – общий для *Solidago gigantea* и *Symphytotrichum* × *salignum*. Полифаг пенница слюнявая *Philaenus spumarius* способна формировать трофические взаимоотношения как с *Solidago canadensis*, так и с *Erigeron canadensis*. Все перечисленные рас-

тения из сем. Asteraceae происходят из Северной Америки и, возможно, это облегчает переход фитофагов с одного вида на другой.

Установлено, что наибольшее число видов фитофагов на инвазивных растениях, происходящих из азиатского региона (Средняя Азия, Сибирь, Дальний Восток, Гималаи). На видах растений европейского происхождения разнообразие фитофагов минимальное. При этом статистически значимой корреляции между временем появления в регионе чужеродных видов растений (см. табл. 2) и числом адаптировавшихся к нему фитофагов (рис. 3,

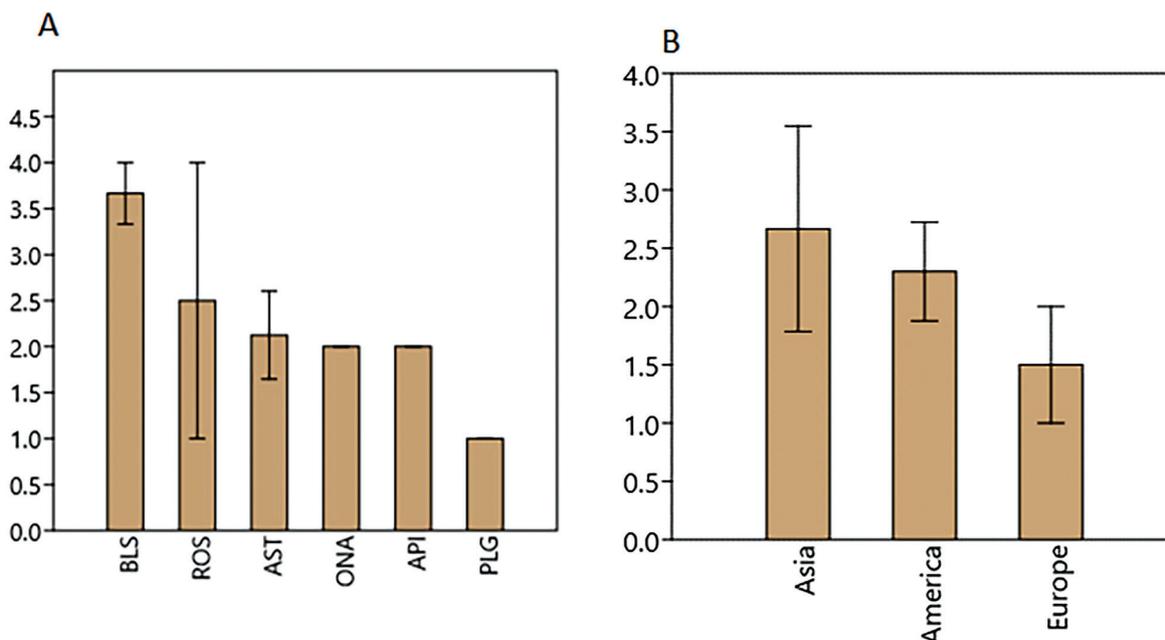


Рис. 3. Среднее число видов фитофагов, трофически связанных с одним инвазивным видом растений из различным семейств (A), а также на один инвазивный вид растений, происходящий из конкретного региона-донора (B): BLS – Balsaminaceae, ROS – Rosaceae, AST – Asteraceae, ONA – Onagraceae, API – Apiaceae, PLG – Polygonaceae.

В) не отмечено ($r = -0,18$; $n = 15$, где n – число сравниваемых пар значений, соответствующих числу изученных чужеродных видов растений).

Обсуждение результатов

Поскольку в задачах исследования не было запланировано сравнение фитоконсортов одного и того же вида в естественном и вторичном ареалах, по которому проводится верификация гипотезы «Natural enemies», то мы воспользовались литературными сведениями. В поддержку этой гипотезы, например, показано, что у европейской «Maram Grass» *Ammophila arenaria* (L.) Link в естественном ареале в корнеобитаемом слое насчитывается больше таксонов специализированных нематод, а в корнях имеется больше эндопаразитов и галловых нематод, чем во вторичном ареале в Австралии, Новой Зеландии и Южной Африке, где этот вид активно натурализуется на дюнах [Putten et al., 2005].

Из объектов, изученных нами, подобная тенденция зафиксирована на видах рода *Solidago* L. В естественных североамериканских популяциях *S. canadensis* и *S. gigantea* обнаружено 314 видов монофагов и олигофагов. В частности, образуются галлы, в которых развиваются личинки *Eurosta solidaginis* Fitch, *Rhopalomyia solidaginis* Loew, *Gnorimoschema gallaesolidaginis* Riley и *Epiblema scudderiana* Clemens.; имеются повреждения листогрызущими насекомыми: *Trirhabda canadensis* Kirby, *T. borealis* Blake, *T. virgata* LeConte и *Microrhopala vittata* Fabricius [Botta-Dukat, Dancza, 2008]. По нашим результатам *S. canadensis* в Московском регионе повреждается меньшим числом фитофагов по сравнению с *S. gigantea*. Сходная закономерность отмечена в Северной Америке, где *S. canadensis* более устойчива к поражениям фитофагами (в частности галлами) в сравнении с другими видами рода *Solidago* [Майоров и др., 2020]. Во вторичном ареале насекомые, способные питаться на *S. canadensis*, встречаются спорадически, в небольшом количестве, и давление со стороны фитофагов практически отсутствует [Шмелев, Панкрушина, 2019].

Среди объектов нашего изучения наиболее массовое поражение отмечено у растений

видов *Impatiens* насекомыми (Agromyzidae) и моллюсками (Gastropoda: Helicidae), которые в перспективе могут сдерживать их инвазионную активность. Остальные изученные растения пока не поражаются в массе, как и многие другие виды, активно натурализующиеся в Московском регионе. Например, *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. с естественным ареалом в Приморском крае и *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray. из Северной Америки. Эти виды в естественном ареале в массе поражаются вредителями, тогда как в Средней России такие случаи пока редки, а 10–20 лет назад вообще не были отмечены [Виноградова, 2015]. Таким образом, поведение этих видов служит подтверждением гипотезы «Natural enemies», которая объясняет успешность инвазии чужеродных видов отсутствием в их вторичном ареале естественных врагов, контролирующих рост популяций.

Однако противоположные данные получены по галеге восточной *Galega orientalis* Lam. В естественном ареале на Кавказе этот вид встречается нечасто, растёт преимущественно одиночными экземплярами, и вредители на нём не отмечены [Tkacheva et al., 2011]. Галегу *G. orientalis* начали активно культивировать в Средней России во второй половине XX века на зелёный корм. И в посевах, где вид произрастает в массе, растения часто поражаются клеверным долгоносиком *Apion apricans* Hbst., стеблевым долгоносиком *A. seniculus* Kirby, травяным клопом *Lugus rugulipennis* Popp., светлоногой крестоцветной блошкой *Phyllotreta nemorum* L. и полосатым клубеньковым догоносиком *Sitonia lineatus* L. Изредка на галеге отмечают северного странствующего слепняка *Notostira erratica* L. и стройного странствующего слепняка *N. elongata* Geoffr., которые обычно встречаются на растениях семейства не бобовых, а зонтичных [Деордиев, Базылев, 1989; Васильева, 1999]. Не исключено, что подобная смена растений-хозяев привела к появлению нового таксона (но эту проблему необходимо исследовать более детально).

Постулат о корреляции между инвазионной активностью вида и отсутствием у него вредителей служит базисом для поиска аген-

тов биоконтроля инвазионных видов и активно обсуждается в работах, посвящённых мерам биологической борьбы с инвазионными растениями [Maron, Vila, 2001; Heger, Jeschke, 2014].

Становление взаимных адаптаций фито-консортов с чужеродными растениями-хозяевами возможно изучать несколькими методами.

1. Выявление инвазионных популяций, достаточно долго существующих на определённой территории и подвергавшихся воздействию фитофагов в течение точно определённого времени.

Это позволит сравнить состав фитофагов в прошлом (в начале формирования популяции) и в настоящем.

Среди наших объектов можно привести *Amelanchier* × *spicata*, которая выращивается в Главном ботаническом саду РАН (ГБС РАН, Москва) с 1937 г. [Древесные..., 2005] и на которой зафиксировано максимальное разнообразие фитофагов [Куклина, Мухина, 2010].

Аналогичный пример выявлен при изучении смородины золотистой *Ribes aureum* Pursh. В заложенной в 1985 г. интродукционной популяции ГБС РАН в течение первых четырёх лет (до наступления генеративного периода развития) молодые растения фитофагами не повреждались. Позднее на однолетних побегах стали отмечать колонии тли. При обследовании городских насаждений *R. aureum* в 1991–1999 гг. фитофагов и симптомов болезней не было обнаружено, что позволило сделать вывод об относительно высокой устойчивости *R. aureum* в урбано-фитоценозах [Скворцов и др., 2005]. Но уже в 2009–2010 гг. в московских насаждениях *R. aureum* выявлен целый спектр фитофагов, встречавшихся ранее только на аборигенных видах смородин [Виноградова и др., 2011].

Сходные данные получены и при изучении аронии Мичурина *Aronia mitschurinii* Skvortsov et Maitulina – культивируемого вида, созданного И.В. Мичуриным в 1920-х годах [Виноградова, Куклина, 2014]. Первые случаи повреждения листьев и плодов вредителями были отмечены только в 1960-е годы, когда вид массово культивировали в качестве ягодной культуры. При этом сообщалось, что

специфические энтомофаги отсутствуют, а характер повреждений менее значительный по сравнению с более распространёнными плодовыми и ягодными культурами [Васильченко, Проценко, 1967; Щукина, 1967]. Арония и на сегодняшний день остаётся достаточно устойчивым к биотическим факторам растением, но с годами состав фитофагов начал возрастать, что свидетельствует об «освоении» насекомыми этой культуры [Скворцов и др., 2005]. Недостатком этого метода является довольно-таки высокая продолжительность периода наблюдений, сравнимая с длительностью жизни самого исследователя.

2. Сравнение состава фитофагов в модельных популяциях по градиенту натурализации в ряду: культурная → инициальная спонтанная → натурализовавшаяся на антропогенно нарушенной территории → инвазионная (в естественном фитоценозе).

Применяя этот метод, исследователь получает ряды фитоконсортов в зависимости от степени натурализации популяций чужеродных растений-хозяев и может анализировать такое же различие по степени натурализации популяций, что и в предыдущем методе, но только не во времени, а в пространстве.

Несмотря на то что мы изучали как интродуцированные, так и инвазионные популяции, выявить различия в этом ряду нам не удалось из-за низкой повреждаемости фитофагами выбранных объектов.

При этом метод успешно использован при исследовании «Black Locust» *Robinia pseudoacacia* L., которая является растением-хозяином североамериканских белоакациевых молей-пестрянок *Parectopa robiniella* Clemens и *Macrosaccus robiniell* Clemens (= *Phyllonorycter robiniellus* Clemens), минирующих листовую пластинку. На западе Европы эти опасные фитофаги зарегистрированы впервые в 1983 г. [Cierjacks et al., 2013]. В 2001 г. *M. robiniella* появилась в Хорватии, в 2002 г. – в Румынии [Maceljski, Mesic, 2001]. В 2005–2007 гг. эта моль обнаружена в России, в Брянске, а к 2010 г. она захватила популяции робинии в Смоленской, Орловской, Курской, Белгородской областях и частично в Воронежской [Гниненко, 2007; Гниненко, Раков, 2010].

3. Сравнение состава фитофагов у близкородственных видов в фитоценозах.

При совместном произрастании растений из разных регионов вероятность перехода фитоконсортов на новые растения-хозяева существенно выше, чем в природе. Мы обнаружили фитофага *Philaenus spumarius* на родственных видах *Solidago canadensis* и *Erigeron canadensis*, а также *Agelastica alni* у *Solidago gigantea* и *Symphytotrichum* × *salignum*.

Эта методика была применена нами ранее при анализе трёх видов сем. Rhamnaceae на территории ГБС РАН. Изучен состав энтомофауны у двух аборигенных видов – *Frangula alnus* Mill. и *Rhamnus cathartica* L., а также у интродуцированного в ГБС РАН кавказского вида *Rh. imeretinus* Booth. На *Frangula alnus* обнаружены личинки грызущих фитофагов (*Eupoecilia ambiguella* Hubner, *Cnephasia chrysantheana* Dup., *Apatela strigosa* Den.& Schiff., *Gonepteryx rhamni* L., *Yponomeuta cognatellus* Hbn.) и тля *Aphis rhamni* Boyer de Fonscolombe. На *Rhamnus cathartica* отмечены *Cnephasia chrysantheana*, *Yponomeuta cognatellus* и минер *Stigmella catharticella* Stainton. Интродуцированные растения *Rhamnus imeretinus* практически не повреждались вредителями; изредка на них появлялась тля *Aphis rhamni* и единичные особи *Apatela strigosa*, *Cnephasia chrysantheana* и *Gonepteryx rhamni* [Куклина и др., 2016].

4. Сравнение аборигенной и чужеродной фракций растений в одном локалитете по спектру фитофагов.

Апробация гипотезы «Natural enemies» показала, что в растительных сообществах разнообразие фитофагов на аборигенных представителях флоры значительно выше, чем на чужеродных [Емельянов, 1967; Meijer et al., 2016; Дедюхин, 2019]. Такая же закономерность отмечена при обследовании природных комплексов в Башкирии [Абрамова, 2012] и Брянской области [Панасенко, 2018].

5. Массовый скрининг инвазионных видов растений на наличие широкого спектра фитофагов.

Это положение является основной задачей данного изучения, и в целом наши результаты согласуются с данными других исследований.

Выявлены трофические связи между мирмекофильным чужеродным видом тли *Aphis holoenotherae* Rakauskas, попавшим на Украину из Польши и Литвы, и инвазионным видом *Oenothera biennis*, в то время как другие инвазионные виды растений не поражались этой тлей и не были привлекательны для муравьев [Стукалюк и др., 2019].

В Московской области отмечены незначительные повреждения инвазионных видов *Solidago* моллюсками *Gastropoda: Fruticicola fruticum* O. F. Müller и *Deroceras* sp. [Ustinova, 2019].

В литературе нет сведений о наличии фитофагов на *Sorbaria sorbifolia* во вторичном ареале, тогда как в природных местообитаниях в Японии на растениях этого вида питается тля *Macrosiphum (Unisitobion) sorbi* Matsumura [Miyazaki, 1971].

Исследование комплекса фитофагов на инвазионных видах *Impatiens* L. проведено в Европе. У *I. parviflora* обнаружены повреждения молью *Xanthorhoe birivata* Borkhausen и североамериканским клопом *Lygus pabulinus* L., позднее сообщалось ещё про 13 фитофагов, включая тлю *Impatiensium asiaticum* Nevsky и слизня *Cepaea* sp., причём 9 полифагов перешли от аборигенной *I. noli-tangere* L. [Csiszar, Bartha, 2008]. К растениям *I. glandulifera* в Германии, кроме монофага *Impatiensium asiaticum* и *Aphis fabae* Scop., адаптированы *Aphrophora alni* Fallen, *Lygus* spp., представители *Lepidoptera* из семейств: *Sphingidae*, *Tortricidae*, *Geometridae*, слизи *Arion rufus* L. и *Succinea putris* L. [Balogh, 2008a]. В Польше на растениях *Impatiens* доминируют фитофаги *Hemiptera: Aphididae*, а также отмечен их успешный переход с аборигенного вида *I. noli-tangere* [Najberek et al., 2017]. В Москве у инвазионных недотрог идентифицирован минер *Phytoliriomyza melampyga* Loew (syn. *Liriomyza impatientis* Brischke) [Ustinova et al., 2023], ранее зафиксированный в Финляндии [Silfverberg, 2004] и Болгарии [Zaemdzhikova et al., 2021].

С *Reynoutria* × *bohemica* в Германии трофически связаны насекомые: *Spilarctia lutea* Hufnagel, *Gastrophysa viridula* De Geen и *Pegomya nigritarsis* Zetterstedt [Balogh, 2008b]. В Московском регионе у *R. × bohemica* обнаружены

олигофаги: *Aphalara exilis* Weber&Mohr, *Ghaetocnema concinna* Marsham, *Gastrophysa polygona* L., и полифаги: *Mamestra brassicae* L., *Dolycoris baccarum* L., *Aphis nasturtii* [Куклина и др., 2020].

На *Helianthus tuberosus* в Канаде зафиксированы: *Strauzia longipennis* Wied., *Diabrotica longicornis* Say, *Empoasca fabae* Harris и *Sitophilus granarius* L., повреждающие надземную часть растений [Swanton et al., 1992]. В Европе на клубнях найдена тля *Trama troglodytes* von Heyden [Blackman, Eastop, 2006], в Белоруссии клубни *H. tuberosus* повреждают *Blaps halophila* F.-W., *Melolontha melolontha* L., *Autographa gamma* L., *Loxostege sticticalis* L., *Polymerus cognatus* Fieb. и *Larinus sturnus* L. [Фальковская и др., 2016]. В Венгрии в инвазионных популяциях топинамбура обнаружен карантинный объект *Hyphantria cunea* Drury [Balogh, 2008c], но специализированных насекомых не отмечено.

При обследовании опасного инвазионного растения *Heraclium sosnowskyi* в России (Московская область) выявлены насекомые, повреждающие стебли: *Lixus iridis* Olivier, выгрызающие завязи: *Dasypolia templi* Thunberg, *Depressaria radiella* Goeze, минирующие листья: *Epermenia chaerophylllella* Goeze и *Phytomyza pastinacae* Hendel [Кривошеина, 2009; Krivosheina, 2011].

Среди минирующих насекомых (Diptera: Agromyzidae) северо-востока Украины отмечено 43 вида со значительным преобладанием на аборигенных растениях [Гугля, 2013]. В Корее на *Bidens frondosa* обнаружена листогрызущая гусеница *Hadjina chinensis* Wallengren, способная стать потенциальным биоагентом [Han et al., 2009].

Использование вышеописанных методических подходов позволит создать систему слежения за появлением и расселением фитоконсортов, основанную на литературных данных и информации соответствующих организаций и ответственных лиц. Эта задача стоит перед всеми странами, и подходы к её решению продолжают широко обсуждаться [Masters, Sheley 2001; Keane, Crawley, 2002; Müller-Schärer et al., 2004; Thomas, Reid, 2007], потому что даже в случае полного искоренения чужеродных видов естественные

экосистемы подвергшиеся инвазии восстанавливаются очень медленно.

В наших результатах превалирование полифагов среди консортов, вероятно, объясняется их более легкой адаптацией к тем инвазионным растениям, которые систематически близки к аборигенным таксонам или широко выращиваемым культурам. Например, вертунья почковая *Spilonota ocellana* в ГБС РАН обычно повреждает почки, бутоны и листья яблони [Ткаченко и др., 2018], однако в Тверской области она обнаружена на *Sorbaria sorbifolia*, относящейся к тому же сем. Rosaceae, что и яблоня. Аналогично на *Amelanchier* × *spicata* фиксировали *Archips rosana*, *Aphis pomi* и *Yponomeuta malinellus*, являющихся типичными фитофагами для многих других представителей сем. Rosaceae [Ткаченко и др., 2018].

Отмечено, что умеренные и широкие олигофаги в агроценозах легко переходят на чужеродные растения из родственного семейства [Дедюхин, 2019], особенно когда они массово представлены в фитоценозе. Например, гречишная блошка *Ghaetocnema concinna*, питающаяся эпидермисом и паренхимой листа на видах родов *Rumex* L., *Rheum* L., *Fagopyrum* Gaertn., *Polygonum* L., попадая в обширные заросли *Reynoutria* × *bohemica*, способна менять свою кормовую базу с аборигенных растений на инвазионный вид [Куклина и др., 2020]. Другим примером является олигофаг *Phytomyza artemisiae*, повреждающий многие аборигенные растения из Asteraceae, который иногда минирует листья активно расселяющейся на грядках и клумбах *Galinsoga parviflora*.

Тот факт, что процент монофагов на исследованных нами инвазионных растениях минимальный, согласуется с результатами изучения энтомофауны в агрокультурах Удмуртии: в семействах жуков Chrysomelidae и Curculionoidea доля монофагов составила всего 14,5% [Дедюхин, 2019].

Выявленный на видах рода *Impatiens* минер *Phytomyza atricornis* ранее на них не отмечался, хотя он в ГБС РАН относится к доминантной группе фитофагов [Синадский и др., 1987], способных поражать до 300 видов растений, относящихся к 30 семействам. В

литературе сообщается, что листовые мины у инвазионных видов *Impatiens* образует другой вид минера – *Phytoliriomyza melampyga*, обнаруженный в Финляндии [Silfverberg, 2004], а позже в Москве [Ustinova et. al, 2023]. В отличие от *Phytomyza atricornis*, повреждения минера *Phytoliriomyza melampyga* начинаются в виде извилистого хода и заканчиваются точечной миной с хаотично разбросанными экскрементами.

Стимулами для выбора минерами предпочитаемого хозяина могут быть питательные вещества, микроэлементы, вторичные метаболиты растений, аллелохимические вещества, визуальные сигналы или различные их комбинации [Bernays, Chapman, 1994]. В эксперименте с *Liriomyza trifolii* Burgess (Diptera: Agromyzidae), который является минером *Solanum tuberosum* L., показано, что содержание питательных веществ в листьях непосредственно влияет на развитие насекомого [Facknath, Lalljee, 2005].

Минер *Phytomyza sphondylii*, которого мы обнаружили на *Heracleum sosnowskyi*, уже отмечался в более ранних исследованиях, где также сообщалось о двух других фитофагах на борщевике – *Ph. pastinacae* Hendel и *Epermenia chaerophyllella* Goeze [Krivosheina, 2011]. Известно, что между насекомыми существует конкуренция за растение хозяина и имеет место негативное влияние минеров друг на друга [Faeth, 1985].

Региональные особенности трофической специализации минеров также имеют место. Если в Московской области на *Solidago gigantea* фиксируем минера *Liriomyza strigata*, отмеченного ранее и в Поволжье [Мищенко, Артемьева, 2015], то в Калужской области *S. gigantea* в качестве кормовой базы использует другой минер – *Ophiomyia taura*. Нельзя исключать и конкуренцию видов минеров за растение-хозяина в конкретном биотопе, когда насекомые могут отказаться от питания на инвазионном растении в пользу аборигенного вида.

Единичные особи тли *Aphis nasturtii* на *Reynoutria × bohemica*, скорее всего, попадают на это растение с соседних видов, более привлекательных для их питания. При этом на Украине на *R. × bohemica* не найдено каких-ли-

бо видов тлей. Аналогично виды Aphididae не обнаружены на *Solidago canadensis* ни на Украине [Стукалюк и др., 2019], ни в обследованных нами областях России.

Чем шире видовой состав фитофагов у аборигенного или культивируемого вида, тем вероятнее, что этот комплекс со временем сможет адаптироваться и к инвазионным растениям близкого систематического положения.

Поскольку в исследования включены только эунеофиты, распространившиеся во вторичном ареале в конце XIX – начале XXI вв., то автохтонные фитотильные организмы находятся на начальном этапе адаптации к новым источникам питания. Появление сложившегося энтомокомплекса связано со временем вселения чужеродного вида на новую территорию. Для полной адаптации фитофагов имеет значение срок давности инвазий, от которого зависит степень натурализации, обилие и широта распространения растений во вторичном ареале. Согласно данным из Иркутска, на чужеродном растении-вселенце *Cannabis sativa* L., появившемся не менее двух веков назад, сформировался устойчивый энтомокомплекс из полифагов, относящихся к клопам семейств Miridae и Peentatomidae [Толстоногова, 2009].

Пищевые цепочки большинства насекомых устанавливаются в зависимости от особенностей биохимического сходства, обусловленного систематической близостью кормовых растений. Многие специфические метаболиты, синтезируемые близкородственными растениями, могут привлекать сходные группы фитофагов.

Как показали наши исследования, практически весь энтомокомплекс инвазионного вида ирги *Amelanchier × spicata* сформировался из фитофагов, характерных для растений сем. Rosaceae. Кроме того, наибольшая часть этих фитофагов имеет трофические связи с агрокультурами – *Malus domestica*, *Pyrus communis*, *Aronia mitschurinii* и *Chaenomeles japonica*, поэтому *A. × spicata* может быть резерватом опасных насекомых, наносящих вред другим культурам агрокомплекса [Куклина и др., 2022]. Выявлен только один специализированный монофаг – *Megastigmus*

amelanchieris Cushman, питающийся семенами ирги [Куклина, Мухина, 2010].

Несомненно, на формирование консортивной связи фитофагов-насекомых с кормовой базой оказывают влияние присутствующие в растениях специфические метаболиты. Известно, что у инвазионных растений сем. Asteraceae: *Bidens frondosa*, *Erigeron canadensis*, *Helianthus tuberosus* и видов *Solidago*, в цветках и листьях содержатся эфирные масла, терпены и терпеноиды, обладающие мощной инсектицидной активностью, и растения используют свои защитные возможности апосематизма [Chon et al., 2003; Ишмуратов и др., 2012; Ayaz et al., 2017; Li et al., 2017; Aragão et al., 2019; Elshafie et al., 2019; Anžlovar et al., 2020]. Этот фактор может быть одним из важных обстоятельств, объясняющих заметную малочисленность фитофагов на растениях из Asteraceae. Напротив, в биохимическом составе видов *Impatiens* отсутствуют вещества с сильными инсектицидными свойствами [Куклина, Цыбулько, 2022], возможно, именно поэтому некоторые фитофаги более активно устанавливают с ними консортивные связи.

Заключение

Проведена инвентаризация фитофагов 15 инвазионных видов, расселяющихся по территории Средней России. Выявлено 42 вида насекомых-фитофагов, относящихся к 20 семействам из 5 отрядов, и 2 вида улиток: *Helicigona lapicida* (сем. Helicidae) и *Physa fontinalis* (Physidae). Подтверждена обеднённость консорций фитофагов с инвазионными видами, поскольку в трофических связях одного вида растения участвует не более 8 видов-фитофагов.

Аллохтонных насекомых-фитофагов не обнаружено. Среди автохтонных лидируют представители отрядов Coleoptera (14 видов) и Lepidoptera (13 видов), которые формируют консортивные взаимоотношения с инвазионными растениями в 3 раза чаще, чем фитофаги из других отрядов. По степени специфичности кормовой базы основная доля насекомых – полифаги (76%), в меньшей степени олигофаги (19%), единично – монофаги (5%).

По типу питания большинство насекомых-фитофагов относится к группе грызу-

щих (32 вида), на долю сосущих и минирующих приходится по 5 видов.

Чужеродные виды с высоким инвазионным статусом 1 и 2, лучше интегрированные в аборигенные фитоценозы, демонстрируют относительно большую привлекательность для насекомых-фитофагов в сравнении с менее активными инвазионными видами растений.

Скорость и успешность процесса формирования фитоконсорций определяется экологическими условиями, действием антропогенных факторов и возрастом насаждений. Возможно, обилие и разнообразие фитофагов в большей степени зависит от численности в фитоценозе аборигенных или широко культивируемых видов, близких по таксономии. Влияние времени появления чужеродного вида и региона происхождения по нашим результатам незначительно.

В ходе мониторинга инвазионных видов выявлено постепенное формирование повреждающего комплекса с вступлением в трофические связи представителей автохтонной фитотрофной энтомофауны и моллюсков, переходящих на инвазионные виды с растений родственных таксономических групп. В процессе натурализации чужеродных растений происходит адаптация к ним фитофагов.

Таким образом, гипотеза «Natural enemies» верна лишь на начальном этапе натурализации. По-видимому, в дальнейшем вредители-полифаги близкородственных аборигенных или широко культивируемых видов будут активно включаться в комплекс «инвазионный вид – фитоконсорт».

По авторским визуальным наблюдениям в большинстве случаев речь идёт о незначительных, часто единичных повреждениях инвазионных растений, поэтому требуется дальнейшее изучение трофических отношений между фитофагами и инвазионными растениями для более полного понимания стабильности их связей в биоценозах.

Финансирование работы

Работа проведена по теме государственного задания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения», № 122042600141-3.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. Т. 5. С. 324–324.
- Баранова О. Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. 12, № 4. С. 4–22. DOI:10.24411/2072-8816-2018-10031
- Белов Д.А. Главнейшие виды листогрызущих насекомых в городских насаждениях Москвы. М.: МГУЛ. 2008. 203 с.
- Васильева Т.В. Вредители семенников новых кормовых культур и биологическое обоснование мер борьбы с ними на севере Европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: ВИЗР, 1999. 19 с.
- Васильченко Г.В., Проценко В.И. Черноплодная рябина. М.: Колос, 1967. 95 с.
- Виноградова Ю.К. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ. М.: ГБС РАН, 2015. 68 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Арония Мичурина: от создания до натурализации. М.: ГЕОС, 2014. 137 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Мухина Л.Н. Энтомо-фитопатологическое состояние популяций смородины золотистой (*Ribes aureum* Pursh) во вторичном ареале // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. М.: ГБС РАН, 2011. Вып. 1. С. 120–127.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гниненко Ю.И. Новый вредитель белой акации // Защита и карантин растений. 2007. № 10. С. 42–43.
- Гниненко Ю.И., Раков А.Г. Белоакациевая моль-пестрянка в России // Защита и карантин растений. 2010. № 10. С. 36–37.
- Гугля Ю.А. Минирующие мушки Agromyzidae (Insecta: Diptera) в условиях антропогенной нагрузки // Научные ведомости. Серия: Естественные науки. 2013. № 3 (146). Вып. 22. С. 46–49.
- Дедюхин С.В. Формирование группировок жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionidae) на адвентивных и культивируемых растениях в условиях Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2019. Т. 29 (1). С. 49–62.
- Деордиев И.Т., Базылев Э.Я. Формирование вредной энтомофауны козлятника восточного в Ленинградской области // Бюллетень ВИЗР. 1989. Т. 74. С. 20–25.
- Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М.: Наука, 2005. 586 с.
- Емельянов А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // Чтения памяти А. Холодовского. Л.: Наука, 1967. С. 28–65.
- Ишмуратов Г.Ю., Яковлева М.Л., Ишмуратова Н.М., Толстиков А.Г., Толстиков Г.А. Монотепеноиды в химии оптически активных феромонов насекомых. М.: Наука, 2012. 171 с.
- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2009. Т. 114 (1). С. 26–29.
- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Научное изд-во КМК, 2002. 239 с.
- Кузнецов В.И., Козлов М.В., Сексяева С.В. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Visculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов // Тр. Зоологического института АН СССР. 1988. Т. 176. С. 52–71.
- Кузнецова Н.П. Вредители интродуцированных растений Сибирского ботанического сада // Защита и карантин растений. 2015. Вып. 1. С. 48–49.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Виноградова Ю.К. Энтомо-фитопатологическое обследование некоторых видов семейства Rhamnaceae в ГБС РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 2016. Вып. 202. № 1. С. 58–64.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Ткаченко О.Б. Влияние биотических факторов на иргу (*Amelanchier* Medik.) и некоторые агрокультуры семейства Rosaceae // Таврический вестник аграрной науки. 2022. № 2 (30). С. 54–65.
- Куклина А.Г., Каштанова О.А., Ткаченко О.Б., Келдыш М.А., Червякова О.Н. Фитосанитарный мониторинг инвазионных видов гибридогенного комплекса *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2020. Вып. 206 (2). С. 63–68. DOI:10.25791/BBGRAN.02.2020.1054
- Куклина А.Г., Мухина Л.Н. Результаты энтомо-фитопатологического обследования ирги (*Amelanchier* Medik.) в ГБС РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. Вып. 196. С. 146–156.
- Куклина А.Г., Цыбулько Н.С. Характеристика некоторых видов *Impatiens* (Balsaminaceae) по содержанию флавоноидов и аскорбиновой кислоты // Химия растительного сырья. 2022. № 2. С. 211–219. DOI:10.14258/jcrpm.2022029682
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Чужеродная флора Московского региона. М.: Научное изд-во КМК, 2020. 576 с.

- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Мысль, 1976. 304 с.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: Ин-т географии РАН, 2011. 272 с.
- Матафонов Д.В., Базова Н.В., Ситникова Т.Я., Пронин Н.М. Брюхоногие моллюски зарослей элодеи канадской (*Eloдея canadensis* Michx.) Чивыркуйского залива озера Байкал // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: III Междунар. науч. конф. (Нарочь, 17–22 сентября 2007 г.). Минск: Изд-во БГУ, 2007. С. 234–235.
- Мищенко А.В., Артемьева Е.А. К познанию трофических отношений некоторых групп минирующих насекомых Среднего и Нижнего Поволжья // Региональные геосистемы. Серия: Естественные науки. 2015. Вып. 31. № 9 (206). С. 51–58.
- Панасенко Н.Н. Фитоценотическая значимость инвазионных растений в природных сообществах // Ботаника в современном мире. Махачкала, 2018. Т. 2. С. 114–116.
- Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. М.: Топикал, 1994. 544 с.
- Родендорф Е.Б. Семейство Agromyzidae – Минирующие мушки // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Ч. 2. Л.: Наука, 1970. С. 233–303.
- Рупайс А.А. Атлас дендрофильных тлей Прибалтики. Рига: Зинатне, 1969. 361 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2018. 688 с.
- Синадский Ю.В., Корнеева И.Т., Добровичская И.Б., Ефремова В.А., Дроздовская Л.С., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Ковтуненко В.Ф., Покофьева Г.Н. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1987. 592 с.
- Скальская И.А. Изменение структуры зооперифитона малой реки от истока к устью // Биология внутренних вод. 2014. № 1. С. 76–86.
- Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Крамаренко Л.А., Костина М.В. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония. М.: Наука, 2005. 187 с.
- Старковский Б.Н., Зорин Д.П. Вредители иван-чая узколистного // Защита и карантин растений. 2010. № 5. С. 45–46.
- Стукалюк С.В., Журавлев В.В., Нецветов М.В., Козырь Н.С. Влияние инвазивных видов травянистых растений и трофически связанных с ними тлей (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) на структуру ассоциаций муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98 (3). С. 500–529. DOI:10.1134/S0367144519030043
- Танасийчук В.Н., Злобин В.В. Сем. Agromyzidae – Минирующие мушки // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / ред. Э.П. Нарчук, В.А. Тряпицын. Т. 4: Перепончатокрылые и двукрылые. Л.: Наука, 1981. С. 141–155.
- Ткаченко О.Б., Келдыш М.А., Каштанова О.А., Мухина Л.Н., Серая Л.Г., Червякова О.Н., Трейвас Л.Ю., Козаржевская Э.Ф. Защита древесных растений от возбудителей болезней и вредителей. М.: РАН, 2018. 336 с. DOI:10.31857/S9785907036208000001
- Толстоногова Е.В. Освоение насекомыми-фитофагами адвентивных растений Иркутска // Вестник Мордовского университета. Серия: Биологические науки. 2009. № 1. С. 71–72.
- Тряпицын В.А. Надсемейство Chalcidoidea // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 2. Л.: Наука, 1978. С. 28–538.
- Фальковская У.В., Сидоренко А.В., Новик Г.И. Видовой состав возбудителей бактериозов топинамбура // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. 2016. Т. 4. С. 103–106.
- Шмелев В.М., Панкрушина А.Н. Особенности распространения инвазионных *Solidago* (Asteraceae) и их воздействие на природные виды // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2019. Т. 3 (55). С. 130–135. DOI: 10.26456/vtbio105
- Щукина В. Ф. Черноплодная рябина. Л.: Лениздат, 1967. 128 с.
- Элтон Ч. Экология нашествия животных и растений М.: Изд-во иностранной литературы, 1960. 232 с.
- Anžlovar S., Janeš D., Koce J. D. The Effect of Extracts and Essential Oil from Invasive *Solidago* spp. and *Fallopia japonica* on Crop-Borne Fungi and Wheat Germination. Food Technology and Biotechnology. 2020. Vol. 58(3). P. 273-283. DOI:10.17113/ftb.58.03.20.6635
- Aragão L.W., Fernandes S.S., Mallmann V., Facco J.T., Matos M.D.F.C., Cabral M.R.P., Simionatto E. Chemical composition and evaluation of antitumoral activity of leaf and root essential oils of *Conyza canadensis* (Asteraceae) // Orbital: The Electronic Journal of Chemistry. 2019. P. 284-291. DOI: 10.17807/orbital.v11i5.1376
- Ayaz F., Küçükboyacı N., Demirci B. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist from Turkey // Journal of Essential oil rEsEarch. 2017. Vol. 29 (4). P. 336-343. DOI: 10.1080/10412905.2017.1279989
- Balogh L. Himalayan Balsam (*Impatiens glandulifera* Royle) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungarien Academy of Sciences, 2008a. P. 129-137.
- Balogh L. Japanese, Giant and Bohemian Knotweed (*Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr., *F. sachlinensis* (Frdr. Schmidt) Ronse Decr. and *F. × bohemica* (Chrtk et Chrtkova) J. P. Bailey) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungarien Academy of Sciences, 2008b. P. 13-33.
- Balogh L. Sunflower species (*Helianthus* spp.) // The most important invasive Plants in Hungary / Ed. by Botta-Ducat Z., Balogh L. Vacratot: Botany Hungarian Academy of Sciences, 2008c. P. 227-255.
- Bernays E.A., Chapman R.F. Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. Chapman & Hall, 2007. Vol. 2. 312 p. DOI:10.1007/b102508
- Blackman R.L., Eastop V.F. Aphids on the World's Herbaceous Plants and Shrubs. London: CABI, 2006. 1460 p.

- Botta-Dukat Z., Dancza I. Giant and Canadian Goldeenrod (*Solidago gigantea* Ait., *S. canadensis* L.) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungaric Academy of Sciences, 2008. P. 167-177.
- Brown W.L. Jr., Eisner T., Whittaker R.H. Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers // Bioscience, 1970. Vol. 20 (1). P. 21-22. DOI: 10.2307/1294753
- Chon S.U., Kim D.I., Chol Y.S. Assessments on insecticidal and fungicidal activities by aerial part extracts from several compositae plants // Korean Journal of Weed Science. 2003. Vol. 23 (2). P. 81-91.
- Cierjacks A., Kowarik I., Joshi J., Hempel S., Ristow M., von der Lippe M., Weber E. Biological Flora of the British Isles: Robinia pseudoacacia // J. Ecol. 2013. Vol. 101. P. 1623-1640.
- Csiszar A., Bartha D. Small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) // The most important Invasive Plants in Hungary. Vacratot; Hungaric Academy of Sciences, 2008. P. 139-149.
- Dgebuadze Y.Y. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations // Russian Journal of biological invasions. 2014. Vol. 5. P. 61-64.
- Elshafie H. S., Gruľová D., Baranová B., Caputo L., De Martino L., Sedlák V., Camele I., De Feo V. Antimicrobial activity and chemical composition of essential oil extracted from *Solidago canadensis* L. growing wild in Slovakia // Molecules. 2019. Vol. 24 (7). P. 1206. DOI: 10.3390/molecules24071206
- Enders M. Havemann F., Ruland F., Bernard-Verdier M., Catford J. A., Gómez-Aparicio L. et al. A conceptual map of invasion biology: Integrating hypotheses into a consensus network // Global Ecology and Biogeography. 2020. Vol. 29, No 6. P. 978-991. DOI:10.1111/geb.13082
- Faeth S.H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels // Ecology. 1985. Vol. 66, No. 3. P. 870-875.
- Facknath S., Lalljee B. Effect of soil-applied complex fertiliser on an insect– host plant relationship: *Liriodendron trifolii* on *Solanum tuberosum* // The Netherlands Entomological Society. Entomologia Experimentalis et Applicata 2005. Vol. 115. P. 67–775.
- Hammer Q., Harper D.A.T. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia electronica. 2001. Vol. 4 (1). P. 1-9.
- Han Y.G., Cho Y., Kim Y., Lim H., Kwon O., Nam S.H. Insect herbivores associated with the introduced weed *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) in Korea, and their potential role as augmentative biological control agents // Entomological Research. 2009. Vol. 39 (6). P. 394-400. DOI: 10.1111/j.1748-5967.2009.00253.x
- Heger T., Jeschke J.M. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. Oikos. 2014. Vol. 123. P.741-750. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends in Ecology and Evolution. 2002. Vol. 17 (4). P. 164-170. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02499-0
- Krivosheina M.G. Insect pests of Sosnowsky hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) in Moscow region and the prospects of their usage in biological control // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. P. 99-102. DOI:10.1134/S2075111711020044
- Li H.Y., Chen X.B., Liu Q.Z., Liu Z.L. Chemical composition and insecticidal properties of the essential oil of *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) against booklice (*Liposcelis bostrychophila*) // Tropical Journal of Pharmaceutical Research. 2017. Vol. 16 (1). P. 171-177. DOI: 10.4314/tjpr.v16i1.23
- Maron J.L., Vila M. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. Oikos. 2001. Vol. 95. P. 361-373. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2001.950301.x
- Maceljiski M., Mesic A. *Phyllonorycter robiniiella* Clemens (Lep. Gracillariidae) – novi stetnik bagrema u Hrvatskoj // Poljoprivr. znan. Smotra. Zagreb, 2001. Vol. 66, No 4. P. 225-230.
- Masters R.A., Sheley R.L. Principles and Practices for Managing Rangeland Invasive Plants // Journal of Range Management. 2001. Vol. 54, No 5. P. 502-517. DOI:10.2307/4003579
- McGeoch M.A., Butchart S.H.M, Spear D., Marais E., Kleynhans E.J., Symes A., Chanson J., Hoffmann M. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses // Diversity and Distributions. 2010. Vol. 16. P. 95-108. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x
- Meijer K., Schilthuizen M., Beukeboom L., Smit C. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant–herbivorous insect systems // Peer J. 2016. Vol. 4. P. 2778. DOI: 10.7717/peerj.2778
- Miyazaki M. A revision of the tribe *Macrosiphini* of Japan (Homoptera: Aphididae, Aphidinae // Insecta matsumurana. 1971. Vol. 34 (1). P. 1-24.
- Müller-Schärer H., Schaffner U., Steinger Th. Evolution in invasive plants: implications for biological control // Trends in Ecology & Evolution. 2004. Vol. 19. Iss. 8. P. 417-422. DOI: 10.1016/j.tree.2004.05.010
- Najberek K., Solarz W., Chmura D. Do local enemies attack alien and native *Impatiens* alike? // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2017. Vol. 86 (4). P. 1-15.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. Main trends of invasion processes in beetles (Coleoptera) of European Russia // Russian Journal of biological invasions. 2017. Vol. 8. P. 145-157.
- Putten W.H., Yeates G.W., Duyts H., Reis C.S., Karsen G. Invasive plants and their escape from root herbivory: a worldwide comparison of the root-feeding nematode communities of the dune grass *Ammophila arenaria* in natural and introduced ranges // Biological Invasions. 2005. Vol. 7. Iss. 4. P. 733-746. DOI: 10.1007/s10530-004-1196-3
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B. et al. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // Preslia. 2017. Vol. 89. P. 203-274. DOI:10.23855/preslia.2017.203
- Rundle S. D., Bronmark C. Inter- and intraspecific trait compensation of defence mechanisms in freshwater snails // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2001. Vol. 268 (1475). P. 1463-1468. DOI:10.1098/rspb.2001.1682

- Senator S.A., Vinogradova Yu. K. Invasive Plants of Russia: Inventory Results, Distribution Features and Management Issues // *Uspehi sovremennoj biologii*. 2023. Vol. 143, No 4. P. 393-402. DOI: 10.31857/S0042132423040099
- Silfverberg H. Bladminor pa jättebalsamin (*Impatiens glandulifera*) i Finland // *Sahlbergia*. 2004. Vol. 9 (2). P. 144.
- Swanton C.J., Clements D. R., Moore M.J., Cavers P.B. The biology of Canadian weeds. 101. *Helianthus tuberosus* L. // *Canadian Journal of Plant Science*. 1992. Vol. 72 (4). P. 1367-1382.
- The BioSystematic Database of World Diptera <http://www.diptera.org/> (Accessed on: 2024-6-28).
- Thomas M.B., Reid A.M. Are exotic natural enemies an effective way of controlling invasive plants? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22. Iss. 9. P. 447-453. DOI:10.1016/j.tree.2007.03.003
- Tkacheva E.V., Vinogradova Yu. K., Pavlova I.V. Variability of Morphometric Characteristics of *Galega orientalis* Lam. in Some Populations of Natural and Secondary Ranges // *Russian Journal of Biological Invasions* 2011. Vol. 2, No 4. P. 268-272. DOI:10.1134/S2075111711040126
- Ustinova E.N. The Ability of Terrestrial Mollusks of Moscow Region to Feed on Invasive Species of the Genus *Solidago* (*S. canadensis* and *S. gigantea*) // *Russian Journal of biological invasions*. 2019. Vol. 10. P. 387-393. DOI:10.1134/S2075111719040106
- Ustinova E.N., Lysenkov S.N., Schepetov D.M., Tiunov A.V. Which impatiens is eaten more? *Phytoliriomyza melampyga* (Agromyzidae) attack rates on invasive *Impatiens glandulifera* and *I. parviflora* and native *I. noli-tangere* // *Arthropod-Plant Interactions*. 2023. Vol. 17 (6). P. 825-837. DOI:10.1007/s11829-023-10008-7
- Zaemdzhikova G., Doychev D., Glogov P. New records for distribution of *Phytoliriomyza melampyga* (Loew, 1869) (Diptera: Agromyzidae) and its host plants in Bulgaria // *ZooNotes*. 2021. Vol. 181. P. 1-3.

TROPHIC RELATIONSHIPS OF PHYTOPHAGES WITH INVASIVE PLANT SPECIES IN THE MIDDLE RUSSIA

©2024 A.G. Kuklina*, A.V. Stogova**, O.A. Kashtanova***, Yu. K. Vinogradova****

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

e-mail: *alla_gbsad@mail.ru; **a.stogova85@gmail.com; ***ol-al-kashtanova@mail.ru; ****gbsad@mail.ru

The aim of the study was to identify phytophages belonging to Insecta and Gastropoda that form trophic relationships with invasive plant species in the Middle Russia. The adaptation of phytophages to 15 invasive species included in TOP-100 was evaluated. We identified 42 species of phytophagous insects belonging to 20 families of 5 orders: Coleoptera (14 species), Lepidoptera (13), Diptera (5), Hemiptera (5) and Homoptera (5 species). Molluscs (*Helicigona lapicida* L. and *Physa fontinalis* L.) are adapted to 5 invasive plant species. Among insects, polyphagous ones (76%) are predominant in terms of specificity, with lesser participation of oligophagous (17%) and sporadic participation of monophagous ones (7%). In terms of feeding type, most phytophagous insects belong to the group of gnawing insects (32 species), while sucking and mining insects account for 5 species each. The long-term monitoring of 15 invasive species revealed the gradual formation of a damaging trophic complex of autochthonous phytotrophic entomofauna and mollusks that switch to invasive species from plants of close taxonomic groups. No significant correlation was found between the time of occurrence of an alien species and the number of phytophagous species adapted to it. The rate and success of adaptation of phytophages to naturalizing alien species is determined by ecological conditions, the effect of anthropogenic factors, the age of plantations and the presence of native or widely cultivated species close in taxonomy in nearby ecotopes. Thus, the “Natural enemies” hypothesis is true only at the initial stage of naturalization. Later on, polyphagous pests of closely related native or widely cultivated species are actively included in the complex “invasive species - phytoconsort”. Taking into account the fact that most of the cases involve minor, often single damage to invasive plants, further study of phytoconsorts is required to better understand the stability of trophic relationships in biocenoses.

Keywords: invasive plants, phytophages, trophic relationships, Middle Russia.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ У ТРАВ В СООБЩЕСТВАХ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ИНВАЗИОННОГО *ACER NEGUNDO* (SAPINDACEAE, SAPINDALES)

© 2024 Рафикова О.С.* , Дубровин Д.И.** , Веселкин Д.В.***

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: *rafikova_os@mail.ru; **dubrovin_di@ipae.uran.ru; ***veselkin_dv@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 6.06.2024. После доработки 13.10.2024. Принята к публикации 24.10.2024

Проверяли, обнаруживается ли одно из последствий инвазии чужеродных растений, предсказываемое гипотезой «деградировавшего мутуализма» или «нарушения мутуализма», в отношении инвазионного дерева клена ясенелистного (*Acer negundo* L., Sapindaceae, Sapindales). Целью работы было оценить встречаемость арбускулярной микоризы в корнях *Taraxacum* sect. *Taraxacum* F.H. Wigg. (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.) и *Poa angustifolia* L. в сообществах с доминированием *A. negundo* (An+) и в контрольных к ним сообществах (An-) с доминированием других видов древесных растений. Исследование проведено в городских местообитаниях Екатеринбурга. Образцы корней *T. sect. Taraxacum* и *P. angustifolia* собирали в 7 местообитаниях An+ и в 7 местообитаниях An-. Встречаемость арбускулярной микоризы и корневых волосков регистрировали микроскопически. У *T. sect. Taraxacum* установлена повышенная встречаемость микоризы в сообществах с доминированием *A. negundo*. У *P. angustifolia* различий в формировании микоризы в зависимости от степени доминирования *A. negundo* не установлено. Таким образом, в ходе спланированных наблюдений в реальных сообществах в отношении *A. negundo* не получено подтверждения гипотезы «деградировавшего мутуализма» или «нарушения мутуализма».

Ключевые слова: инвазии растений, механизмы инвазий, гипотеза деградировавшего мутуализма, микориза.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-110-124

Введение

Инвазии чужеродных растений могут сопровождаться изменениями функций экосистем [Weidenhamer, Callaway, 2010] и сокращением разнообразия местных растений [Vila et al., 2011; Hejda et al., 2021]. Потенциально инвазии растений могут сопровождаться как уменьшением, так и увеличением обилия и разнообразия микоризных грибов [Lekberg et al., 2013; Grove et al., 2017; Pickett et al., 2018]. Но чаще как следствие расселения инвазионных растений обсуждается нарушение связей между местными растениями и микоризными грибами [Grove et al., 2017]. Представления о негативном влиянии инвазионных растений на микоризный симбиоз местных видов лежат в основе гипотезы «деградировавшего мутуализма» [Reinhart, Callaway, 2006] или «нарушения мутуализма» [Grove et al., 2017]. Согласно этим представлениям, инвазионные расте-

ния могут нарушать формирование микоризы у местных растений, если они сами немикоризны, связаны с другим типом микоризы или с другими таксонами грибов того же типа микоризы, что и местные растения.

В мета-анализе 112 публикаций о гипотезе «деградировавшего мутуализма» [Grove et al., 2017] приведены три вероятных механизма нарушения инвазионными растениями микоризных связей местных растений. Во-первых, это конкуренция между местными и чужеродными растениями, которая может приводить к сокращению популяций местных растений-хозяев микоризных грибов. Формирование микоризы не всегда сопровождается ростом приспособленности растений и может снижать их конкурентоспособность из-за высоких затрат углерода на поддержание симбиоза [Walling, Zabinski, 2006]. Во-вторых, инвазионные растения могут обогащать почву питательными веществами, что может спо-

способствовать снижению численности и изменению состава микоризных грибов и влиять на степень зависимости местных растений от микоризы [Grove et al., 2017]. В-третьих, снижение численности и изменение состава микоризных грибов может быть обусловлено влиянием аллелопатических соединений, производимых чужеродными растениями [Grove et al., 2017].

Подтверждения гипотезы «деградировавшего мутуализма» в отношении инвазионных растений с арбускулярной микоризой (АМ) наблюдались примерно в половине исследований [Grove et al., 2017]. В других случаях инвазия АМ-растений не влияла на микоризу местных растений или тест-растений, а иногда последствия инвазий для сообществ местных арбускулярно-микоризных грибов (АМГ) были положительными, например, увеличение численности АМГ на аборигенных тест-растениях [Grove et al., 2017]. В моновидовых зарослях инвазионных растений может быть больше видов АМГ, чем в многовидовых сообществах местных растений. Например, это показано для инвазионных *Centaurea stoebe* L. и *Euphorbia esula* L. [Lekberg et al., 2013]. Также показано положительное влияние инвазионных *Vincetoxicum rossicum* (Kleopow) Barbar., *Pueraria montana* var. *lobata* (Willd.) Maesen & S.M.Almeida ex Sanjappa & Predeer и *Ligustrum sinense* Lour. на разнообразие и обилие АМГ и на формирование микоризы у тест-растений [Greipsson, DiTommaso, 2006]. Сходные положительные эффекты на плотность спор АМГ обнаружены в ризосфере инвазионных *Anthemis cotula* L. и *Erigeron canadensis* L. [Shah et al., 2010]. Обсуждается возможность согласованных инвазий растений и АМГ: инвазионный *Solidago canadensis* L. способствовал распространению *Glomus geosporum* (Nicol. & Gerd.) S. Walker, который относительно благоприятен для роста *S. canadensis* и менее благоприятен для аборигенного *Kummerowia striata* (Thunb.) Schindl. [Zhang et al., 2010].

Таким образом, несмотря на обширность результатов, поддерживающих гипотезу «деградировавшего мутуализма» [Grove et al., 2017], есть исследования с противоположными выводами. В мета-анализе 67 публикаций

[Bunn et al., 2015] ни гипотеза деградировавшего, ни расширенного мутуализма (предполагающая более успешное взаимодействие чужеродных видов с муталистами во вторичном ареале) не были подтверждены. Широкий диапазон возможных реакций указывает на необходимость специального изучения эффектов каждого конкретного инвазионного вида.

Мы исследовали формирование микоризы в корнях местных трав при предполагаемом влиянии инвазионного дерева *Acer negundo* L. Цель работы: оценить встречаемость АМ и корневых волосков в корнях *Taraxacum* sect. *Taraxacum* F.H.Wigg. и *Poa angustifolia* L. в сообществах с доминированием *A. negundo* и в контрольных к ним сообществах с доминированием других видов древесных растений. Предполагали, что в сообществах с доминированием *A. negundo* встречаемость АМ будет ниже, чем в контрольных сообществах с другими деревьями. Эта гипотеза сформулирована, во-первых, на основе общего преобладающего представления о нарушении связей между растениями и микоризными грибами под влиянием инвазий [Grove et al., 2017] и, во-вторых, на основе наших предшествующих результатов [Веселкин и др., 2019].

Методика

Район. Участки сбора образцов располагались на территории городской агломерации Екатеринбурга (Свердловская область). Екатеринбург (56°50' с. ш.; 60°35' в. д.) – крупный промышленный город на Среднем Урале площадью 49.8 тыс. га с населением около 1.4 млн жителей, расположен в южно-таежном округе Зауральской холмисто-предгорной провинции [Колесников, 1973]. Территорию Екатеринбурга считают сильно загрязненной; наибольший вклад в загрязнение атмосферы (до 85%) вносит городской автотранспорт [Стурман, 2008]. Климат континентальный и характеризуется холодной и продолжительной зимой, коротким умеренно теплым летом и также короткими весной и осенью. Продолжительность вегетационного периода – 160–170 дней. Характерны поздние весенние и ранние осенние заморозки, укорачивающие безморозный период. Город находится в зоне

достаточного увлажнения. Среднегодовая сумма осадков – 550–650 мм. Максимум осадков приходится на теплый сезон с 60–70% их годовой суммы [Куликов и др., 2013].

В окрестностях Екатеринбурга преобладают условно коренные сосновые леса естественного происхождения на дерново-подзолистых почвах и буроземах. В урбанизированных местообитаниях городской агломерации Екатеринбурга обычны посадки аборигенных (*Acer platanoides* L., *Betula* spp., *Fraxinus excelsior* L., *Pinus sylvestris* L., *Tilia cordata* Mill. и др.) и адвентивных (*Acer negundo* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, *Malus baccata* (L.) Borkh., *Populus* × *berolinensis* K.Koch, *Populus* × *sibirica* G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K.Skvortsov, *Salix* × *fragilis* L., *Ulmus* spp. и др.) древесных растений, и самопроизвольно формирующиеся сообщества с аборигенными (*Populus tremula* L., *Prunus padus* L., и др.) и адвентивными (*A. negundo* L., *Amelanchier spicata* (Lam.) K.Koch и др.) древесными видами. Кроме того, в городе обычны сильно трансформированные производные сообщества в окружении городской застройки и автомагистралей. Во всех урбанизированных сообществах отмечается высокое участие адвентивных видов – до 25–33% [Веселкин и др., 2023].

Acer negundo L. – клен ясенелистный или американский, листопадное дерево семейства Sapindaceae (Sapindales). Клен ясенелистный – один из наиболее агрессивных инвазионных видов. Он включен в группу с наивысшим статусом инвазионности в 24 регионах России [Третьякова, Куликов, 2014; Третьякова, 2016; Виноградова и др., 2022]. *A. negundo* выбран как объект исследования, поскольку широко распространён во вторичном ареале в Евразии и относится к видам-эдификаторам, способным оказывать средообразующее влияние на местообитания и трансформировать местные сообщества. В сообществах с доминированием *A. negundo* наблюдается высокое затенение [Веселкин и др., 2021], изменяется режим влажности почв [Дубровин и др., 2022], снижается таксономическое богатство растительных сообществ [Веселкин, Дубровин, 2019; Dubrovín et al., 2023].

Модельные растения. *Taraxacum* sect. *Taraxacum* F.H.Wigg. – комплекс видов многолетних травянистых растений семейства Asteraceae. Ранее считавшийся самостоятельным видом *Taraxacum officinale* F.H.Wigg. (≡ *Leontodon taraxacum* L.), сейчас рассматривается как группа близкородственных полиплоидных апомиктических и диплоидных амфимиктических микровидов [Kirshner, Štěpánek, 2011]. Хотя в работах, не посвященных таксономии секции, предлагается для обозначения этой группы использовать традиционное название – *Taraxacum officinale* F.H.Wigg. [Kirshner, Štěpánek, 2011], – мы приняли решение использовать валидное название, указанное в [Plants of the World Online]. *T.* sect. *Taraxacum* произрастает на лугах, лесных полянах и опушках, обочинах дорог, в населенных пунктах, гемикриптофит, поликарпик со стержневым корнем [Куликов, 2010]. Другой модельный вид – *Poa angustifolia* L. – многолетнее травянистое растение семейства Poaceae. Произрастает на сухих лугах, луговых степях, опушках, лесных полянах, разреженных лесах, обочинах дорог, гемикриптофит, рыхлокустовой поликарпик [Куликов, 2010]. Оба таксона образуют арбускулярную микоризу [Soudzilovskaia et al., 2020].

Местообитания. Исследование было организовано по схеме парного блочного дизайна. В г. Екатеринбург (в Верх-Исетском, Октябрьском и Орджоникидзевском районах) и в г. Арамиле подобрали 7 участков с двумя вариантами местообитаний (пробных площадей) на каждом: с доминированием *Acer negundo* (обозначение «An+») и с доминированием других видов древесных растений (обозначение «An–»). Размеры участков варьировали от 0.15 га до 2.5 га. По три участка располагались в посадках деревьев внутри дворов жилых домов и дворов учреждений образования; один участок – в лесопарке в условно коренном сосновом лесу. Размеры пробных площадей были от 125 до 400 м²; на каждом участке, т. е. в каждой паре пробных площадей их размеры были одинаковы (файл «Приложение А»). В варианте An– со средней сомкнутостью крон 74±5% среднее богатство сосудистых растений было 44±6

видов на площадь со средним общим покрытием травяно-кустарничкового яруса $50 \pm 6\%$. В варианте An+ средняя сомкнутость крон была $81 \pm 3\%$, среднее богатство сосудистых растений – 34 ± 4 вида на площадь, среднее общее покрытие травяно-кустарничкового яруса – $45 \pm 11\%$. В травяно-кустарничковом ярусе сообществ An– и An+ были обычны рудеральные виды – *Atriplex patula* L., *Chelidonium majus* L., *Dactylis glomerata* L., *Plantago major* L., *Poa annua* L., *Sisymbrium officinale* (L.) Scop., *Tataxacum* sect. *Taraxacum* F.H.Wigg. и др. В варианте An– в древесном ярусе доминировали разные виды: *Crataegus sanguinea* Pall.; *Malus baccata* (L.) Borkh. (2 пробные площади); *Pinus sylvestris* L.; *Populus* × *sibirica* G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K.Skvortsov; *Pyrus ussuriensis* Maxim.; *Tilia cordata* Mill.

Площади в пределах участка подбирали так, чтобы они находились максимально близко друг к другу, в схожих условиях, т. е. были выровнены по особенностям местообитаний, степени нарушений, условиям увлажнения и по степени сомкнутости крон деревьев. Пробные площади подбирали так, чтобы на каждой площади в достаточном числе присутствовали особи *T.* sect. *Taraxacum* и *P. angustifolia*. Дополнительно к городским местообитаниям An– и An+ сбор образцов провели в типичных загородных местообитаниях *T.* sect. *Taraxacum* и *P. angustifolia*. Для каждого модельного таксона было по две таких пробных площади, которые рассматривали как внешний контроль к городским участкам (обозначение – «контроль»).

На городских участках с помощью люксметра ТКА–ПКМ–42, который измеряет освещенность в видимой области спектра 380–760 нм, в 20 случайных точках измеряли освещенность на высоте 1.5 м над уровнем почвы. После этого максимально быстро, в течение нескольких минут, измеряли освещенность на открытом месте – в 15–20 м от ближайших зданий, сооружений и кромки леса.

Почвы с пробных площадей, исследованных в настоящей работе, химическому анализу не подвергали. Характеристики химических свойств почв приводятся на ос-

новании анализа образцов, собранных на площадях, использованных в наших предыдущих исследованиях [Веселкин, Дубровин, 2019; Веселкин и др., 2019]. В смешанных образцах гумусово-аккумулятивного горизонта (по одному образцу из местообитания) в соответствии с ГОСТами определены: $pH_{\text{водный}}$ (потенциметрически; соотношение почвы и воды 1:5); содержание поглощенных оснований ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$; метод Каппена с вытеснением Ca^{2+} и Mg^{2+} из почвенного поглощающего комплекса ионом H^+ с последующим титрованием NaOH); подвижные соединения К и Р (метод Кирсанова с извлечением P_2O_5 и K_2O из почвы HCl и определением P_2O_5 на фотоэлектроколориметре, а K_2O – на пламенном фотометре); легкогидролизующий N (метод Корнфельда с гидролизом органических соединений почвы NaOH и регистрацией выделяющегося NH_3). Измерения выполнены в аналитической лаборатории ФГБУН «Уральский НИИСХ». Всего оценки химических свойств получены для 13 площадей An– и 13 площадей An+. Приведены медианы распределений и межквартильные размахи. $pH_{\text{водный}}$: 6.74, размах 6.14–7.07 (An–); 7.06, размах 6.75–7.37 (An+). Сумма поглощенных оснований (ммоль/100 г): 39, размах 34–47 (An–); 41, размах 35–47 (An+). Азот щелочногидролизующий (мг/кг): 163, размах 132–251 (An–); 161, размах 142–201 (An+). P_2O_5 (мг/кг): 285, размах 244–328 (An–); 315, размах 296–1335 (An+). K_2O (мг/кг): 167, размах 130–242 (An–); 250, размах 209–425 (An+). По критерию Краскела-Уоллиса между вариантами An+ и An– значимо, но на невысоком уровне значимости, различалось только содержание K_2O ($H_{(dF=1; n=26)} = 4.98$; $P=0.0257$). Другие химические свойства почв в зависимости от варианта местообитаний не различались.

Сбор образцов корней. Для анализа микоризообразования на каждой пробной площади с 29.07.23 по 09.08.23 отбирали корни 5 здоровых особей *Taraxacum* sect. *Taraxacum* и *Poa angustifolia*, не имеющих видимых повреждений надземных органов. Затем в лабораторных условиях корни промывали проточной водой и помещали в 70% этиловый спирт. Всего собрано 160 образцов корней.

Встречаемость арбускулярной микоризы и корневых волосков. Для определения встречаемости АМ по методу И. А. Селиванова [Селиванов, 1981] использовали по пять особей каждого модельного таксона с каждой пробной площади. У каждой особи анализировали 15 фрагментов тонких корней последнего или предпоследнего порядков длиной 1 см, не более 1 мм толщиной. В них после мацерации в гидроксиде калия на водяной бане и окрашивания анилиновым синим микроскопически определяли признаки развития АМ. С помощью микроскопа Leica DM 5000B (Германия, $\times 200$) в пяти полях зрения в каждом односантиметровом фрагменте, т. е. всего в 75 полях зрения у каждой особи, фиксировали встречаемость: арбускул, везикул и всех структур АМ, включая арбускулы, везикулы и гифы. Одновременно по той же методике регистрировали встречаемость корневых волосков. Встречаемость регистрируемых структур приведена в долях от единицы, где 1 – структура зарегистрирована в 100% полей зрения.

Статистический анализ. Перед анализом значения встречаемости структур АМ и корневых волосков подвергали арксинус-трансформации. Учетная единица – среднее значение признака у одного таксона на пробной площади ($n=14$ для каждого таксона трав при анализе только городских местообитаний; $n=16$ для каждого таксона трав при анализе полных массивов оценок), полученное в результате усреднения значений признака у пяти особей. С помощью критериев Колмогорова-Смирнова и Шапиро-Уилка выявлено, что распределение большинства параметров не отличалось от нормального. Основной анализ выполнен с помощью t -критерия Стьюдента для связанных выборок. В качестве связанных рассматривали пары местообитаний (пробных площадей) An^+ и An^- на каждом участке. Дополнительно для сравнения значений признаков в городских и контрольных загородных местообитаниях использовали однофакторный дисперсионный анализ с расчетом критерия Тьюки для попарных сравнений. Через символ \pm указана стандартная ошибка. Расчеты выполнены в программе STATISTICA 10.0 (StatSoft, USA).

Результаты

В большинстве исследованных образцов корней *T. sect. Taraxacum* и *P. angustifolia* арбускулярная микориза находилась на стадии развития симбиоза, которую обозначают как стадию стабилизации микобионта. Признаки этой стадии – одновременное наличие в корнях внутрикорневого мицелия АМГ, арбускул и везикул [Юрков и др., 2015]. В некоторых образцах не было обнаружено везикул.

Taraxacum sect. Taraxacum. В 14 городских местообитаниях встречаемость всех структур АМ (гиф, арбускул и везикул) варьировала от 0.29 до 0.83. В шести из семи связанных пар местообитаний встречаемость АМ была выше при доминировании *A. negundo* (рис. 1): средняя встречаемость в вариантах местообитаний была 0.50 ± 0.05 (An^-) и 0.72 ± 0.05 (An^+). По t -критерию для связанных выборок эти различия были значимыми (табл. 1).

Изменчивость встречаемости арбускул близко повторяла изменчивость встречаемости всех структур АМ; диапазон значений встречаемости арбускул в 14 городских местообитаниях был от 0.23 до 0.78. В шести из семи связанных пар местообитаний встречаемость арбускул была выше при доминировании *A. negundo*. Поэтому средняя встречаемость арбускул была значимо выше в зарослях *A. negundo*: 0.40 ± 0.04 (An^-) и 0.65 ± 0.05 (An^+). Везикулы в корнях *T. sect. Taraxacum* встречались примерно в 10 раз реже, чем арбускулы. Обычный диапазон встречаемости везикул – до 0.05; встречаемость выше 0.10 была зарегистрирована в единственном местообитании. В обоих вариантах городских местообитаний средняя встречаемость везикул была одинакова – 0.03 ± 0.01 (An^-) и 0.04 ± 0.02 (An^+).

Встречаемость корневых волосков в 14 городских местообитаниях была от 0.45 до 0.81. От степени доминирования *A. negundo* средняя встречаемость корневых волосков не зависела и была 0.65 ± 0.05 в варианте An^- и 0.68 ± 0.04 в варианте An^+ .

Диапазоны варьирования признаков развития АМ и встречаемости корневых волосков в городских местообитаниях, т. е. на площадях An^- и An^+ , значимо не отличались

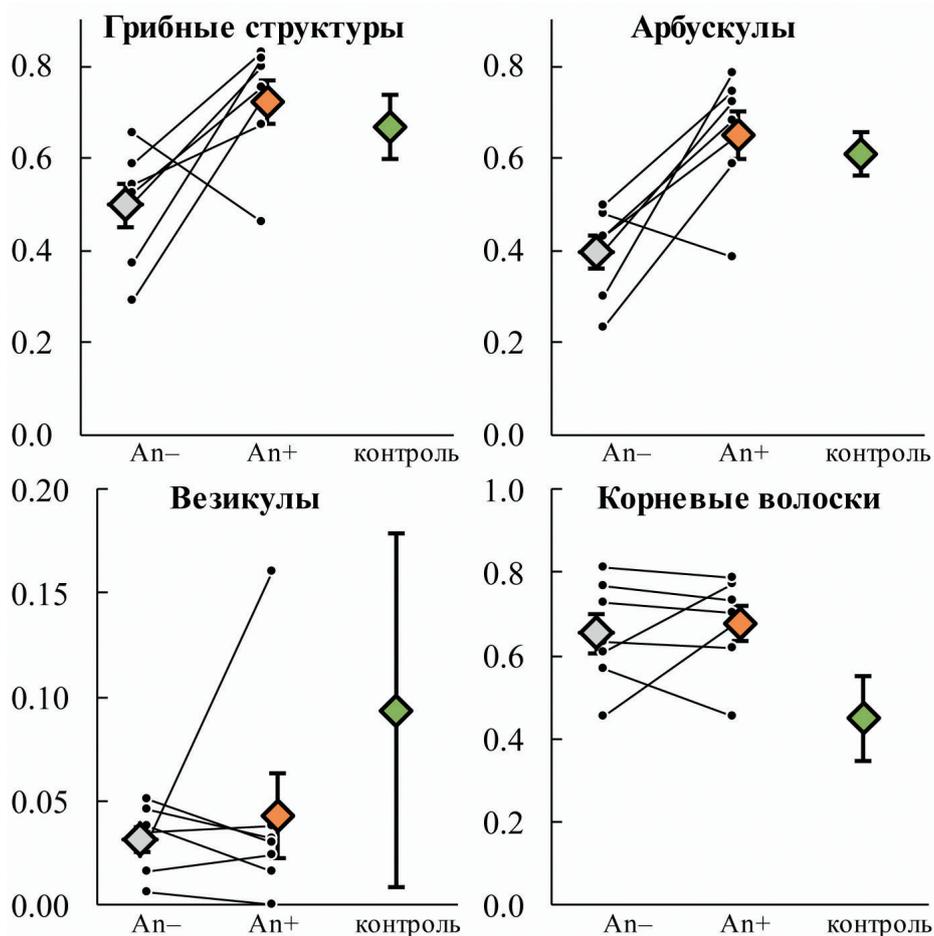


Рис. 1. Встречаемость структур арбускулярной микоризы и корневых волосков у *Taraxacum* sect. *Taraxacum* в разных местообитаниях: An–, серая заливка – городские местообитания с доминированием древесных растений, но не с *Acer negundo*; An+, оранжевая заливка – городские местообитания с доминированием *Acer negundo*; контроль, зелёная заливка – типичные открытые загородные местообитания. Ромбы – средние значения; вертикальные размахи – SE. Тонкими линиями соединены значения, полученные в каждой из 7 связанных пар городских местообитаний.

от значений этих признаков в типичных загородных местообитаниях *T. sect. Taraxacum*. По критерию Тьюки не было различий при сравнении средних значений признаков между группами местообитаний «An–» и «контроль» и между «An+» и «контроль».

***Poa angustifolia*.** Встречаемость всех структур АМ у *P. angustifolia* была в 3–4 раза ниже, чем у *T. sect. Taraxacum* (рис. 1 и рис. 2). В 14 городских местообитаниях встре-

чаемость всех структур АМ варьировала у *P. angustifolia* от 0.07 до 0.31. В связанных парах местообитаний встречаемость АМ между вариантами An– и An+ направленно не изменялась, в среднем была 0.17 ± 0.03 (An–) и 0.18 ± 0.03 (An+) и, соответственно, статистически не различалась (рис. 2). Встречаемость арбускул в 14 городских местообитаниях варьировала от 0.02 до 0.14, в среднем была 0.06 ± 0.02 (An–) и 0.08 ± 0.02 (An+) и значимо

Таблица 1. Значимость различий (*P*) встречаемости структур арбускулярной микоризы и корневых волосков между местообитаниями с доминированием *Acer negundo* и с доминированием других видов деревьев по *t*-критерию Стьюдента для связанных выборок

Встречаемость	<i>T. sect. Taraxacum</i>		<i>Poa angustifolia</i>	
	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Все грибные структуры	2.82	0.0304	0.34	0.7442
Арбускулы	3.76	0.0094	1.02	0.3478
Везикулы	0.16	0.8792	1.07	0.3107
Корневые волоски	0.53	0.6170	1.74	0.1318

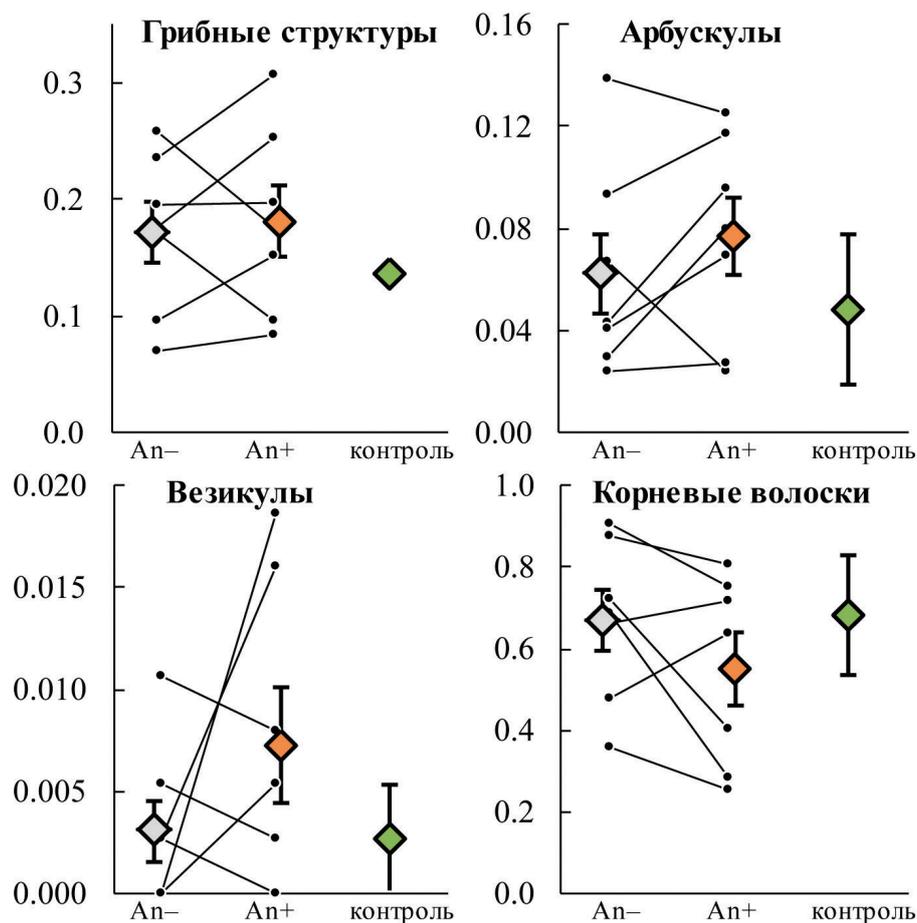


Рис. 2. Встречаемость структур арбускулярной микоризы и корневых волосков у *Poa angustifolia* в разных местообитаниях: An–, серая заливка – городские местообитания с доминированием древесных растений, но не с *Acer negundo*; An+, оранжевая заливка – городские местообитания с доминированием *Acer negundo*; контроль, зелёная заливка – типичные открытые загородные местообитания *Poa angustifolia*. Ромбы – средние значения; вертикальные размахи – SE. Тонкими линиями соединены значения, полученные в каждой из 7 связанных пар городских местообитаний.

между местообитаниями An– и An+ не различалась. Так же, как и у *T. sect. Taraxacum*, везикулы у *P. angustifolia* формировались редко: их встречаемость была от 0 (в трех местообитаниях) до 0.02. Средняя встречаемость везикул в вариантах местообитаний An– и An+ была менее 0.01 и не различалась.

Встречаемость корневых волосков в 14 городских местообитаниях варьировала от 0.25 до 0.91, в среднем составляла 0.67 ± 0.07 (An–) и 0.55 ± 0.09 (An+) и между вариантами An– и An+ не различалась.

Как и у *T. sect. Taraxacum*, у *P. angustifolia* диапазоны варьирования признаков развития АМ и встречаемости корневых волосков в городских местообитаниях значимо не отличались от значений этих признаков в типичных загородных местообитаниях. По критерию Тьюки не было различий при сравнении

средних значений признаков между группами местообитаний «An–» и «контроль» и между «An+» и «контроль».

Обсуждение

Значение изучения микоризы состоит в том, что она рассматривается как важное функциональное свойство растений, расширяющее их адаптивные возможности в отношении поглощения почвенных ресурсов [Brundrett, 1991]. При этом состояние микоризы косвенно характеризует состояние (численность, активность) сообществ микоризных грибов. Включение в список регистрируемых параметров корневых волосков объясняется тем, что иногда развитие корневых волосков и микоризы демонстрирует согласованность [Веселкин и др., 2022; Betekhtina et al., 2023].

В пассивном эксперименте гипотеза об угнетении АМ у растений, произрастающих в сообществах с доминированием *A. negundo*, не подтвердилась. У *T. sect. Taraxacum* в местообитаниях с доминированием *A. negundo* встречаемость АМ, в первую очередь, арбускул, увеличивалась. У *P. angustifolia* встречаемость АМ не зависела от степени доминирования *A. negundo*. Корневые волоски у обоих модельных таксонов в зависимости от доминирования *A. negundo* формировались с равной частотой. Таким образом, по изученным параметрам состояние поглощающего аппарата модельных трав в зарослях инвазивного дерева не показало негативных изменений.

Ранее мы оценили развитие микоризы у *Festuca rubra* L. и *Trifolium repens* L. в вегетационном эксперименте при выращивании на почве из сообществ с доминированием *A. negundo* и на почве из контрольных сообществ с доминированием других деревьев [Веселкин и др., 2019]. При использовании такой схемы наблюдали снижение встречаемости АМ у тест-растений, выращенных в почве из-под *A. negundo*. Помимо этого, в вегетационном эксперименте обнаружены большие различия в успешности формирования микоризы между городскими и загородными участками, чего не установлено в настоящей работе. Желательно попытаться понять возможные причины расхождения результатов нашего прошлого [Веселкин и др., 2019] и настоящего исследований.

Одна из таких причин – средообразующее влияние живых деревьев, проявляющееся в сообществах и отсутствующее в условиях вегетационного эксперимента. *A. negundo* создает под своими кронами затенение более сильное, чем аборигенные древесные виды [Веселкин и др., 2021], что обсуждается как механизм его влияния на другие растения [Veselkin et al., 2021]. Однако в настоящей работе мы выбирали пробные площади так, чтобы варианты An– и An+ были выравнены по сомкнутости крон и, соответственно, по степени затенения. Средняя освещенность на наших площадях под кронами *A. negundo* была $5.5 \pm 1.4\%$ от полного дневного освещения, под кронами других деревьев

– $6.8 \pm 1.7\%$, и различия были незначимыми ($t=1.21$; $P=0.2689$). При этом загородные местообитания, которые рассматривали как контрольные к городским местообитаниям An– и An+, – это открытые участки без древесного яруса. В них, соответственно, эффект затенения деревьями отсутствовал, но параметры развития АМ у модельных трав между загородными и городскими местообитаниями не различались. Следовательно, хотя затенение может влиять на эффективность АМ для растений [Walling, Zabinski, 2006; Konvalinková, Jansa, 2016], маловероятно, что в нашем случае предположение о высоком затенении может служить для объяснения установленных эффектов.

T. sect. Taraxacum и *P. angustifolia* выбраны модельными таксонами на основе предварительных наблюдений, в соответствии с которыми они часто встречались в сообществах с доминированием *A. negundo*. Эти таксоны – род *Taraxacum* в целом и *P. angustifolia* – часто формируют арбускулярную микоризу. По данным FungalRoot Database [Soudzilovskaia et al., 2020], в 53 обследованиях видов рода *Taraxacum* АМ найдена в 50 случаях (отсутствие АМ было зарегистрировано у *T. campylodes* G.E.Haglund и *T. stevenii* (Spreng.) DC., чьи ареалы далеки от Среднего Урала); из 14 обследований *P. angustifolia* АМ найдена во всех 14. Таким образом, наличие возможности для формирования микоризы может быть одним из условий существования особей *T. sect. Taraxacum* и *P. angustifolia*, и этим может объясняться отсутствие признаков угнетения у них АМ в зарослях *A. negundo*. В то же время приспособленность микоризных растений не обязательно положительно связана с развитием АМ. Например, во вторичном ареале распространения *T. sect. Taraxacum* в альпийских сообществах отрицательно коррелирует с численностью АМГ [Atkinson, 2010], и особи *T. sect. Taraxacum* становятся крупнее, если они заселены меньшим количеством микоризы [Becklin et al., 2009].

Хотя основные результаты вегетационного эксперимента [Веселкин и др., 2019] и результаты, изложенные в настоящем сообщении, были разными, в них был общий момент: в

обоих случаях установлено лучшее формирование АМ у двудольных (*T. repens* или *T. sect. Taraxacum*), чем у злаков (*F. rubra* или *P. angustifolia*). Это соотносится с выводами, полученными в мета-анализе 46 исследований [Bunn et al., 2015], который показал, что разнотравье (forbs) было более колонизировано АМГ и положительно реагировало на них, тогда как реакции злаков (grasses) на формирование АМ были нейтральными или отрицательными [Yang et al., 2015; Bunn et al., 2015].

Возможные причины расхождения результатов вегетационного эксперимента [Веселкин и др., 2019] и результатов, описанных в настоящем сообщении, могут быть связаны с особенностями изученных таксонов – *F. rubra* (факультативно микоризный вид по FungalRoot Database) и *T. repens* в вегетационном эксперименте и *T. sect. Taraxacum* и *P. angustifolia* в пассивном эксперименте с полевыми сборами. Еще одно вероятное объяснение расхождения результатов двух экспериментов может быть связано с разным возрастом изученных растений: в вегетационном эксперименте это были имматурные 50-суточные особи; в настоящей работе – генеративные особи с абсолютным возрастом более одного года.

Несовпадение наших предыдущих [Веселкин и др., 2019] и представленных в настоящем сообщении результатов свидетельствует о невысокой поддержке предположения об угнетении АМ у растений, произрастающих в сообществах с доминированием *A. negundo*. По-видимому, если такое угнетение в определенных условиях и возможно, это не общая и не постоянная реакция. Напомним, что нарушение микоризы у местных растений под воздействием инвазионных растений наиболее вероятно, если инвазионные растения немикоризны, связаны с другим типом микоризы или с другими таксонами того же типа микоризы, что и местные растения [Grove et al., 2017]. Первые два критерия в отношении *A. negundo* не выполняются: у него формируется типичная арбускулярная микориза и в нативном [Zadworny, Eissenstat, 2011], и во вторичном [Kovacs, Szigetvari, 2002; Веселкин, Прокина, 2016; Веселкин и др., 2017] ареалах.

Отсутствие согласованности результатов контролируемых и натуральных (пассивных) экспериментов не редкий случай: закономерности, воспроизводящиеся в экспериментах одного дизайна, не обязательно воспроизводятся в исследованиях иного типа [Nuissner, Gandon, 2008]. Например, такая закономерность была в серии выполненных разными методами исследований аллелопатической активности *A. negundo*: в контролируемых лабораторных экспериментах получены слабые подтверждения вероятности его аллелопатии [Rafikova, Veselkin, 2022]; в вегетационных экспериментах не было ни положительных, ни отрицательных эффектов [Веселкин и др., 2019]; в полевых экспериментах установлено более успешное прохождение начальных этапов онтогенеза трав в сообществах с доминированием *A. negundo* [Рафикова, 2022].

Заключение

Таким образом, в ходе спланированных наблюдений в реальных сообществах в отношении *A. negundo* не получено подтверждения гипотезы «деградировавшего мутуализма» или «нарушения мутуализма», хотя ранее такое подтверждение было получено в вегетационном эксперименте. Такое несовпадение отражает существующую значительную дисперсию оценок реакций микоризы аборигенных растений на воздействия со стороны инвазионных растений. Неоднозначность результатов указывает на необходимость продолжения исследований с акцентом на изучение конкретных факторов, определяющих реакцию почвенных организмов и сообществ и формирование системы биотических взаимодействий под влиянием распространения инвазионных растений.

Приложение

В «Приложении А» приведены некоторые характеристики положения пробных площадей и сообществ.

Вклад авторов

Концептуализация, Веселкин Д.В.; методология, Веселкин Д.В., Рафикова О.С. и Дубровин Д.И.; валидация, Веселкин Д.В.; отбор проб, Веселкин Д.В., Рафикова О.С.

и Дубровин Д.И.; курирование данных, Веселкин Д.В.; написание – подготовка первоначального черновика, Рафикова О.С.; написание – рецензирование и редактирование, Веселкин Д.В., Рафикова О.С. и Дубровин Д.И.; визуализация, Веселкин Д.В. и Рафикова О.С.; администрирование проекта, Веселкин Д.В.; приобретение финансирования, Веселкин Д.В.

Все авторы прочитали и согласились с опубликованной версией рукописи.

Источники финансирования

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00645, <https://rscf.ru/project/23-24-00645/>.

Соблюдение этических стандартов

В работе отсутствуют исследования человека или животных.

Информация о конфликте интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

Веселкин, Д.В., Прокина, Н.Э. Микоризообразование у клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в градиенте урбанизации // РЖБИ. 2016. № 1. С. 31-40.

Веселкин, Д.В., Пьянков, С.В., Сафонов, М.А., Бетехтина, А.А. Строение поглощающих корней инвазивного и аборигенных видов клена // Экология. 2017. № 4. С. 241-249.

Веселкин, Д.В., Бетехтина, А.А., Гусев, А.П. У микоризных чужеродных растений Белорусского Полесья понижена интенсивность формирования арбускул // Экология. 2022. № 3. С. 161-170. DOI: 10.31857/S036705972203012X.

Веселкин, Д.В., Дубровин, Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323-331. DOI: 10.1134/S0367059719050111

Веселкин, Д.В., Дубровин, Д.И., Рафикова, О.С., Липихина, Ю.А., Золотарева, Н.В., Подгаевская, Е.Н., Пустовалова, Л.А., Яковлева, А.В. Затенение и перехват света в зарослях инвазивных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* // РЖБИ, 2021. № 4. С. 30-42. DOI:10.35885/1996-1499-2021-14-4-30-42

Веселкин, Д.В., Рафикова, О.С., Екшибаров, Е.Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. №3. С. 214-225. DOI: 10.1134/S0044459619030084

Веселкин, Д.В., Дубровин, Д.И., Коржиневская, А.А., Подгаевская, Е.Н., Пустовалова, Л.А., Ивченко, Т.Г., Золотарева, Н.В. Уровни вторжения чужеродных растений в местообитаниях разных типов на Среднем Урале // Экология. 2023. № 4. С. 261–271.

Виноградова, Ю.К., Майоров, С.Р., Костина, М.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. Товарищество научных изданий КМК: Москва, 2022. 218 с.

Дубровин, Д.И., Рафикова, О.С., Веселкин, Д.В. Влажность почвы в урбанизированных местообитаниях с доминированием чужеродного *Acer negundo*. Экология. 2022. № 5. С. 334-344. DOI: 10.31857/S0367059722050031

Колесников, Б.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Уральский научный центр академии наук СССР: Свердловск, 1973. 176 с.

Куликов, П.В., Золотарева, Н.В., Подгаевская, Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Гощицкий: Екатеринбург, 2013. 610 с.

Куликов, П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. УРО РАН: Екатеринбург, 2010. 980 с.

Рафикова, О.С. Выживаемость проростков местных растений под пологом инвазивного *Acer negundo* в полевом эксперименте. Экология: факты, гипотезы, модели: Материалы конф. молодых ученых, Екатеринбург, Россия, 18-22 апреля 2022 г.; ред.: Д.О. Гимранов, А.Н. Созонтов, О.Р. Гизуллина, М.С. Тарасова, А.С. Будимиров; Альфа Принт: Екатеринбург, Россия, 2022. 181 с.

Селиванов, И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. Наука: Москва, 1981. 232 с.

Стурман, В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2008. № 2. С. 15.

Третьякова, А.С. Особенности распределения чужеродных растений в естественных местообитаниях на урбанизированных территориях Свердловской области // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». 2016. №. 1. С. 85.

Третьякова, А.С., Куликов, П.В. «Черный список» флоры Свердловской области. Зырянские чтения, Курган, Россия, 11-12 декабря 2014 г.; ред.: В.В. Менщиков, Д.Н. Маслюженко, В.А. Кислицын, Н.И. Науменко, В.С. Христоролюбский, Э.А. Самсонова, И.Г. Финикова; Курганский государственный университет: Курган, Россия, 2014. С. 222.

Юрков, А.П., Якоби, Л.М., Гапеева, Н.Е., Степанова, Г.В., Шишова, М.Ф. Развитие арбускулярной микоризы у сильно микотрофного растения-хозяина люцерны хмелевидной (*Medicago lupulina* L.) // Онтогенез. 2015. Т. 46. №. 5. С. 313-313.

Atkinson, K.M.V. Friends in high places: ecology of mycorrhizal associations in alpine plant communities. PhD Thesis, University of Missouri, Columbia, 2010.

- Becklin, K.M., Pallo, M.L., Galen, C. PS 28-67: Using net mycorrhizal benefits to explain and predict plant invasions // *The 94th ESA Annual Meeting* / Albuquerque, New Mexico, USA, 2009.
- Betekhtina, A.A., Tukova, D.E., Veselkin, D.V. Root structure syndromes of four families of monocots in the Middle Urals // *Plant Diversity*. 2023. V. 45. №. 6. P. 722-731. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2023.01.007>
- Brundrett, M. Mycorrhizas in natural ecosystems // *Advances in ecological research*. Academic Press, 1991. V. 21. P. 171-313. doi:10.1016/S0065-2504(08)60099-9
- Bunn, R.A., Ramsey, P.W., Lekberg, Y. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis // *Journal of Ecology*. 2015. V. 103. №. 6. P. 1547-1556.
- Dubrovin, D.I., Veselkin, D.V. Gusev, A.P. Plants species richness and invasional meltdown in two different parts of *Acer negundo* secondary range // *Forests*. 2023. V.14. № 11. 2118. <https://doi.org/10.3390/f14112118>
- Greipsson, S., Di Tommaso, A. Invasive non-native plants alter the occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi and benefit from this association // *Ecological Restoration*. 2006. V. 24. №. 4. P. 236-241.
- Grove, S., Haubensak K.A., Gehring, C., Parker, I.M. Mycorrhizae, invasions, and the temporal dynamics of mutualism disruption // *Journal of Ecology*. 2017. V. 105. №. 6. P. 1496-1508.
- Hejda, M., Sádlo, J., Kutlvašr, J., Petřík, P., Vítková, M., Vojík, M., Pyšek, P., Pergl, J. Impact of invasive and native dominants on species richness and diversity of plant communities // *Preslia*. 2021. V. 93. P. 181-201.
- Kirschner, J., Štěpánek, J. Typification of *Leontodon taraxacum* L. (\equiv *Taraxacum officinale* F.H. Wigg.) and the generic name *Taraxacum*: A review and a new typification proposal // *Taxon*. 2011. V. 60. P. 216-220.
- Konvalinková, T., Jansa, J. Lights off for arbuscular mycorrhiza: on its symbiotic functioning under light deprivation // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 1-11.
- Kovacs, G.M., Szigetvari, C. Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain // *Phyton*. 2002. V. 42, № 2. P. 211-223.
- Lekberg, Y., Gibbons, S.M., Rosendahl, S., Ramsey, P.W. Severe plant invasions can increase mycorrhizal fungal abundance and diversity // *The ISME journal*. 2013. V. 7. №. 7. P. 1424-1433.
- Nuismer, S.L., Gandon, S. Moving beyond common-garden and transplant designs: insight into the causes of local adaptation in species interactions // *The American Naturalist*. 2008. Vol. 171. №5, P. 658-668.
- Pickett, B., Maltz, M., Aronson, E. Impacts of invasive plants on soil fungi and implications for restoration // In *Diversity and ecology of invasive plants* / Eds. S.Ch. Sahu, S. Kumar. IntechOpen: United Kingdom, 2018. P. 45.
- Plants of the world online. Available online: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed on 04 June 2024).
- Rafikova, O.S., Veselkin, D.V. Leaf water extracts from invasive *Acer negundo* do not inhibit seed germination more than leaf extracts from native species // *Management of Biological Invasions*. 2022. V. 13. №. 4. P. 705-723. DOI: 10.3391/mbi.2022.13.4.08
- Reinhart, K.O., Callaway, R.M. Soil biota and invasive plants // *New phytologist*. 2006. V. 170. №. 3. P. 445-457.
- Shah, M.A., Reshi, Z.A., Rasool, N. Plant invasions induce a shift in Glomalean spore diversity // *Tropical Ecology*. 2010. V. 51. №. 2. P. 317-323.
- Soudzilovskaia, N.A., Vaessen, S., Barcelo, M., He, J., Rahimlou, S., Abarenkov, K., Brundrett, M.C., Gomes, S.I.F., Merckx, V., Tedersoo, L. FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations // *New Phytologist*. 2020. Vol. 227. №. 3. P. 955-966.
- Veselkin, D.V., Dubrovin, D.I., Pustovalova, L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. as a mechanism of its influence on ground cover plants // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. № 1. P. 20758.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecology Letters*. 2011. V. 14. P. 702-708.
- Walling, S.Z., Zabinski, C.A. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb // *Applied Soil Ecology*. 2006. V. 32. №. 1. P. 111-117.
- Weidenhamer, J.D., Callaway, R.M. Direct and Indirect Effects of Invasive Plants on Soil Chemistry and Ecosystem Function // *Journal of Chemical Ecology*. 2010. V. 36. P. 59-69.
- Yang, H., Zhang, Q., Dai, Y., Liu, Q., Tang, J., Bian, X., Chen, X. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth depend on root system: a meta-analysis // *Plant and Soil*. 2015. V. 389. P. 361-374.
- Zadworny, M., Eissenstat, D.M. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots // *New Phytologist*. 2011. V. 190, №. 1. P. 213-221.
- Zhang, Q., Yang, R., Tang, J., Yang, H., Hu, S., Chen, X. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion // *PloS one*. 2010. V. 5. №. 8. P. e12380.

Приложение А

Район	Окружение	Размер пробной площади, м ²	Сомкнутость крон, %	Число видов судистых растений	Состав древесных видов	Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Доминанты травяно-кустарничкового яруса	Характеристика сообщества
г. Арамилль	Пространство у общественных зданий	400	70	58	<i>Populus × sibirica</i> G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K.Skvortsov, <i>Pyrus ussuriensis</i> Maxim.	60	<i>Aquilegia vulgaris</i> L., <i>Lolium pratense</i> (Huds.) Darbysh., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Trifolium pratense</i> L.	Рудеральное сообщество в посадках в пришкольном саду
г. Арамилль	Пространство у общественных зданий	400	70	41	<i>Acer negundo</i> L., <i>Prunus padus</i> L.	80	<i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Bromus inermis</i> Leyss., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Lolium pratense</i> (Huds.) Darbysh., <i>Poa palustris</i> L., <i>Urtica dioica</i> L.	Рудеральное сообщество в посадках в пришкольном саду
Верх-Исетский	Дворы	125	60	20	<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	25	<i>Poa annua</i> L., <i>Poa pratensis</i> L.	Рудеральное сообщество во внутриворобных посадках с густой тропиной сетью
Верх-Исетский	Дворы	125	70	23	<i>Acer negundo</i> L.	3	не выражены	Рудеральное сообщество во внутриворобных посадках с густой тропиной сетью
Верх-Исетский	Дворы	140	90	46	<i>Betula pendula</i> Roth, <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh., <i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill.	60	<i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Poa pratensis</i> L.	Рудеральное сообщество в придворовых посадках с цветниками и клумбами
Верх-Исетский	Дворы	140	90	46	<i>Acer negundo</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth	60	<i>Campanula rapunculoides</i> L.	Рудеральное сообщество в придворовых посадках с цветниками и клумбами

Район	Окружение	Размер пробной площади, м ²	Сомкнутость крон, %	Число видов судистых растений	Состав древесных видов	Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Доминанты травяно-кустарничкового яруса	Характеристика сообщества
Октябрьский	Пространство у общественных зданий	150	70	41	<i>Acer negundo</i> L., <i>Larix sibirica</i> Ledeb., <i>Tilia cordata</i> Mill.	45	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Impatiens parviflora</i> DC., <i>Taraxacum</i> sect. <i>Taraxacum</i> F.H. Wigg.	Рудеральное сообщество в посадках, прилегающих к автомагистрали
Октябрьский	Пространство у общественных зданий	150	90	23	<i>Acer negundo</i> L., <i>Populus × sibirica</i> G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K.Skvortsov	50	<i>Impatiens parviflora</i> DC., <i>Poa angustifolia</i> L.	Рудеральное сообщество в посадках, прилегающих к автомагистрали
Орджоникидзевский	Дворы	150	80	28	<i>Acer negundo</i> L., <i>Malus domestica</i> (Suckow) Borkh., <i>Pyrus ussuriensis</i> Maxim., <i>Sorbus aucuparia</i> L.	70	<i>Chelidonium majus</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L.	Рудеральное сообщество в придворовых посадках
Орджоникидзевский	Дворы	150	80	34	<i>Acer negundo</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth, <i>Crataegus sanguinea</i> Pall., <i>Larix sibirica</i> Ledeb., <i>Populus × sibirica</i> G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K.Skvortsov	70	<i>Chelidonium majus</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L.	Рудеральное сообщество в придворовых посадках
Орджоникидзевский	Лесной массив в черте города	400	60	50	<i>Betula pendula</i> Roth, <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill.	60	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Lolium pratense</i> (Huds.) Darbysh., <i>Pimpinella saxifraga</i> L., <i>Urtica dioica</i> L.	Рудеральное сообщество внутри локального фрагмента урбанизированного сосняка вейниково-разнотравного с густой тропиной сетью

Район	Окружение	Размер пробной площади, м ²	Сомкнутость крон, %	Число видов судистых растений	Состав древесных видов	Общее проективное травяно-кустарничкового яруса, %	Доминанты травяно-кустарничкового яруса	Характеристика сообщества
Орджоникидзевский	Лесной массив в черте города	400	90	27	<i>Acer negundo</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth, <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Salix caprea</i> L.	5	<i>Urtica dioica</i> L.	Рудеральное сообщество на окраине локального фрагмента урбанизированного сосняка вейниково-разногравного с густой тропиной сетью
Орджоникидзевский	Пространство у общественных зданий	400	90	66	<i>Larix sibirica</i> Ledeb., <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh., <i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill.	30	<i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Taraxacum</i> sect. <i>Taraxacum</i> F.H. Wigg.	Рудеральное сообщество в посадках в сквере УрГПУ с густой тропиной сетью
Орджоникидзевский	Пространство у общественных зданий	400	80	41	<i>Acer negundo</i> L., <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Ulmus laevis</i> Pall.	45	<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L.	Рудеральное сообщество в посадках в сквере УрГПУ с густой тропиной сетью

ARBUSCULAR MYCORRHIZA OCCURRENCE IN HERBACEOUS PLANTS IN COMMUNITIES INVADED BY *ACER NEGUNDO* (SAPINDACEAE, SAPINDALES)

© 2024 Rafikova O.S. *, Dubrovin D.I. **, Veselkin D.V. ***

Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia 620144
Yekaterinburg, st. March 8, 202

e-mail: *rafikova_os@mail.ru; **dubrovin_di@ipae.uran.ru; ***veselkin_dv@ipae.uran.ru

We tested whether one of the consequences of alien plant invasions predicted by the “degraded mutualism” or “mutualism disruption” hypothesis was revealed in relation to the invasive tree ash-leaved maple (*Acer negundo* L.). The aim of the work was to assess the occurrence of arbuscular mycorrhiza in the roots of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* F.H.Wigg. (*Taraxacum officinale* F.H.Wigg.) and *Poa angustifolia* L. in communities invaded (An+) and non-invaded by *A. negundo*, dominated by other woody plant species (An–). The study was performed in urban habitats of Yekaterinburg. Root samples of *T.* sect. *Taraxacum* and *P. angustifolia* were collected from 7 An+ and 7 An– habitats. The occurrence of arbuscular mycorrhiza and root hairs were recorded microscopically. In *T.* sect. *Taraxacum*, an increased occurrence of mycorrhiza was found in communities invaded by *A. negundo*. In *P. angustifolia* roots, no differences of mycorrhiza formation depending on *A. negundo* dominance were observed. Therefore, we have not found a confirmation of the “degraded mutualism” or “mutualism disruption” hypothesis regarding *A. negundo*.

Key words: plant invasions, mechanisms of invasions, degraded mutualism hypothesis, mycorrhiza.

ИНВАЗИЯ *GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (LINNAEUS, 1758) ЧУЖЕРОДНЫМИ ТРЕМАТОДАМИ *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JAGERSKIOLD, 1899) И *NICOLLA SKRJABINI* (IWANITZKY, 1928) В ПРИТОКЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 Рубанова М.В.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти, 445003, Россия
e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024. После доработки 13.10.2024. Принята к публикации 24.10.24

Впервые приводятся сведения о чужеродных трематодах *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899) и *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), обнаруженных у *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище). Определены сроки их проникновения в водоём и вектор вселения. На исследованном участке реки формирование паразитарных систем с участием чужеродных паразитов и *G. cernuus* находится на начальном этапе. Инвазия рыб трематодами, ассоциированными с *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), свидетельствует о вселении этого моллюска в р. Б. Черемшан. Отмечены различия параметров заражения рыб в межгодовом аспекте. Стабильное увеличение экстенсивности инвазии *G. cernuus* метацеркариями *A. muehlingi* и высокие значения этого показателя для *N. skrjabini* в течение трёх лет служат подтверждением быстрых темпов натурализации и роста численности *L. naticoides* в водоёме. Отмечается возможность быстрого формирования обширного очага апофаллёза в нижнем течении реки. Показана значимая роль климатических и гидробиологических условий в реализации жизненных циклов чужеродных трематод. В настоящее время совокупное влияние хозяйственной деятельности и факторов среды способствовало созданию благоприятных условий для проникновения чужеродных видов гидробионтов из Куйбышевского водохранилища в р. Б. Черемшан. Прогнозируется дальнейшее распространение видов-инвайдеров в экосистеме водоёма, включение в трофические цепи речной и околородной наземной экосистем, расширение круга хозяев чужеродных паразитов.

Ключевые слова: биологические инвазии, *Apophallus muehlingi*, *Nicolla skrjabini*, *Lithoglyphus naticoides*, *Gymnocephalus cernuus*, Куйбышевское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-125-139

Введение

Проблема биологических инвазий приобретает глобальное значение в связи с нарастающим масштабом влияния, которое оказывают чужеродные виды на природные и антропогенно нарушенные комплексы. Основной причиной интенсификации этого процесса в водных экосистемах является антропогенное устранение географических (при создании межбассейновых каналов, зарегулировании рек, развитии мировой транспортной системы, интродукции гидробионтов) и экологических (через изменение гидрофизических, трофических и других условий) барьеров [Карпевич, 1975; Орлова, 2011]. Расширение ареалов видов нередко протекает в виде «сопряжённых инвазий» («invasion meltdown»

[Догель, 1949; Simberloff, Von Holle, 1999], когда натурализация одного вида способствует вселению других. Особую опасность могут представлять виды, которые переносят ассоциированных с ними паразитов, становящихся полноправными сочленами биоценоза системы-реципиента [Molloy et al., 1997]. Инвазионные виды воздействуют на экосистемы в целом, изменяя среду обитания и включаясь в трофические и другие связи организмов [Vilà & Hulme, 2017; Perova et al., 2019]. Паразитологические последствия биологических инвазий включают в себя проникновение с хозяевами-инвайдерами новых видов паразитов, расширение круга хозяев аборигенных и чужеродных паразитов, изменение эпизоотологической ситуации в водоёме.

Одним из видов с высокой способностью к «ареальной экспансии» является черноморско-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) [Tyutin, Slynko, 2010]. Его проникновение в бассейн Волги относят ко времени создания в 1952 г. Волго-Донского канала, являющегося в настоящее время звеном Единой глубоководной системы Европейской части России, связывающей Белое и Балтийское моря, Онежское и Ладожское озёра, реки Волгу, Москву, Каму, Дон, Каспийское и Азовское моря. Первое описание постоянных популяций *L. naticoides* из низовий Волги относится к 1971 г. [Пирогов, 1972]. В настоящее время моллюск расселился по всей прибрежной зоне водохранилищ Нижней и Средней Волги [Курина, 2017; Kurina, 2020; Тютин и др., 2023], успешно натурализовался в бассейне Верхней Волги [Perova et al., 2018]. Расширение ареала *L. naticoides* в Волжском бассейне сопровождается распространением связанных с ним паразитов. В дельте Волги у моллюска обнаружено 14 видов партенит и церкарий трематод, большинство из которых не идентифицировано с половозрелыми формами [Бисерова, 2010]. Из них *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899), *Apophallus donicus* (Skrjabin & Lindtrop, 1919), *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) являются чужеродными для бассейна Волги, один из двух видов рода *Sanguinicola*, возможно, также интродуцирован *L. naticoides* [Бисерова, 2010]. В водохранилищах Верхней Волги фауна паразитов *L. naticoides* представлена *A. muehlingi*, *A. donicus*, *N. skrjabini*, *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Xiphidiocercaria* sp. [Тютин и др., 2023]. В Российской Федерации *L. naticoides* отнесён к наиболее опасным инвазионным видам [Самые..., 2018]. Важность контроля паразитологической ситуации в водоёмах, заселяемых *L. naticoides*, определяется эпизоотологическим значением некоторых ассоциированных с ним видов трематод, патогенных для рыб, рыбадных птиц, млекопитающих, включая человека [Бисерова, 2005; Ivanov, 2008; Stanevičiūtė et al., 2008].

Экологические характеристики волжских водохранилищ, в том числе водный режим, видовой состав гидробионтов, эпизоотоло-

гическое состояние водоёма в значительной степени зависят от состояния притоков. Река Большой Черемшан является крупным левобережным притоком Волги, впадает в Куйбышевское водохранилище. Из представителей ихтиофауны реки биотопические контакты с *L. naticoides* наиболее вероятны для рыб-бентофагов. Экология обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) тесно связана с придонными биотопами. Вид повсеместно распространён в Куйбышевском водохранилище и нижних участках его притоков [Евланов и др., 1998]. Ведёт стайный образ жизни в придонных слоях воды. Питается донными беспозвоночными (Chironomidae, Crustacea), молодь и икрой рыб. По данным для Куйбышевского водохранилища [Семёнов, 2010], *G. cernuus* может обитать в широком диапазоне глубин (от 0.5 до 25.0 м) и грунтов, отдавая предпочтение открытой части водоёма с илистым или глинистым грунтом. Встречается в притоках и заливах, избегая зарослей высшей водной растительности. Одинаково активен во все сезоны года. В зимний период на всех относительно мелководных участках обитает почти исключительно *G. cernuus*, другие виды рыб уходят на русловую часть или зимовальные ямы. В летние месяцы предпочитает более глубокие участки, в вечернее время держится в мелководных зонах. В водоёме является объектом питания шести хищных видов рыб. В настоящее время в Куйбышевском водохранилище отмечено увеличение численности популяции *G. cernuus* из-за снижения пресса хищников вследствие частичного перехода их на питание более доступными чужеродными компонентами ихтиофауны (преимущественно бычки сем. Gobiidae и *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)) [Семёнов, 2010]. В р. Б. Черемшан вид относится к группе придонных бентофагов, наиболее многочисленных в ихтиоценозе водоёма [Михеев, 2007]. Вид обладает высокой адаптивной способностью к изменяющимся условиям среды [Семёнов, 2010], что определяет его значимый интродукционный потенциал. В начале 1980-х гг. *G. cernuus* проник в водоёмы Шотландии, где стал доминирующим видом [Maitland, East, 1989]. В последние десятилетия вид нату-

рализован в водоёмах Великобритании и Великих озёрах Северной Америки [Popova et al., 1998]. Экологическая пластичность, широкое распространение, высокая численность, относительно короткий жизненный цикл *G. cernuus* позволяют использовать сведения о его заражённости паразитами со сложным жизненным циклом для выявления изменений в экосистеме водоёма.

Цель настоящей работы – анализ полученных в р. Б. Черемшан в 2015, 2019–2021 гг. данных о заражённости *G. cernuus* чужеродными трематодами, ассоциированными с моллюском-вселенцем *L. naticoides*.

Материал и методика

Река Большой Черемшан протекает по территории Самарской, Ульяновской областей и Республики Татарстан, её длина 336 км, площадь водосборного бассейна 11 500 км², средний расход воды в устье – 36.1 м³/с [Большой..., 2006]. Участок реки от устья до г. Димитровграда протяжённостью более 60 км, с максимальной шириной 14–15 км носит название «Черемшанский плёс». К характерным особенностям его относится относительная мелководность, площадь мелководий составляет 50% [Назаренко и др., 2010]. Преобладают глубины 2–3 м, только в русловой части реки отмечается глубина свыше 5 м. Этим определяются особенности термических условий водоёма – более раннее прогревание и остывание воды, определяющее активность важнейших жизненных процессов гидро-

бионтов. Уровненный режим данного участка реки также имеет отличия, обусловленные ежегодной сработкой воды в Куйбышевском водохранилище в осенне-зимний период свыше 5 м [Назаренко и др., 2010]. В результате чего к концу зимы более половины площади Черемшанского плёса оказывается осушенной. Антропогенная нагрузка на реку обусловлена уровнем промышленного и сельскохозяйственного освоения водосборных территорий и многоцелевым использованием вод для нужд населения, спортивного и любительского рыболовства. По гидрохимическим показателям вода в низовьях р. Б. Черемшан (район г. Димитровград) характеризуется как очень загрязнённая – грязная, класс качества – от III до IV [Государственный..., 2023].

Исследования проводили на участке р. Б. Черемшан в окрестностях г. Димитровграда (рис. 1), относящемся к Черемшанскому плёсу Куйбышевского водохранилища (54.225259 с.ш., 49.698284 в.д.), в 2015, 2019–2021 гг.

Для определения влияния на заражённость рыб гидрологических и климатических факторов в 2019 г. производили промеры глубины и температуры воды в месте отлова рыб (прибрежная зона водоёма). Отловлено крючковой снастью 16 экз. *G. cernuus* в мае 2015 г., 16 экз. в мае – начале июня 2019 г., 15 экз. в мае – начале июня 2020 г., 16 экз. в мае – начале июня 2021 г. Всего исследовано 63 экз. преимущественно одноразмерных (7.3–9.9 см) рыб (табл. 1).

Паразитологическое вскрытие рыб, фиксацию, обработку материала производили



Рис. 1. Карта-схема района исследований: ◆ – место отбора проб.

Таблица 1. Параметры выборок *G. cernuus* в р. Б. Черемшан в годы исследований

Параметры выборок	2015 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
Количество рыб в выборке, экз.	16	16	15	16
Длина рыб (промысловая), см	7.4–9.7	7.8–9.9	7.3–9.8	7.9–9.4

общепринятыми методами [Быховская-Павловская, 1985]. Проводили наружное обследование рыб с просмотром слизи, плавников, жаберных дуг, жаберных крышек под бинокляром. Исследовали компрессорным методом внутренние органы (сердце, мочевой и жёлчный пузыри, кишечник, печень, селезёнку, брыжейку, гонады, почки, глаза, головной и спинной мозг, мускулатуру), осматривали полость тела. Прижизненную окраску паразитов осуществляли слабым раствором $C_{15}H_{17}ClN_4$. Видовую идентификацию паразитов проводили при помощи бинокулярного микроскопа «Biolar», оснащённого микрофотонасадкой Levenhuk C-Series 5M pixels, по соответствующим справочникам [Определитель..., 1987; Судариков и др., 2002]. Для количественной характеристики заражённости рыб использовали общепринятые показатели: экстенсивность инвазии ЭИ (доля заражения хозяина паразитами одного вида от общего числа рыб в выборке, %), интенсивность инвазии ИИ (минимальное и максимальное количество паразитов одного вида в особях хозяина, экз.), индекс обилия ИО (средняя численность паразитов одного вида у всех исследованных особей, включая незаражённых, экз.). Математические расчёты и графическая обработка

(использовали точечную с гладкими кривыми и маркерами диаграмму с полиномиальной аппроксимирующей кривой) материала выполнены в компьютерных программах Microsoft Excel 2003. В программе Past3 был рассчитан индекс сходства видового состава фауны паразитов на основании индекса Сёренсена (при уровне значимости 50%).

Полученные результаты

Первые данные о составе фауны многоклеточных паразитов *G. cernuus* в р. Б. Черемшан получены в ходе ихтиопаразитологических исследований 2015 г. Обнаружено 7 таксонов паразитических организмов, чужеродные для бассейна Волги виды не зарегистрированы (табл. 2).

Трематоды-вселенцы *A. muehlingi* (рис. 2а) и *N. skrjabini* (рис. 2б) впервые отмечены у *G. cernuus* в данном водоёме в 2019 г. (см. табл. 2).

Метацеркарии *A. muehlingi* (см. рис. 2а) свёрнуты в двухслойных цистах эллипсоидной формы 0.20–0.30×0.14–0.20 мм, окружённых тонким слоем тёмного пигмента в виде маленьких чёрных точек. Тело метацеркарии имеет размеры 0.50–0.686×0.14–0.168 мм, сильно вытянуто, слегка расширено в первой

Таблица 2. Характеристики заражения *G. cernuus* трематодами *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в р. Б. Черемшан (2015, 2019–2021 гг.)

Год	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	Локализация паразита
<i>A. muehlingi</i>				
2015	0	0	0	–
2019	18.8	16–43	4.2	Жаберные лепестки*, жаберные крышки, кожа, подкожный эпителий, лучи плавников
2020	46.7	2–746	72.5	
2021	50.0	12–452	39.4	
<i>N. skrjabini</i>				
2015	0	0	0	Кишечник
2019	43.8	2–14	3.3	
2020	33.3	1–7	1.0	
2021	37.5	2–12	3.3	

* – Локализация на жаберных лепестках отмечена только в 2019 г.



Рис. 2. Чужеродные трематоды, обнаруженные у *G. cernuus* в р. Б. Черемшан: а – метациркария *A. muehlingi*, б – марита *N. skrjabini*

половине. Кутикула большей части тела покрыта плотно сидящими мелкими шипиками. Зачатки семенников лежат диагонально по бокам слегка изогнутого экскреторного пузыря Y-образной формы.

Мариты *N. skrjabini* (см. рис. 2б) с округлым телом и гладкой кутикулой имеют размеры 1.375–2.925×0.275–0.825 мм. Кишечные стволы сливаются на заднем конце тела в кольцо. Семенники лежат друг за другом или несколько наискось между ветвями кишечника около заднего конца тела. Яйца крупные, немногочисленные, отмечены у большей части паразитов в исследованных выборках рыб.

Выявлены различия в развитии инвазионного процесса у *A. muehlingi* и *N. skrjabini*. Значения показателей заражения *G. cernuus* трематодой *A. muehlingi* в 2019 г. минимальны. В последующие два года отмечен быстрый рост экстенсивности инвазии до 50% (см. табл. 2). Для значений показателей интенсивности инвазии и индекса обилия *A. muehlingi* отмечено значительное увеличение в 2020 г. и некоторое уменьшение в 2021 г. (см. табл. 2). Значения показателей инвазии *G. cernuus* трематодой *N. skrjabini* максимальны в 2019 г., в следующие годы отмечено последовательно их незначительное снижение и увеличение (см. табл. 2).

Графический анализ межгодовой динамики показателя экстенсивности инвазии показал, что наибольшие расхождения значений экстенсивности инвазии рыб *A. muehlingi* и *N. skrjabini* отмечены в первый год обнаружения паразитов (рис. 3).

График динамики показателя экстенсивности инвазии рыб *A. muehlingi* с высокой степенью величины достоверности аппроксимации ($R^2 = 0.93$) демонстрирует тенденцию к стабильному увеличению заражённости рыб в 2019–2021 гг. (см. рис. 3). В течение периода наблюдений, охватывающего начальный этап формирования паразитарной подсистемы, процесс инвазии рыб *A. muehlingi* описывается полиномиальной кривой (см. рис. 3), для определения дальнейших тенденций его развития необходимы дополнительные исследования. График аппроксимации для *N. skrjabini* с низким значением коэффициента детерминации ($R^2 = 0.45$) неинформативен за счёт межгодовых колебаний показателя экстенсивности инвазии паразита, поэтому не демонстрируется на рисунке 3.

Устойчивый рост экстенсивности инвазии рыб *A. muehlingi* в течение периода исследований определил значимое положение трематоды в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus*. При малой изменчивости состава фауны паразитов (8–9 видов) статус трематоды за короткий промежуток времени (2019–2021 гг.) сменился от обычного вида до субдоминанта (табл. 3).

Причём уже в 2020 г. вид занял пограничное положение, близкое к субдоминанту. Для *N. skrjabini* статус обычного вида оставался неизменным в течение периода исследований (см. табл. 3).

Проанализированы гидрологические (уровенный режим) и климатические (температура воды) условия обитания гидробионтов

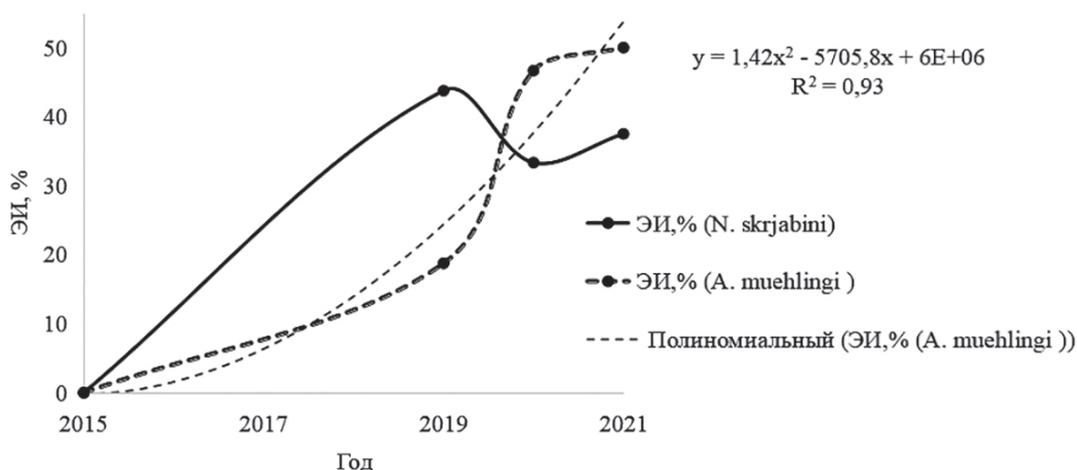


Рис. 3. Экстенсивность инвазии (%) *G. cernuus* чужеродными трематодами *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в разные годы.

Таблица 3. Статус трематод *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus* в р. Б. Черемшан (2019–2021 гг.)

Чужеродные виды	Статус вида		
	2019 г.	2020 г.	2021 г.
<i>A. muehlingi</i>	Обычный	Пограничный между обычным и субдоминантом	Субдоминант
<i>N. skrjabini</i>	Обычный	Обычный	Обычный
N _{Общее}	8	9	8

Примечание. Статус обычных присвоен видам с ЭИ от 10–50%, статус субдоминанта – с ЭИ >50%; N_{Общее} – количество видов в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus*.

в мае 2019 г. Для анализа воздействия факторов внешней среды выбрана трематода *A. muehlingi*, на популяцию которой они оказывают непосредственное воздействие вследствие особенностей жизненного цикла паразита и способа проникновения в организм хозяина. Регистрировалось снижение уровня воды в прибрежной зоне исследованного участка р. Б. Черемшан, по нашим наблюдениям, до 1.4 м.

Нами определена статистическая зависимость ($r = 0.61$, $p \leq 0.05$) между температурой воды и ЭИ (%) рыб *A. muehlingi*. Также получена отрицательная статистическая зависимость между уровнем воды и ЭИ (%) ($r = -0.59$, $p \leq 0.05$), между уровнем воды и ИО (экз.) ($r = -0.56$, $p \leq 0.05$) рыб *A. muehlingi*, что указывает на увеличение заражённости *G. cernuus* при падении уровня воды в реке.

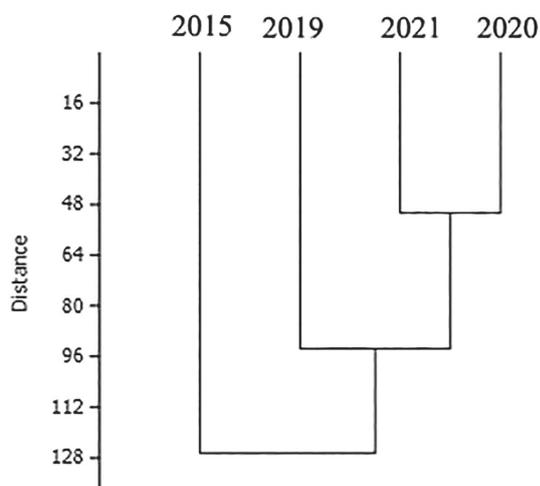


Рис. 4. Кластерный анализ сходства видового состава многоклеточных паразитов *G. cernuus* по индексу Сёренсена.

Рассчитан индекс сходства видового состава многоклеточных паразитов *G. cernuus* по индексу Сёренсена. На основании полученных данных проведён кластерный анализ, который показал, что наибольшее сходство отмечено между 2020 и 2021 гг. Минимальное сходство видового состава паразитов регистрируется между 2015 г. и периодом 2020–2021 гг. (рис. 4).

Обсуждение результатов

Успешность распространения инвазии *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в популяции *G. cernuus* в р. Б. Черемшан во многом определяется особенностями его экологии – способностью обитать в широком диапазоне

глубин и грунтов (предпочтительно в придонных биотопах), круглогодичной активностью, сезонной миграционной активностью, бентофагией, а также широким распространением и высокой численностью в водоёме. Пути инвазии *G. cernuus* чужеродными трематодами различаются в зависимости от способа их проникновения в организм хозяина. Церкарии *A. muehlingi* инвазируют рыб через покровы тела, *N. skrjabini* использует трофические связи хозяина. Облигатным первым промежуточным хозяином обоих видов паразитов служит чужеродный моллюск *L. naticoides*, проникший в бассейн Волги через Волго-Донской канал [Бисерова, 2005; Tyutin, Slynko, 2010].

Жизненный цикл *A. muehlingi* триксенный [Odening, 1970, 1973], в дельте Волги круг хозяев изучен в 1990-х гг. [Иванов, 1991]. Вторыми промежуточными хозяевами являются рыбы, окончательные хозяева – чайковые птицы (облигатно), другие птицы, млекопитающие, человек (факультативно) [Семёнова, Иванов, 1989; Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005]. В настоящее время трематода расселилась от дельты до водохранилищ Верхней Волги [Иванов, 2003; Бисерова, 2005, 2010; Минеева, 2018; Рубанова, 2018; Zhokhov et al., 2019; Tyutin et al., 2023; Рубанова, Мухортова, 2024]. В водоёмах-реципиентах Волжского бассейна круг вторых дополнительных хозяев представлен 21 видом рыб [Zhokhov et al., 2019]. В Куйбышевском водохранилище паразит зарегистрирован в Усинском заливе у *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 [Rubanova, Mukhortova, 2021], в Свяжском заливе – у рыб сем. Cyprinidae и *P. fluviatilis* [Yakovlev et al., 2010].

Распространению инвазии *A. muehlingi* в районе исследований способствует высокое разнообразие вторых промежуточных и окончательных хозяев паразита. Состав ихтиоценоза среднего и нижнего течения р. Б. Черемшан включает 35 видов рыб, большая часть которых относится к сем. Cyprinidae и Percidae [Михеев, 2015], представители которых служат вторыми промежуточными хозяевами трематоды. В настоящее время на участке реки в районе г. Димитровграда *A. muehlingi* обнаружен у *P. fluviatilis* и *Sander*

luciperca (Linnaeus, 1758) [Рубанова, 2021; Рубанова, Мухортова, 2023]. Из облигатных окончательных хозяев наиболее широко распространены и многочисленны чайковые птицы, регистрируются другие рыбоядные птицы (серая цапля, чёрный коршун) [Михеев, 2007], являющиеся факультативными хозяевами паразита [Бисерова, 2005]. Также в районе исследований из возможных факультативных окончательных хозяев *A. muehlingi* [Скрябин, 1952; Бисерова, 2005], по нашим наблюдениям, отмечены представители сем. Corvidae, а также синантропные млекопитающие (*Felis catus* Linnaeus, 1758, *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758). Существует потенциальная опасность заражения человека, поскольку данный участок реки активно используется для спортивного и любительского рыболовства.

Вторыми промежуточными хозяевами *N. skrjabini* являются пресноводные представители сем. Gammaridae (Amphipoda): в естественных условиях – *Pontogammarus crassus* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) [Комарова, 1968], в эксперименте – *Gammarus (Rivulogammarus) balcanicus* Schaferna, 1922 [Стенько, 1976]. В настоящее время в Волге на разных участках реки состав хозяев этого ранга для *N. skrjabini* может различаться. Так, в водохранилищах Верхней Волги основными вторыми промежуточными хозяевами трематоды служат *Azellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (Isopoda: Asellidae) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Stebbing, 1899) (Amphipoda: Micruropodidae) [Tyutin et al., 2013]. Байкальский бокоплав *G. fasciatus* интродуцирован во многие водоёмы России, с 1977 г. регистрируется в Куйбышевском водохранилище [Бородич, 1979]. В дельте Волги инвазия распространяется через *P. crassus* и *D. haemobaphes* [Бисерова, 2005]. В волжских водохранилищах *D. haemobaphes* широко расселился и освоил практически все типы биотопов [Курина, 2018]. В водохранилищах Средней и Нижней Волги входит в тройку видов бентоса с самым высоким репродуктивным потенциалом, отмечен рост его численности [Kurina, 2017]. В Куйбышевском водохранилище ареал понто-каспийских

представителей Amphipoda за последнее десятилетие продолжает расширяться в северном направлении [Курина и др., 2020]. Эта ситуация обусловлена значительным воздействием на водоёмы антропогенного фактора (эвтрофирование, загрязнение), приводящим к повышению уровня минерализации и снижению численности и биомассы аборигенной части сообщества макрозообентоса [Зинченко и др., 2007; Kurina, 2017]. Окончательными хозяевами паразита являются рыбы сем. Percidae, Cyprinidae, Gobiidae [Определитель..., 1987]. В настоящее время в бассейне Волги трематода регистрируется у рыб от дельты до верхневолжских водохранилищ и имеет широкий круг хозяев [Бурякина, 1995; Бисерова, 2005; Молодожникова, Жохов, 2007; Mineeva, 2016; Zhokhov et al., 2019; Rubanova, Mukhortova, 2020; Tyutin et al., 2022]. В Куйбышевском водохранилище *N. skrjabini* обнаружена у *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) [Калайда, Любарская, 2000], понто-каспийских бычков-вселенцев *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) и *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) [Минеева, Семёнов, 2020, 2021].

Метацеркарии *A. muehlingi* являются возбудителем апофаллёза – инвазионного заболевания, способного привести к заражению и массовой гибели молоди рыб [Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005]. Апофаллёз рыб в настоящее время распространён на всём протяжении Волги от дельты до верхневолжских водохранилищ [Бисерова, 2005; Tyutin, Slynko, 2010; Rubanova, Mukhortova, 2021]. Трематода относится к группе патогенных для человека и теплокровных животных, у человека паразитирует в тонком кишечнике, случаи заражения регистрируются редко [Гигиенические..., 2002; Бисерова, 2005; Противозидемические..., 2006; Технический..., 2016; Шухгалтер, Родюк, 2017]. Необходимо отметить, что у *G. cernuus* в р. Б. Черемшан из трематод р. *Aporhallas* обнаружен только *A. muehlingi* – паразит рыб преимущественно сем. Cyprinidae [Иванов, 2003; Бисерова, 2005]. Трематода *A. donicus*, обычно приуроченная к рыбам сем. Percidae [Иванов, 2003], в р. Б. Черемшан у *G. cernuus* не зарегистрирована. На исследованном участке реки *A.*

donicus отсутствует также у других рыб сем. Percidae [Рубанова, 2021; Рубанова, Мухортова, 2023]. К факторам, обуславливающим преимущество *A. muehlingi* перед *A. donicus* в эффективности освоения новых территорий, исследователи относят его более широкое распространение у рыбоядных птиц (основные окончательные хозяева), совершающих сезонные миграции [Yakovleva et al., 2016]. К предполагаемым причинам инвазии *G. cernuus* нетипичным для него *A. muehlingi* мы относим возможное сокращение запасов рыб сем. Cyprinidae, являющихся основными вторыми промежуточными хозяевами паразита. На это указывает снижение численности некоторых массовых видов карповых рыб в низовьях р. Б. Черемшан [Назаренко и др., 2010].

Известно, что паразиты рыб со сложным жизненным циклом могут служить биологическими «метками», показывающими распределение видов зоопланктона и бентоса на разных участках водоёма, и представляют интерес как подходящий тест для эффективной оценки его состояния, экологии хозяев [Halmetoja et al., 2000; Доровских, 2002; Аникиева и др., 2016]. Отличительной чертой многих видов партенит трематод является видовая специфичность к моллюскам (первые промежуточные хозяева), результатом которой становится почти полное совмещение их ареалов [Тютин, Медянцева, 2008]. Тесная сопряжённость с хозяином позволяет использовать данную группу паразитических организмов в качестве биологических «индикаторов», указывающих на наличие в экосистеме определённого вида моллюска и хозяев других категорий [Tyutin, Slynko, 2010]. Инвазия рыб метацеркариями *A. muehlingi* является прямым свидетельством присутствия *L. naticoides* [Бисерова, 2010] и показателем наличия устойчивого поселения моллюска в водоёме [Tyutin et al., 2023]. Доминирование *A. muehlingi* в фауне многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* послужило показателем достаточно высокой численности *L. naticoides* и степени инвазии моллюска трематодой [Rubanova, Mukhortova, 2021]. В р. Б. Черемшан в 2009–2018 гг., по имеющимся литературным источникам [Курина, 2015; Kurina,

2020], *L. naticoides* не обнаружен, но отмечено включение в сообщество бентоса чужеродных моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). Следует отметить, что выявление *L. naticoides* в р. Б. Черемшан могло быть затруднено характерным для этого моллюска неравномерным распределением в акваториях водоёмов [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. В Черемшанском заливе, образованном устьевой частью р. Б. Черемшан и до г. Димитровграда находящемся в зоне подпора водами Куйбышевского водохранилища, в 2009–2015 гг. численность *L. naticoides* достигала 50 экз/м², биомасса – 0.05 г/м² [Kurina, 2020]. В Куйбышевском водохранилище этот вселенец впервые отмечен с середины 1990-х гг. [Yakovlev et al., 2010]. В настоящее время в водохранилище вид доминирует в сообществе вселенцев прибрежной зоны водоёма, составляя 73% биомассы [Kurina, Seleznev, 2019]. Обнаружение у *G. cernuus* в р. Б. Черемшан двух чужеродных видов трематод, ассоциированных с *L. naticoides*, свидетельствует о вселении моллюска из Черемшанского залива (Куйбышевское водохранилище) и его распространении, по нашим наблюдениям, до г. Димитровград. Известно более позднее обнаружение в водоёмах *A. muehlingi* по сравнению с *L. naticoides* [Белявская, Вьюшкова, 1971; Бисерова, 2010]. Соответственно, *L. naticoides* проник в р. Б. Черемшан несколько ранее, чем мы обнаружили у *G. cernuus* трематод, ассоциированных с этим моллюском. Куйбышевское водохранилище является частью межбассейнового инвазионного коридора распространения чужеродных видов, в том числе паразитов [Zhokhov et al., 2019]. Вектор распространения *A. muehlingi* и *N. skrjabini* в р. Б. Черемшан – расселение с первым промежуточным хозяином (направление – из Куйбышевского водохранилища в притоки). Увеличение в целом показателей инвазии трематодой *A. muehlingi* такого массового вида рыб, как *G. cernuus*, высокая экстенсивность инвазии рыб *N. skrjabini* (см. табл. 2) свидетельствуют о быстрых темпах натурализации и росте численности *L. naticoides* в р. Б. Черемшан. Сопоставление данных об отсутствии в р. Б. Черемшан в 2009–2018 гг. *L. naticoides* [Ку-

рина, 2015; Kurina, 2020] и видов-вселенцев в фауне паразитов ерша в 2015 г. со временем регистрации *A. muehlingi* и *N. skrjabini* позволяет предположить, что паразитарные системы с участием чужеродных трематод и *G. cernuus* начали формироваться в 2019 г.

По нашему мнению, высокие показатели инвазии рыб *A. muehlingi* и максимальная заражённость *N. skrjabini* (см. табл. 2) уже на начальном этапе становления паразитарных систем в значительной степени обусловлены совокупным действием факторов внешней среды. Гидрологическая ситуация в р. Б. Черемшан взаимосвязана с уровенным режимом Куйбышевского водохранилища, характеризующимся значительным падением уровня воды весной 2019 г. Совокупное действие гидрометеорологических факторов (небольшое осеннее увлажнение почвы и незначительная глубина её промерзания в зимний период, условия снеготаяния) привело к значительной потере стока [Доклад..., 2020]. Следствием этого стал низкий уровень воды в водохранилище (ниже нормы на 2.5 м) и его притоке в весенний период. Значительное падение уровня воды в р. Б. Черемшан способствовало концентрации рыб в меньшем объёме водных масс. Необходимо учитывать, что типичным местообитанием *L. naticoides* является зона мелководий, где моллюск образует массовые скопления на прибрежных песчаных биотопах [Kurina, 2020]. Обмеление низовьев р. Б. Черемшан привело к увеличению площади мелководий весной 2019 г., что могло способствовать активному распространению *L. naticoides*. Гидрологическая ситуация в водоёме, без сомнения, привела к совмещению биотопов первого (*L. naticoides*) и второго (*G. cernuus*) промежуточных хозяев *A. muehlingi* и определила благоприятные условия инвазии рыб трематодой. На это указывает, в частности, множественная локализация метацеркарий *A. muehlingi* дополнительно на жаберных лепестках рыб, отмеченная только в 2019 г. при минимальном уровне воды (см. табл. 2). Отмечен статистически достоверный рост показателей экстенсивности инвазии и индекса обилия трематоды *A. muehlingi* при снижении уровня воды. Результаты исследования согласуются с данными

об увеличении заражённости молоди воблы *A. muehlingi* в маловодные годы в связи с высокой численностью и концентрацией расселяющихся личиночных форм паразита при малой площади залития нерестилищ в дельте Волги [Терпугова, 2020].

Не менее важным фактором, воздействующим на паразитов и хозяев, стали климатические условия весной 2019 г., когда было отмечено повышение средней температуры воды в р. Б. Черемшан на 2.3 °С [Доклад..., 2020]. Влияние температурного режима водоёма на успешность инвазии рыб *A. muehlingi* подтверждается полученной статистически достоверной зависимостью: экстенсивность инвазии увеличивается при быстром прогреве воды. Наши выводы согласуются с литературными данными о влиянии фактора повышения температуры воды на скорость развития заболеваний рыб, возбудителями которых являются метацеркарии р. *Apophallus* [Schaaf et al., 2018]. Результаты проведённого исследования (см. табл. 2, рис. 2) также служат косвенным подтверждением положительного совокупного влияния гидрологических и климатических условий 2019 г. на успешность реализации жизненного цикла *N. skrjabini* в р. Б. Черемшан. В то же время необходимо учитывать, что повышение температуры воды в водоёме является, по-видимому, лимитирующим фактором в отношении расселения и численности первого промежуточного хозяина трематод – *L. naticoides* [Филипенко, 1999; Mastitsky, Samoilenko, 2006; Kurina, 2020].

Характер динамики процесса инвазии *G. cernuus* чужеродными трематодами (см. табл. 2, рис. 3) отражает способ заражения хозяина и его роль в жизненном цикле паразитов. Процесс инвазии рыб *A. muehlingi* при прямом проникновении личиночных форм трематоды через покровы тела хозяина характеризуется стабильным увеличением экстенсивности инвазии от минимума в 2019 г. до максимума в конце периода исследований (см. табл. 2, рис. 3), вид приобрёл статус субдоминанта в фауне многоклеточных паразитов *G. cernuus* (см. табл. 3). Полученные данные указывают на биотопическую совместимость популяций *G. cernuus* и *L. naticoides*, рост численности моллюска. Особенности про-

цесса инвазии рыб *N. skrjabini* определяются не только численностью и степенью инвазии *L. naticoides*, но также составом и численностью отдельных компонентов донного ценоза – вторых промежуточных хозяев трематоды и трофическими связями *G. cernuus*. Межгодовые колебания показателей заражения рыб *N. skrjabini* от максимума в 2019 г. до минимума в 2020 г. (см. табл. 2), скачкообразная динамика показателя экстенсивности инвазии (см. рис. 3) могут свидетельствовать о некоторой неустойчивости паразитарной подсистемы «*G. cernuus* – *N. skrjabini*». Кластерный анализ сходства видового состава на основании индекса Сёренсена (см. рис. 4) показал, что наиболее значимые изменения в составе фауны многоклеточных паразитов *G. cernuus* обусловлены вселением в водоём чужеродных видов.

Заключение

Обнаружение в р. Б. Черемшан чужеродных трематод *A. muehlingi* и *N. skrjabini*, ассоциированных с моллюском *L. naticoides*, свидетельствует о проникновении этого вселенца в экосистему водоёма и распространении в его нижнем течении. Определено, что процесс формирования двух новых для данного притока Куйбышевского водохранилища паразитарных систем находится на начальном этапе. В круг хозяев *N. skrjabini* входят компоненты биоценоза реки, связанные с донными биотопами. Пути инвазии окончательного хозяина (*G. cernuus*) реализуются через его трофические связи, формирующаяся паразитарная система имеет признаки некоторой нестабильности. Жизненный цикл *A. muehlingi* реализуется в форме паразитарной системы, объединяющей различные компоненты водной и околотоводной наземной экосистем. Устойчивая тенденция роста инвазии *G. cernuus* метацеркариями *A. muehlingi* указывает на возможность быстрого формирования обширного очага апофаллёза в исследованном притоке Куйбышевского водохранилища. Изучение биотопических связей и приобретённого ареала трематоды *A. muehlingi* представляет особый интерес в связи с её санитарно-эпидемиологическим значением. Стабильный рост экстенсивности инвазии

рыб метацеркариями *A. muehlingi*, высокие значения экстенсивности инвазии *N. skrjabini* в течение всего периода наблюдений свидетельствуют о наличии благоприятных условий для распространения чужеродных видов (моллюски, бентические ракообразные, паразиты) в нижнем течении р. Б. Черемшан.

Полученные результаты показали значимую роль совокупного действия фактора глобального потепления и хозяйственной деятельности (зарегулирование стока, строительство межбассейновых каналов, изменение уровня режима водоёмов и др.), определяющих течение процессов биологических инвазий в р. Б. Черемшан. Использование чужеродных трематод в качестве биологических «меток» позволило выявить экологические связи паразитов и хозяев разного ранга, биоценотические изменения в экосистеме водоёма, связанные с проникновением чужеродных видов гидробионтов. В случае «сопряжённых инвазий» характеристики заражения рыб трематодами-инвайдерами позволяют определить вектор вселения в экосистему водоёма-реципиента хозяев и связанных с ними паразитов, скорость и направление распространения. Прогнозируется дальнейшее расселение чужеродных видов гидробионтов из Куйбышевского водохранилища в приток, наращивание их численности, включение в трофические цепи биоценоза реки и околородных наземных экосистем, расширение круга хозяев паразитов-вселенцев.

Благодарности

Автор выражает благодарность О.В. Мухортовой (ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в статистической обработке данных.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках темы государственного задания № 122032500063-0 «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19) ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН.

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

- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Румянцев Е.А. Экологический анализ гельминтов ряпушки и корюшки Онежского озера // Тр. Карельского научного центра РАН. 2016. № 4. С. 37–47. DOI: 10.17076/eco250.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратовского отделения ГОСНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Бисерова Л.И. Трематоде *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги: Особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые: дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 168 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов. Искусственное воспроизводство ценных гидробионтов, акклиматизация и аквакультура // Тр. ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Большой Черемшан // Словарь современных географических названий / под ред. В.М. Котлякова. Екатеринбург: У-Фактория, 2006. 829 с.
- Бородич Н.Д. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. № 6. С. 920–921.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 384 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы. СанПиН 2.3.2.1078-01. М.: РИТ ЭКСПРЕСС, 2002. 216 с.
- Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Ульяновской области в 2022 году» / Правительство Ульяновской области Министерство природных ресурсов и экологии Ульяновской области. Ульяновск, 2023. 123 с. (http://www.mpr73.ru/press/berichte_Interviews/?ELEMENT_ID=7239). Проверено 18.01.2023.
- Догель В.А. Явление «сопряжённых видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления // Известия АН КазССР. 1949. Серия паразитологическая. Вып. 7. № 74. С. 3–15.
- Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды города Ульяновска в 2019 году». Ульяновск: Управление по охране окружающей среды администрации города Ульяновска, 2020. 134 с. (<http://ulmeria.ru/>)

- sites/default/files/subgov/files/2020/12/09/). Проверено 25.01.2023.
- Доровских Г.Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб // Экологический мониторинг: учебно-методическое пособие. Сыктывкар: Сыктывкарский ун-т, 2002. С. 50–105.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Иванов В.М. Трематоды *Aporhollus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – возбудители гельминтозов рыб в дельте Волги и Северном Каспии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 22 с.
- Иванов В.М. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение): дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 323 с.
- Калайда М.Л., Любарская О.Д. К вопросу о зараженности паразитами синца Куйбышевского водохранилища // Проблемы охраны здоровья рыб в аквакультуре: Тезисы докладов научно-практической конференции (г. Москва, 21–22 ноября 2000 г.). М., 2000. С. 69–70.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 431 с.
- Комарова Т.И. Метацеркарии дигенетических трематод бентических членистоногих водоёмов дельты Дуная // Вестник зоологии. 1968. № 6. С. 7–14.
- Курина Е.М. Особенности распространения чужеродных видов макрозообентоса в притоках волжских водохранилищ // Экологический сборник 5: Тр. молодых учёных Поволжья. Международная научная конференция (г. Тольятти, 11–12 марта 2015 г.) / под ред. С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой, С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2015. С. 209–215.
- Курина Е.М. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. 2017. № 8 (110). С. 56–63.
- Курина Е.М. Сравнительная оценка размерных характеристик чужеродных видов макрозообентоса Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20. № 2 (82). С. 73–84.
- Курина Е.М., Зинченко Т.Д., Попченко Т.В. Многолетняя динамика структурных характеристик макрозообентоса Куйбышевского водохранилища // В сб.: Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество воды и водные биоресурсы (VII Любимцевские чтения). Материалы международных научных чтений (г. Тольятти, 6–9 апреля 2020 г.) / под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. Тольятти: Анна, 2020. С. 102–104.
- Михеев В.А. Видовой состав и распределение позвоночных в пойме среднего течения реки Большой Черемшан // Вестник Мордовского университета. 2007. Т. 17. № 4. С. 52–54.
- Михеев В.А. Ихтиофауна реки Б. Черемшан (в его среднем и нижнем течении) в пределах Ульяновской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 4–5. С. 942–946.
- Минеева О.В. Видовой состав метацеркарий трематод у обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* L., 1758 в Саратовском водохранилище // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-6. Материалы международной конференции, приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции (г. Тольятти, 15–19 октября 2018 г.) / отв. ред. Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов. Тольятти: Анна, 2018. С. 214–216. DOI: 10.24411/9999-002A-2018-10091.
- Минеева О.В., Семёнов Д.Ю. Паразитофауна бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) Куйбышевского водохранилища (Средняя Волга) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 4. С. 96–108.
- Минеева О.В., Семёнов Д.Ю. Первые сведения о паразитах *Neogobius iljini* (Perciformes, Gobiidae) Средней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 3. С. 32–44. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-3-32-44.
- Молодожникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (*Trematoda*) // Паразитология. 2007. Т. 41. № 1. С. 28–54.
- Назаренко В.А., Родненко О.П., Харьковский А.А. Экология Черемшанского плёса Куйбышевского водохранилища // В сб.: Природа Симбирского Поволжья. Сб. научных трудов XII Межрегиональной научно-практической конференции. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2010. С. 182–185.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные (Ч. 2). (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 149) / под ред. О.А. Скарлато. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Противоэпидемические мероприятия: в 2 т. Т. 1: Санитарные правила и методические документы / под ред. Г.Г. Онищенко, Б.Л. Черкасский. М.: ИНТЕРСЭН, 2006. 1216 с.
- Рубанова М.В. Ревизия фауны трематод окуня *Perca fluviatilis* L. 1758 Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 2 (82). С. 55–60.

- Рубанова М.В. Гельминтофауна *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище) // Экологический сборник 8: Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна. Тр. Всероссийской (с международным участием) научной конференции / отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти: Анна, 2021. С. 121–124. DOI: 10.24412/cl-35013-2021-10157.
- Рубанова М.В., Мухортова О.В. Инвазия речного окуня *Perca fluviatilis* (Perciformes, Actinopterygii) чужеродной трематодой *Aporhalls muehlingi* (Heterophyidae, Trematoda) в реке Большой Черемшан // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. IX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (г. Пермь, 25–28 мая 2023 г.) / под ред. А.Б. Китаева, О.В. Ларченко, В.Г. Калинина. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2023. С. 223–227.
- Рубанова М.В., Мухортова О.В. Трематоды рода *Aporhalls* (Trematoda: Heterophyidae) в фауне многоклеточных паразитов *Perca fluviatilis* (Perciformes, Actinopterygii) в дельте Волги // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2024. № 1. С. 14–22.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Семёнов Д.Ю. Биоэкологическая характеристика обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)) Куйбышевского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2010. № 3-1. С. 117–125.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.М. Чайковые птицы как распространители апофаллэза рыб в дельте Волги и Северном Каспии // В кн.: Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы. Тезисы докладов научной конференции (Москва, 4–6 апреля 1989 г.). Т. 2. М.: ВАСХНИЛ, 1989. С. 95–96.
- Скрябин К.И. Трематоды надсемейства Heterophyoidea Faust, 1929 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. М.: Из-во АН СССР, 1952. Т. 6. С. 153–615.
- Стенько Р.П. Жизненный цикл трематоды *Crowcrocaecum skrjabini* (Ivanitzky, 1928) (Allocreadiata, Opencolidae) // Паразитология. 1976. Т. 10. Вып. 1. С. 9–16.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломачкин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метациркулярии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Терпугова Н.Ю. Влияние объёма волжского стока на заражённость ранней молоди воблы некоторыми паразитическими организмами // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Материалы VIII научно-практической конференции молодых учёных с международным участием (г. Москва, 5–6 ноября 2020 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 2020. С. 134–137.
- Технический регламент Евразийского экономического союза ТР ЕАЭС 040/2016 «О безопасности рыбы и рыбной продукции» (<https://docs.cntd.ru/document/420394425?ysclid=luu416ehww735596192>). Проверено 24.12.2023.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Aporhalls muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2 (прилож.). С. 41–46.
- Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А. Особенности сообществ трематод у понто-азовского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) в Угличском и Рыбинском водохранилищах (бассейн Верхней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16. № 4. С. 104–117. DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-104-117.
- Филипенко С.И. Современное состояние донной фауны Кучурганского водохранилища в условиях изменения режима работы Молдавской ГРЭС // Conservarea biodiversitatii bazinului Nistrului. Materialele Conferintei Internationale (Chisinau, 7–9 octombrie 1999). Chisinau: Societatea Ecologica; «БИОТИСА», 1999. С. 240–243.
- Шухгалтер О.А., Родюк Г.Н. Результаты исследования заражённости метацеркариями трематод мускулатуры рыб Куршского залива (юго-восточная часть Балтийского моря) в 1999–2016 гг. // Тр. АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Т. 1. № 4. Калининград: АтлантНИРО. С. 70–86.
- Halmetoja A., Valtonen E.T., Koskenniemi E. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland // International Journal for Parasitology. 2000. Vol. 30 (14). P. 1437–1444. DOI: 10.1016/S0020-7519(00)00115-6.
- Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. No. 2. P. 136–139. DOI: 10.1007/S11184-008-2010-8.
- Kurina E.M. Alien species of amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the bottom communities of the Kuybyshev and Saratov reservoirs: Features of distribution and life cycle strategies // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8. No. 3. P. 251–260. DOI: 10.1134/S2075111717030080.
- Kurina E.M., Seleznev D.G. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 50. No. 1. P. 65–74. DOI: 10.1134/S1067413619010053.
- Kurina E.M. Specific features of distribution of alien species of macrozoobenthos in the bays of reservoirs (by example of water bodies of the Middle and Lower Volga basins) // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11. No. 2. P. 118–125. DOI: 10.1134/S2075111720020058.
- Maitland P.S., East K. An increase in humberg of riffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in Soottich loch from 1982 to 1987 // Agucult and Fish Maneg. 1989. Vol. 20. No. 2. P. 227–228.
- Mastitsky S.E., Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new ponto-caspian species in lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic invasions. 2006. Vol. 1. No. 3. P. 161–170.

- Mineeva O.V. Infestation of fish with the alien parasite *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opocelidae) in the Saratov reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 3. C. 268–274. DOI: 10.1134/S2075111716030073.
- Molloy D.P., Karataev A.Y., Burlakova E.V., et al. Natural enemies of Zebra mussels: Predators, Parasites and Ecological Competitors // Reviews in Fisheries Science and Aquaculture. 1997. Vol. 5. No. 1. P. 27–97.
- Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490.
- Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. muehlingi* // Biologisches Zentralblatt. 1973. Vol. 92. P. 455–494.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the black sea snail *Lithoglyphus naticoides* (c. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga basin // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. Appearance and distribution of new alien macrozoobenthos species in the Upper Volga reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 1. C. 30–38. DOI: 10.1134/S2075111719010119.
- Popova O.A., Reshetnikov Y.S., Kiyashko V.I., Dgebuadze Y.Y., Mikheev V.N. Ruffe from the former USSR: variability within the largest part of its natural range // Journal of Great Lakes Research. 1998. Vol. 24. No. 2. P. 263–284.
- Rubanova M.V., Mukhortova O.V. Transmission pathways of the helminths of the digestive system of the european perch *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) in the fish communities of the water bodies of the national park «Samarskaya Luka» (Russia) // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 4th Conference on Actual problems of specially protected natural areas. Togliatti, 2020. C. 012021. DOI: 10.1088/1755-1315/607/1/012021.
- Rubanova M.V., Mukhortova O.V. Ecological aspects of the formation of the helminth fauna of *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) of the Usinsky Bay (Kuibyshev reservoir, Russia) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 818. Bristol, 2021. P. 12042. DOI: 10.1088/1755-1315/818/1/012042.
- Schaaf C.J., Kelson S.J., Nusslé S.C., Carlson S.M. Black spot infection in juvenile steelhead trout increases with stream temperature in northern California // Environmental Biology of Fishes. 2018. Vol. 100. No. 6. P. 733–744. DOI: 10.1007/S10641-017-0599-9.
- Simberloff D., Von Holle B., 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional Melt-down? // Biological Invasions. Vol. 1. P. 21–32. DOI: 10.1023/A:1010086329619.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kisielienė V. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinochasmus* sp. cercaria // Ekologija. 2008. Vol. 54. No. 4. P. 251–255. DOI: 10.2478/v10055-008-0037-6.
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Bazarov M.I., Tyutin V.A. Distribution patterns of metacercariae of the trematoda *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) in fingerlings in an invasive population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14. No. 1. C. 66–78. DOI: 10.1134/S2075111723010137.
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Morozova D.A., Tyutin V.A. The dynamics of trematode occurrence in two permanent settlements of the ponto-azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) at the northeastern border of its range // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 537–543. DOI: 10.1134/S2075111722040130.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species specific trematoda in the Upper Volga basin. Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091.
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098.
- Vilà M., Hulme P.E. Impact of biological invasions on ecosystem services. Heidelberg: Springer. 2017. 176 p. DOI: 10.1007/978-3-319-45121-3.
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.S., Yakovleva A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4. P. 313–322. DOI: 10.1134/S2075111710040090.
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/S2075111716020144.
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga river basin: a review of data on the species number and distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140.

INVASION OF *GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (LINNAEUS, 1758) BY ALIEN TREMATODES *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JAGERSKIOLD, 1899) AND *NICOLLA SKRJABINI* (IWANITZKY, 1928) IN THE CONFLUENT OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR

© 2024 Rubanova M.V.

Samara Federal Research Scientific Center of the RAS, Institute of Ecology of Volga River Basin of the RAS, Togliatti, 445003, Russia

e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

For the first time information about the alien trematodes *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899) and *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), found in *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) in the river Bolshoy Cheremshan (Kuibyshev reservoir) is presented. The timing of their penetration into the reservoir and the vector of invasion have been determined. In the studied section of the river, the formation of parasitic systems with the participation of alien parasites and *G. cernuus* is at the initial stage. Invasion of fish by trematodes associated with *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) indicates the introduction of this mollusk into the river B. Cheremshan. Differences in fish infection parameters from year to year were noted. A stable increase in the parasite invasion of *G. cernuus* by *A. muehlingi* metacercariae and high values of this indicator for *N. skrjabini* during three years confirm the rapid rate of naturalization and number growth of *L. naticoides* in the reservoir. The possibility of rapid formation of an extensive hotbed of apophallosis in the lower reaches of the river is noted. The significant role of climatic and hydrobiological conditions in the realization of the life cycles of alien trematodes is shown. Currently, the combined influence of economic activities and environmental factors has facilitated the creation of favorable conditions for the penetration of alien species of aquatic organisms from the Kuibyshev reservoir into the river B. Cheremshan. Further distribution of invader species in the reservoir ecosystem, inclusion in the trophic chains of river and near-water terrestrial ecosystems, and expansion of the host range of alien parasites are predicted.

Key words: biological invasions, *Apophallus muehlingi*, *Nicolla skrjabini*, *Lithoglyphus naticoides*, *Gymnocephalus cernuus*, Kuibyshev reservoir.

КТО И ЧТО СООБЩАЕТ ОБ ИНВАЗИОННЫХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ? РЕЗУЛЬТАТЫ ПЕРВОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ОПРОСА

© 2024 Сенатор С.А.^{а*}, Виноградова Ю.К.^{а**}, Горбунова Е.О.^а, Соколова В.В.^а, Розенберг Г.С.^б, Воронцов Д.О.^с, Третьякова А.С.^д, Крючкова В.А.^а, Ретеюм А.А.^е

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

^б Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, Тольятти, 445003 Россия

^с Российский государственный университет правосудия, Москва, 117418 Россия

^д Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия

^е Всероссийское общество охраны природы, Москва, 119002 Россия

e-mail: *stsenator@yandex.ru; **gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2024. После доработки 25.09.2024. Принята к публикации 20.10.2024.

С целью выявления отношения общественности к инвазионным видам растений, понимания выполняемой ими роли и функций в экосистемах, знания и использования способов борьбы был составлен и проведен анкетный опрос. Данное исследование является первым опытом выявления отношения к инвазионным видам растений в Российской Федерации. В опросе приняли участие 877 человек. Результаты подтверждают тот факт, что высокообразованные и экологически осведомленные граждане лучше знакомы с проблемой биоинвазий и охотнее отвечают на вопросы. В целом респонденты достаточно хорошо ориентируются в проблеме инвазионных видов и последствиях их появления, приводят конкретные примеры их воздействия. Более широкий отклик на вопросы анкеты был получен от респондентов, не имеющих образования, связанного с получением знаний по биологии, экологии, охране окружающей среды и близких направлений, – доля вопросов, оставшихся без ответа, составляла всего 33,8%, тогда как у респондентов, имеющих соответствующее образование, 42,5%. Большая часть опрошенных (64,0%) считает, что инвазионные виды изменяют ландшафт. При этом изменение ландшафта под влиянием инвазионных видов рассматривается, прежде всего, как отрицательный момент. В то же время достаточно высока доля респондентов, считающих, что последствия внедрения инвазионных видов могут иметь как отрицательные, так и положительные последствия (15,1%). Проведенное изучение общественного мнения показывает, что дальнейшие исследования инвазионных видов должны осуществляться с учетом обсуждения социально-экологических концепций инвазионной биологии и направлены на управление инвазионными чужеродными видами.

Ключевые слова: экологический менеджмент; восприятие инвазионных видов; опрос; общественное мнение

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-140-158

Мы не имеем права ошибаться: на наших глазах происходит одно из величайших исторических потрясений в мировой фауне и флоре.

Ч. Элтон. Экология нашествий животных и растений, 1960

Введение

Антропогенная деятельность, в том числе чрезмерная эксплуатация природных ресурсов, изменение среды обитания и климата, а также распространение патогенных и чужеродных растений и животных в настоящее время вызывают глубокие преобразования в

экосистемах и беспрецедентную утрату биологического разнообразия [Magurran, Dornelas, 2010; Naeem et al., 2012; Corlett, 2016]. То, что чужеродные инвазионные виды являются глобальной экологической проблемой, широко освещается как в научной, так и в популярной литературе. В меньшей степени изложены различные подходы, используемые для борьбы с инвазионными видами, и степень достигнутого успеха. Некоторые авторы [Simberloff, 2003] считают глобальную гомогенизацию биоразнообразия неизбежной по причине быстрого роста перемещения населения и объемов тор-

говли, однако известны и успехи в предотвращении распространения инвазионных видов и контроле их численности.

Отношение людей к инвазионным видам сложное и зависит от множества факторов – степени взаимодействия с этим видом, знания основ экологии, особенностей экологических процессов, которые вид изменяет, и т.д. [Santo et al., 2017]. Известно, что для успешного управления биологическими инвазиями необходимо, чтобы общественность была осведомлена о неблагоприятных последствиях распространения инвазионных видов и участвовала в предотвращении новых вторжений [Cordeiro et al., 2020; Shackleton et al., 2019; Сенатор, Виноградова, 2023]. Следовательно, хорошо информированное население может иметь более ответственную и активную позицию по отношению к инвазионным видам [Marchante, Marchante, 2016]. С целью разработки рекомендаций для междисциплинарных исследований и принятия эффективных решений проводятся опросы общественного мнения на предмет восприятия общественностью инвазионных видов [Selge et al., 2011; Kapitza et al., 2019 и др.].

В настоящее время в России насчитывается 584 инвазионных вида сосудистых растений [Сенатор, Виноградова, 2023]. Принятие управленческих решений должно быть основано на понимании отношения населения к проблеме фитоинвазий. Цель проведенного исследования: выявить отношение общественности к инвазионным видам растений, понимание выполняемой ими роли и функций в экосистемах, знание и использование способов борьбы. Восприятие общественностью в нашем понимании – это разнообразные способы, с помощью которых люди сознательно распознают инвазионные виды растений. Исследование проведено в рамках работы Комиссии по инвазионным видам растений, действующей при Совете ботанических садов стран СНГ при МААН.

Материалы и методы

Целевая аудитория

Опрос проводился в режиме онлайн, участие в нем было добровольным и анонимным. При этом важно упомянуть одно допущение

– онлайн-опросы требуют от респондентов инициативы, поэтому люди, интересующиеся проблемами окружающей среды, вероятно, с большей готовностью отвечали на вопросы анкеты [Cordeiro et al., 2020]. В обращении к респондентам мы просили, чтобы ответы были основаны на их собственном опыте и взглядах.

Исследование проводилось в 86 субъектах Российской Федерации. Первым шагом исследования был сбор email-адресов организаций и специалистов. В итоге анкета была разослана по 1002 адресам, 63 из которых оказались недействующими.

Целевой аудиторией стали:

- высшие учебные заведения, прежде всего университеты и вузы, в которых есть биологическое направление;
- ботанические сады, заповедники и национальные парки;
- государственные учреждения, курирующие вопросы охраны природы, фитокарантина;
- библиотеки;
- специалисты-биологи и студенты.

Анкета

Знание инвазионных видов растений и отношение к ним оценивалось по предварительно составленной анкете (Приложение А). Вопросы анкеты были адаптированы из работ П. Линдемманн-Маттье, Б. Кордейро, М. Родригез-Рей [Lindemann-Matthies et al., 2016; Cordeiro et al., 2020; Rodríguez-Rey et al., 2021], проводивших исследования общественного мнения в отношении инвазионных видов в различных регионах Европы.

Анкета включала 20 вопросов, из которых 11 были закрытыми, в пяти предполагалось несколько вариантов ответа и четыре были открытыми. Все вопросы были объединены в четыре блока: 1) характеристика респондента, 2) общее представление об инвазионных видах, 3) восприятие инвазионных видов, 4) понимание проблемы инвазионных видов. Первый блок состоял из семи вопросов, позволяющих получить характеристику респондента, – пол, возраст, образование, отношение к дисциплинам ботанического профиля, социальный статус и регион проживания/

трудовой деятельности. Второй блок включал три вопроса, направленные на выявление осведомленности об инвазионных видах. В третьем блоке было представлено шесть вопросов, ответы на которые способствовали пониманию восприятия инвазионных растений, знания их видового состава. Четвертый блок состоял из четырех вопросов, посвященных пониманию проблемы инвазионных видов, в том числе инициатив, предпринимаемых с целью борьбы с фитоинвазиями.

Сбор данных

Анкета (Приложение А) была размещена в сети Интернет с использованием Yandex Forms и распространена по адресам электронной почты организаций и специалистов. Ссылки на анкету были размещены также на официальном сайте Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и в аккаунтах организации в социальных сетях – ВКонтакте и Telegram. Анкета была доступна для заполнения с 4 марта по 10 мая 2023 г.

Анализ данных

Из поступивших 877 анкет были исключены три анкеты, присланные из Республики Беларусь, шесть – из Республики Казахстан и одна – из Республики Узбекистан, как не соответствующие территориальному признаку, а также 37 анкет, в которых не было указано наличие (или отсутствие) образования, связанного с получением знаний по биологии, экологии, охране окружающей среды и близких направлений. Итого получилось 830 заполненных анкет. В вопросах с открытым ответом результаты, не соответствующие теме опроса, не рассматривались.

Кластеризация вопросов анкеты проведена с использованием метода полных связей, с евклидовым расстоянием объединения. Социально-демографические характеристики респондентов проанализированы с использованием простой описательной статистики. Для вопросов с открытым ответом был использован контент-анализ, при этом орфография и пунктуация респондентов сохранялись.

Целевая аудитория была разделена на две группы: 1) респонденты, имеющие образова-

ние в области биологии, экологии и охраны окружающей среды (далее по тексту – ПО), и 2) не имеющие профильного образования (далее по тексту – БПО). Чтобы оценить влияние профильного образования на знание респондентами проектов, посвященных инвазионным видам, использован критерий Хи-квадрат. В случаях, когда критерий Хи-квадрат был неприменим, использовали точный критерий Фишера. Статистическая обработка данных проведена с использованием программ Statistica 10.0 и Microsoft Office Excel 2013. Количественные данные результатов опроса представлены в Приложении В.

Результаты

Профиль респондентов

В опросе приняли участие 830 участников (82,8% получателей) из 70 административных субъектов Российской Федерации (Приложение С). Наибольшую активность проявили респонденты из Москвы – 125 участников опроса (15,0%), Самарской – 82 (9,9%), Брянской – 49 (5,9%), Тюменской – 44 (5,3%), Московской – 43 (5,2%) и Оренбургской – 42 (5,1%) областей. С большей охотой на вопросы анкеты отвечали женщины (75,4%), нежели мужчины (24,6%). 38,7% респондентов были в возрасте от 26 до 45 лет, 28,8% – от 18 до 25 лет, 25,4% – от 46 до 65 лет, 3,6% – младше 18 лет и 3,4% – старше 65 лет. 73,6% опрошенных имели высшее образование, а у 75,0% образование было связано с получением знаний по биологии, экологии, охране окружающей среды. 66,8% человек имели хобби, связанное с ботаникой, разведением растений, садоводством и т.п.

Общее представление об инвазионных видах

Ожидаемо, что термин «инвазионные виды» более знаком респондентам из группы ПО (522 участника, 83,8%). С другой стороны, из 207 опрошенных, не имеющих профильного образования, достаточно велика доля тех, кто так или иначе знает этот термин – 151 человек (73,0%) (табл. 1).

Наличие у респондентов хобби, связанного с ботаникой, разведением растений и садовод-

Таблица 1. Знания и представления респондентов об инвазионных видах

Вопросы анкеты	ПО*	БПО**	Хи-квадрат	Уровень значимости (p)
Знаком ли был Вам ранее термин «инвазионные виды»? (% респондентов, ответивших «Да»)	83,8	73,0	11,906	0,001
Считаете ли Вы, что инвазионные виды растений изменяют ландшафт? (% респондентов, ответивших «Да»)	62,4	68,6	2,934	0,231
Если Вы считаете, что инвазионные виды растений изменяют ландшафт, то каким образом?				
Положительным	0,3	1,9	12,896***	0,005
Отрицательным	37,7	38,2		
Как положительно, так и отрицательно	13,2	20,8		
Затрудняюсь ответить****	48,8	39,1		
Известны ли Вам инициативы, которые осуществлялись в Вашем регионе по борьбе с инвазионными растениями? (% респондентов, ответивших «Да»)	41,4	39,1	0,335	0,563

* Группа респондентов, имеющих образование в области биологии, экологии и охраны окружающей среды.

** Группа респондентов, не имеющих профильного образования.

*** При анализе ответов на вопрос использован точный критерий Фишера.

**** Учтены ответы респондентов, испытавших затруднение при ответе или не заполнивших соответствующий пункт анкеты.

ством, явно повлияло на знание термина «инвазионные виды» (хи-квадрат 40,416; $p < 0,001$). Среди участников опроса, имеющих такое хобби, доля осведомленных об инвазионных растениях составила 87,2%, тогда как респонденты, не имеющие хобби, оказались менее информированными по данному вопросу (68,8%).

На предложение пояснить, что означает термин «инвазионные виды» откликнулись 669 респондентов. При трактовке термина большая часть опрошенных определяла инвазионные виды как «угрожающие биологическому разнообразию», «вытесняющие аборигенные/местные виды». Встречались также трактовки ««чужеродные» растения для определенной местности», «наносящие вред хозяйственной деятельности», «привнесенные человеком», «виды из Черной книги». При характеристике инвазионных видов использовались такие эпитеты, как «захватчики», «чужеродные», «интродуцированные», «агрессивные», «нашествие», «нападение», «сорняки», «паразиты».

Некоторые трактовки были широкими и предполагали обсуждение или содержали решение [приводятся в авторской редакции]:

– «Возможно, они конкурируют с аборигенными видами за экологические ниши. Интересно то, что успех интродукции мно-

гих декоративных видов обусловлен похожим комплексом предикторов адаптации. И эта грань довольно тонкая. Где провести эту границу? Например, многие североамериканские виды: рудбекия, гайлардия расселяются по кладбищам и близлежащим к ним территориям. Но одновременно являются и декоративными видами и используются в декоративном садоводстве»;

– «Я бы использовала термин, больше отражающий негативное влияние, нежели подчеркивая их «вмешательство» и «чужеродность»»;

– «Является частным случаем понятия «чужеродные» или «не-аборигенные виды» и по смыслу равнозначен термину «инвазивные». Использование термина именно в такой форме представляется неудачным, поскольку в англоязычной литературе часто используется *invasive*, и это его использование подразумевает непременно наличие вредоносности у вида; при этом в русскоязычной медицине, геологии и зоологии термин «инвазионный» используется в иных значениях – с высокой частотой употребления, а использование в разных науках одинаковых терминов с разным значением только путает не-специалистов и затрудняет поиск статей в научной литературе».

Участником опроса из группы БПО отмечено, что термин «инвазионный вид» понятен не всем и сформулирован свой вариант: «Мне нравится, как в англоязычной среде их называют «alien species» = чужаки, иноземцы. Говоря о проблемах, связанных с вторжением, например, эвкалипта, их экологам не нужно объяснять сами слова. По-русски такими понятными интуитивно словами могли бы быть «виды-вторженцы», «виды-захватчики» и подобное. Негативный окрас сразу дает понять – речь идет о какой-то проблеме».

На вопрос о том, какие факторы (векторы инвазий) влияют на распространение инвазионных видов растений, откликнулось 811 участников. При этом охотнее отвечали на поставленный вопрос респонденты из группы ПО (98,2%, тогда как в группе БПО этот показатель составил 96,1%). Наиболее часто отмечалось, что проникновению инвазионных видов способствует непреднамеренная интродукция с посадочным материалом – 702 ответа. Далее следует целенаправленное культивирование – 504 ответа. Приблизительно одинакова вероятность проникновения инвазионных видов случайно (487 ответов) и благодаря транспортным магистралям (483 ответа).

Восприятие инвазионных видов

При ответе на вопрос о том, изменяют ли инвазионные виды окружающий ландшафт, члены сравниваемых групп в большинстве своем ответили утвердительно (62,4% в группе ПО и 68,6% в группе БПО, см. табл. 1). При этом среди респондентов с формальным образованием выше доля тех, кто имел трудности с ответом – 28,1%, тогда как не имеющих профильного образования испытывавших затруднения при ответе на вопрос оказалось меньше – 23,7%. Отрицательный ответ был получен от 7,7% участников с образованием и 5,3% без образования.

Оценивая влияние инвазионных видов на ландшафт, респонденты признают, что это влияние носит отрицательный характер – 37,7% в группе ПО и 38,2% в группе БПО. При этом учитывались ответы со словосочетаниями «скорее всего», «главным образом», «преимущественно» или случаи, когда ответ

сопровождался примерами воздействия с негативными последствиями. Примерами отрицательного влияния назывались подавление и вытеснение аборигенных видов, образование моновидовых сообществ, нарушение биоразнообразия водоемов и их физико-химических свойств, истощение и иссушение почвы, конкуренция с аборигенными растениями, перенос возбудителей заболеваний, снижение устойчивости экосистем, образование гибридов и, как следствие, снижение генетического разнообразия, фитотоксичность, засорение посевов, способность вызывать аллергию. В качестве примеров чаще всего приводили борщевик, клен, люпин, элодею. В отдельных случаях примеры касались конкретных регионов – Белгородская, Волгоградская, Вологодская, Иркутская, Ленинградская, Московская, Оренбургская, Самарская и Сахалинская области, Краснодарский и Пермский края, Республика Бурятия, Средняя Россия.

Как положительное, так и отрицательное влияние инвазионных видов на ландшафт признали 13,2% опрошенных из группы ПО и 20,8% из группы БПО. При этом в качестве примеров положительного влияния назывались использование в городском озеленении и создание эстетики городского пространства, увеличение плодородия почвы и ее обогащение азотом, укрепление берегов, медоносные, витаминные, лекарственные и фитонцидные свойства, восстановление нарушенных экосистем, препятствие эрозии, увеличение биоразнообразия в экосистемах, ценность в качестве источника пищи для других организмов.

Положительное влияние инвазионных видов на ландшафт констатировали 0,3% респондентов, имеющих профильное образование, и 1,9% не имеющих его. Доля опрошенных, испытывавших трудности с ответом на вопрос (сюда же отнесены случаи, когда ответ неочевиден), в соответствующих группах составила 6,3 и 5,3%.

Возможной причиной затруднений при ответе на вопрос о том, каким образом инвазионные виды растений изменяют ландшафт, является расплывчатая формулировка вопроса и отсутствие примеров конкретного типа воздействия. Достаточно высокая доля участников из группы БПО, указавших на

положительное и отрицательное влияние инвазионных видов на ландшафт, вероятно, объясняется тем, что респонденты недооценивают возможные экологические, социальные и экономические последствия от этих видов (см. табл. 1).

На вопрос о том, какие виды инвазионных растений им знакомы, ответили 647 респондентов (в том числе 488 из группы ПО и 159 из группы БПО). Затруднения при ответе на вопрос (не назвали ни одно растение) испытывали 135 опрошенных, имеющих профильное образование (21,7%), и 48 (23,2%) – не имеющих его. Всего названо 320 «видов», среди которых оказались также животные – американская норка, белянусы, белки, бобр, енотовидные собаки и еноты, жаба ага, колорадский жук, кольчатые (ожереловые) попугаи Крамера, лузитанский слизень, морское ухо, ондатра, полевая мышь, пчелы-убийцы, улитка виноградная, ясеневая изумрудная златка. Среди перечисленных инвазионных растений наиболее часто упоминался *Acer negundo* L. (338 упоминаний), *Heracleum sosnowskyi* Manden. (289), а также сборное название «борщевик» (107), *Solidago canadensis* L. (115) и сборное название «золотарник» (80), *Lupinus polyphyllus* Lindl. (114). В первой десятке оказались *Elodea canadensis* Michx. (90), «амброзия» (77), *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray (70) и *Impatiens glandulifera* Royle (66).

На просьбу привести примеры инвазионных видов для различных типов местообитаний откликнулось 414 человек (314 – с образованием и 100 – без). В группе ПО чаще всего приводились примеры инвазионных видов для обочин дорог (284 ответов) и лугов (283), окраин садовых участков (261), реже – для лесов (257) и берегов водоемов (243). Среди иных местообитаний отмечались водоемы, вырубки, газоны, гари, железнодорожные насыпи, зарастающие сельхозугодья, кладбища, лесополосы, опушки, отвалы и карьеры, парки, пашни, придомовые территории, пустыри, склоны вдоль рек и дорог, цветники, пойменные и байрачные территории, свалки. В группе респондентов, не имеющих формального образования, чаще всего приводили примеры инвазионных видов для обочин

дорог (97 ответов), лугов и окраин садовых участков (по 91 ответу для каждой группы). Реже приведены примеры для лесов и берегов водоемов (74 ответа для каждой группы). Среди иных местообитаний отмечались городские посадки, огороды и дачи, «окраины сосновых участков», парки, пашни, пустыри, «теплые склоны в Крыму».

На достаточно сложный вопрос о том, какие из инвазионных видов растений появились в окружающей местности в недавнем прошлом и когда именно они появились, откликнулось только 269 опрошенных из группы ПО (40,8% от всей выборки) и 112 из группы БПО (51,1% от выборки). Респонденты с образованием упомянули в ответах 107 видов растений, тогда как без образования – лишь 19. Чаще всего обращалось внимание на появление *Heracleum sosnowskyi* (145 примеров с образованием и 78 без), видов из рода *Solidago* (37 и 27 соответственно), *Acer negundo* (36 и 14), *Lupinus polyphyllus* (24 и 8), видов из рода *Impatiens* (24 и 7).

Мы понимаем, что представленная информация в высокой степени субъективна, однако она содержит интересные данные относительно времени вхождения видов во флору конкретной территории, а также скорости их расселения. Анализируя полученные данные, нужно принимать во внимание не их абсолютные значения, а то, что в указанные сроки тот или иной вид достиг своего обилия и стал бросаться в глаза.

Так, респонденты фиксировали, что активные посадки *Acer negundo* проводились в Москве в 1960–1970-е гг. В это же время в регионе появился *Heracleum sosnowskyi*. В Ивановской области (Юрьевецкий район) *H. sosnowskyi* начали возделывать на полях, а в конце 1990-х гг. он стал бесконтрольно расселяться. В это же время вид фиксируется для Москвы, Удмуртии. В Мурманской и Тверской областях борщевик появился в начале 2000-х гг. Для конкретного пункта в предгорьях Хибин (Мурманская область) – лет 6–7 назад. Время появления *H. sosnowskyi* в Республике Марий Эл – 1980-е гг., в Санкт-Петербурге указывается от 15 до 25 лет назад. Виды рода *Solidago* начали натурализовываться в Москве в 1970-е гг. (некоторые респонденты заметили его 3–10

лет назад), в Пермском крае – 2 года назад. *Lupinus polyphyllus* для жителей Москвы и Московской области стал заметен лишь 10 лет назад. *Ambrosia* sp. в Москве зафиксирована 30–35 лет назад, *Reynoutria sachalinensis* Nakai – 5 лет назад (здесь не исключено, что респондент спутал «сахалинскую гречиху» с *R. × bohemica* (Chrték et Chrtková), *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. – 2–3 года назад.

Интересная информация получена по темам расселения некоторых видов. *Heracleum sosnowskyi* «вырос вдоль всей Ярославской ж/д лет 10–15 назад и растет густыми зарослями», «за 15 примерно лет добрался за 8 км». *Impatiens* sp.: «в парке «Лосиный остров» лет 20–30 назад ее не было совсем. Сейчас есть и много». *Solidago canadensis*: «на лугах в окрестностях дачи в Тульской области – 10 лет назад не было, сейчас нередко по 1–2 куртины на сотку по всему лугу». *Hordeum jubatum* L. «появился лет 5 назад перед домом, буквально пара растений. К сентябрю их

стало не меньше 20. А через год плавненько растение перебралось в ограду и на участок». В Сахалинской области *Rudbeckia laciniata* L. за 5 лет «заняла пространство на удалении 30 км от массового развития вдоль дороги», *Dactylis glomerata* L., появившись на приморском лугу, за 3 года заняла пространство в 25–30 м².

Примечательно, что респондентами в возрасте 26–45 некоторые инвазионные виды воспринимаются как само собой разумеющиеся: «что клен инвазионный – вообще большое удивление – на моей памяти он, кажется, всегда был», «борщевик Сосновского, эхиноцистис, элодею знаю с детства».

Более охотно респонденты откликнулись на просьбу идентифицировать инвазионные виды растений по фотографиям – 598 (96,0% от всей выборки) с образованием и 187 без него (90,3%). При этом наиболее узнаваемыми представителями обеих групп оказались *Heracleum sosnowskyi*, *Acer negundo* и *Solidago*

Таблица 2. Способность респондентов идентифицировать инвазионные виды растений (% респондентов, определивших вид верно)

	Образование		Хобби, связанное с ботаникой, садоводством и т.п.	
	Профильное	Непрофильное	Есть	Нет
<i>Acer negundo</i> (p)	85,4	80,7	89,7	73,2
	0,107		< 0,001	
<i>Echinocystis lobata</i> (p)	48,2	35,7	50,9	33,3
	0,002		< 0,001	
<i>Erigeron canadensis</i> (p)	53,9	30,9	55,6	33,3
	< 0,001		< 0,001	
<i>Elodea canadensis</i> (p)	55,1	21,3	53,4	33,0
	< 0,001		< 0,001	
<i>Bidens frondosa</i> (p)	42,1	34,3	47,8	24,6
	0,107		< 0,001	
<i>Epilobium adenocaulon</i> (p)	36,1	30,9	41,0	63,4
	0,003		< 0,001	
<i>Impatiens glandulifera</i> (p)	49,1	44,9	57,0	30,1
	0,296		< 0,001	
<i>Heracleum sosnowskyi</i> (p)	89,6	93,7	93,0	85,9
	0,076		< 0,001	
<i>Juncus tenuis</i> (p)	33,1	13,0	32,5	19,2
	< 0,001		< 0,001	
<i>Solidago canadensis</i> (p)	72,6	74,9	78,2	63,0
	0,513		< 0,001	
Не знакомо ни одно из растений (p)	0,5	1,0	0	1,8
	0,435		0,001	

(p) – уровень значимости.

canadensis – их идентифицировали более 70% опрошенных. Наименее узнаваемыми оказались *Bidens frondosa* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и *Juncus tenuis* Willd. – их опознало менее 42% респондентов. Как свидетельствуют данные таблицы 2, наличие у респондентов хобби, связанного с ботаникой, разведением растений, садоводством и т.п., способствует узнаванию инвазионных растений.

Понимание проблемы инвазионных видов

Инициативы по борьбе с инвазионными растениями известны лишь 258 (41,4%) опрошенным с формальным образованием и 81 (39,1%) не имеющим его. В обеих группах достаточно велика выборка людей, не знакомых ни с одним из популярных российских проектов, связанных с инвазионными растениями (31,8% респондентов, имеющих формальное образование, и 37,2% не имеющих его). При этом научный проект «Черная книга флоры» известен прежде всего респондентам с формальным образованием (47,2%), чем не имеющим его (23,7%), тогда как общественное движение «Антиборщевик» получило противоположный расклад – 31,3 и 43,5% соответственно. Проект «Инвазионные растения Сибири» на платформе iNaturalist получил наименьшее количество голосов – 12,5 и 2,8% в соответствующих группах. Хотя более половины опрошенных (58,6%) не знали про инициативы по борьбе с инвазионными растениями, которые осуществляются в регионах их проживания, вдохновляющим результатом стало то, что достаточно большая часть людей без формального образования (39,1%) осведомлена о таких инициативах. Это свидетельствует о том, что мероприятия по информированию населения в последние годы являются вполне эффективными.

Наиболее известным способом борьбы с инвазионными видами растений респондентами в обеих группах назван карантинный надзор, контроль и искоренение (79,3 и 71,0%). Опрошенные из группы ПО (54,2%) считают раннее обнаружение более действенным методом, чем представители группы БПО (45,4%), по мнению последних более важна широкая осведомленность общественности (49,7%). В группе ПО широкая осве-

домленность общественности принимается как способ борьбы с инвазионными видами 49,6% респондентов. Наименьшее количество голосов получило строгое правовое регулирование – 30,8% в группе респондентов, имеющих формальное образование, и 24,1% – в группе, не имеющих его.

На вопрос о том, что предпримут опрошенные при обнаружении инвазионного вида, большая часть респондентов в обеих группах затруднилась ответить (30,3 и 31,9% соответственно). Зато респонденты без образования оказались более инициативными – 27,5% из них готовы искоренить инвазионный вид самостоятельно, тогда как среди опрошенных, имеющих формальное образование, доля гораздо ниже – 18,6%. Среди респондентов с образованием готовность обратиться в надзорную службу высказали 24,9% опрошенных, а без образования – 15,0%.

На рисунке представлены результаты кластеризации ответов на вопросы анкеты. В кластер I вошли анкеты, в большинстве своем заполненные женщинами с высшим образованием, у которых работа и хобби связаны с биологией. Эта группа анкетированных определила *Heracleum sosnowskyi*, *Acer negundo* и *Solidago canadensis* по фотографиям, считает, что инвазионные виды растений изменяют ландшафт и что возможна непреднамеренная интродукция инвазионных растений с посадочным материалом, а также преднамеренная интродукция. Респонденты этой группы считают одним из важных способов борьбы с инвазиями карантинный надзор, контроль и искоренение.

Кластер II объединил анкеты, заполненные респондентами, не имеющими ПО и хобби, связанного с ботаникой, разведением растений, садоводством, возраст которых составляет до 25 лет и старше 65 лет. Представители данной группы считают, что инвазионные растения могут менять ландшафт, в том числе оказывая положительное воздействие, знакомы с проектами «Борщевик-Виктори» и «Инвазионные растения Сибири».

В кластер III вошли анкеты, заполненные респондентами, имеющими возраст 26–45 лет, знакомыми с проектами, посвященными инвазионным видам растений, определившими большинство видов по предло-

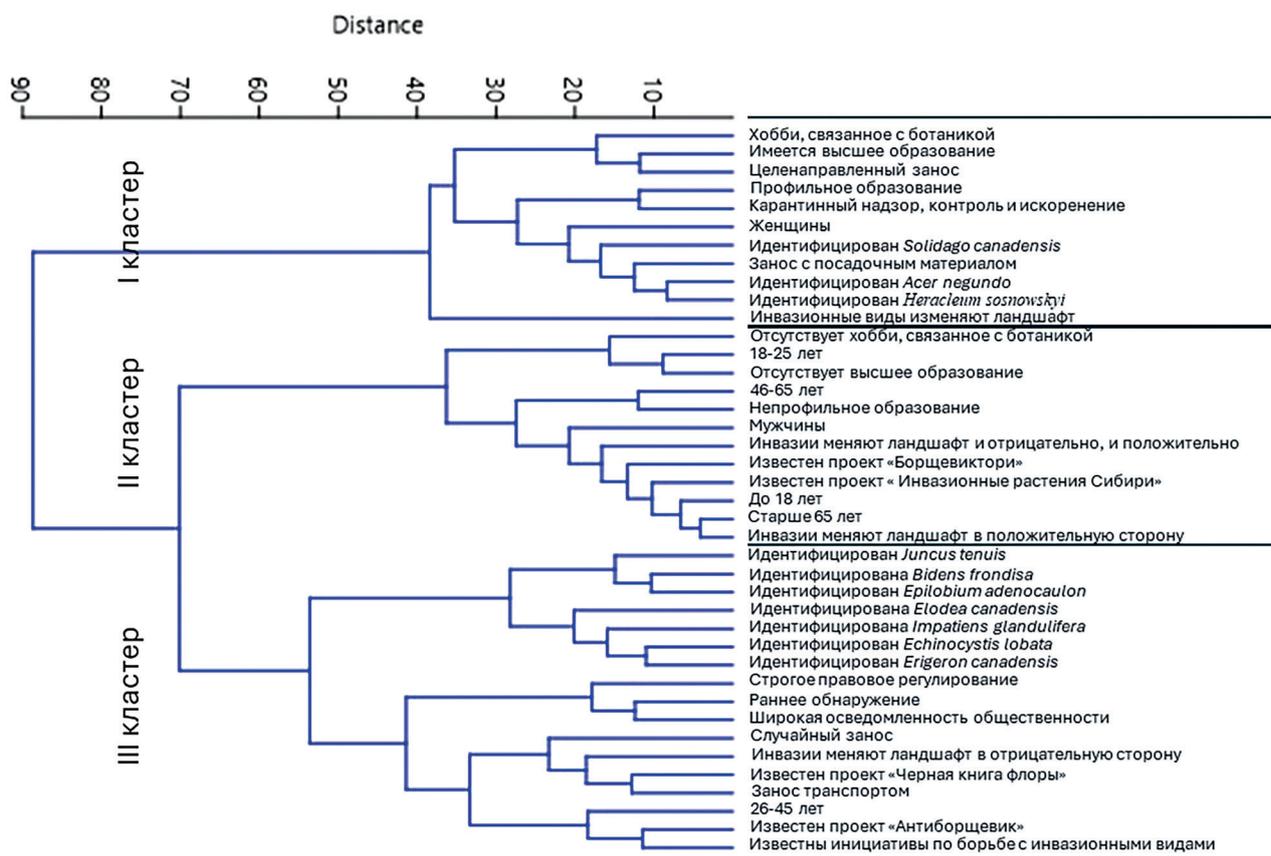


Рис. Кластеризация полученных ответов.

женным фото. Представители этой группы считают, что инвазивные виды растений меняют ландшафт, оказывая отрицательное воздействие, а борьба с этими видами будет эффективной благодаря строгому правовому регулированию, раннему обнаружению и широкой осведомленности общественности.

Обсуждение

Проведенное исследование является первым опытом выявления отношения к инвазивным видам растений у разных слоев населения в России. В настоящее время последствия внедрения чужеродных инвазивных видов растений вызывают повышенное внимание исследователей и средств массовой информации, однако это не означает, что общественность осведомлена об этих проблемах [Vanderhoeven et al., 2011; Сенатор, Розенберг, 2016]. Использование анкетирования с целью выявления закономерностей восприятия инвазивных видов, в том числе с применением контент-анализа, а также количественного анализа данных, широко применяется в исследованиях [Kapitza et al.,

2019]. В частности, изучалась осведомленность граждан Португалии об экологических проблемах, создаваемых инвазивными чужеродными видами растений [Cordeiro et al., 2020], и способах оповещения об обнаруженных инвазивных видах [Santo et al., 2017].

В Шотландии сравнивались точки зрения на чужеродные инвазивные виды со стороны обывателей и экологов [Selge et al., 2011]. В этом опросе «чужеродность» понималась респондентами по-разному и совсем не обязательно вызывала опасения по поводу того или иного вида. Было отмечено, что общественное несогласие с удалением неаборигенных видов неоднократно откладывало вмешательство властей, иногда до такой степени, что искоренение становилось невозможным. В связи с этим был сделан вывод о том, что понимание мнений неспециалистов имеет на локальном уровне решающее значение.

В Швейцарии выявлялась корреляция между привлекательностью восьми инвазивных видов и намерениями населения бороться с ними [Lindemann-Matthies, 2016]. Лишь немногие участники опроса смогли

правильно распознать изображенные виды. При этом способность идентифицировать инвазионный вид и желание иметь его рядом с жилищем коррелировали отрицательно. Однако респонденты не хотели удалять *Buddleja davidii*, *Solidago canadensis* и *Trachycarpus fortunei*, которые уже являются широко распространенными декоративными растениями на территории поселений или в садах. В целом готовность удалять инвазионные виды и сообщать о нем властям снижалась по мере увеличения декоративности вида.

В Бельгии проведено сравнение отношения к проблемам, связанным с инвазионными видами растений, между представителями двух профессиональных сообществ – садоводов и менеджеров заповедников [Vanderhoeven et al., 2011]. Только 42% специалистов по садоводству и 82% менеджеров имели общее представление об инвазионных видах. Тем не менее многие представители обеих целевых групп имели точное представление о научных проблемах биоинвазий и выразили готовность участвовать в программах, направленных на предотвращение распространения и ущерба, наносимого инвазионными видами.

Для России выявление отношения ответственности к инвазионным видам растений до настоящего времени не проводилось. Безусловно, первый полученный опыт составления вопросов анкеты и анализа данных не исключает определенной доли субъективности. Считается, что на восприятие общественностью инвазионных видов влияет несколько факторов: экологические условия, социальные условия, сложившаяся система ценностей и убеждений, понимание воздействия чужеродных инвазионных видов и выгод от управления ими [Kapitza et al., 2019]. Кроме того, существует точка зрения, согласно которой онлайн-опрос может привлечь более компетентную, ориентированную на предмет исследования аудиторию, чем личные опросы [Duffy et al., 2005]. Б. Кордейро с соавторами [Cordeiro et al., 2020] также полагают, что, если обращаться к респондентам напрямую, результаты опроса будут иными. Тем не менее общие тенденции выявить можно.

Результаты анкетирования показали, что большая часть опрошенных (75,1%) имеет

образование в области биологии, экологии, охране окружающей среды, а у 73,9% было высшее образование. Это подтверждает тот факт, что высокообразованные и экологически осведомленные граждане лучше знакомы с экологическими проблемами и охотнее добровольно отвечают на вопросы анкеты [Duffy et al., 2005; Cordeiro et al., 2020]. Интересно, что респонденты без профильного образования оказались более инициативными – 27,5% из них готовы искоренить инвазионный вид самостоятельно, тогда как среди опрошенных с биологическим образованием, осознающих сложность борьбы с расселением инвазионных растений, эта доля гораздо ниже – 18,6%.

В целом респонденты из обеих сравниваемых групп достаточно хорошо ориентируются в проблеме инвазионных видов и последствиях их появления, обращают внимание на конкретные примеры их воздействия. Так, термин «инвазионные виды» знаком 81,1% опрошенных. В то же время подготовка в области экологии, ботаники и охраны окружающей среды повлияла на качество информации – респондентами из этой группы были даны более точные характеристики термину «инвазионные виды», времени появления таких видов на конкретных территориях, векторам инвазий. Это соответствует полученным ранее данным из других регионов, согласно которым формальное обучение в области окружающей среды улучшает знания и влияет на восприятие инвазионных видов [Vanderhoeven et al., 2011; Cordeiro et al., 2020]. Однако более широкий отклик на вопросы анкеты был получен от неспециалистов – максимальная доля вопросов, оставшихся без ответа, составляла всего 33,8%, тогда как у специалистов – 42,5%.

Как отмечается [Selge et al., 2011; Vanderhoeven et al., 2011; Golebie et al., 2022; Castro et al., 2023], терминология и связанные с ней определения являются ключевым аспектом сообщений об инвазионных видах, однако также представляют собой источник проблем и разногласий среди специалистов, занимающихся инвазиями. Осуществленное исследование выявило отсутствие единой точки зрения на термин «инвазионный вид», что в

принципе соответствует продолжающимся дебатам в инвазионной биологии [Kapitza et al., 2019; Майоров, Виноградова, 2024].

Большая часть респондентов считает, что инвазионные виды изменяют ландшафт (64,0%). При этом изменение ландшафта под влиянием инвазионных видов рассматривается, прежде всего, как отрицательный момент (37,7% в группе с образованием и 38,2% в группе без него). В то же время достаточно высока доля респондентов, которые считают, что последствия внедрения инвазионных видов могут иметь как отрицательные, так и положительные последствия (13,2 и 20,8% соответственно). Это связывается с тем, что эстетика и другие виды использования (или преимущества) определенных видов ценятся независимо от того, инвазионны они или нет, а также может свидетельствовать о том, что восприятие воздействия инвазионных видов может быть недооценено [Cordeiro et al., 2020].

В целом мы положительно оцениваем полученный опыт по составлению анкеты и анализу полученной информации. Современными исследованиями биологических инвазий признана важность социального восприятия чужеродных инвазионных видов для управления ими [Selge et al., 2011; Kapitza et al., 2019]. Более того, решения об управлении окружающей природной средой всегда включают в себя оценочные суждения, а также восприятие и отношение людей к рассматриваемой проблеме [Selge et al., 2011]. В связи этим очень важно и то, что в опросе приняли участие лица, принимающие решения – руководители подразделений и организаций, курирующих вопросы охраны природы, фитокварантина. При проведении подобного опроса важно понимать, что представления респондентов могут быть связаны с недостатком знаний. Однако, когда люди будут информированы об инвазионных видах, их восприятие может измениться [Cordeiro et al., 2020].

Заключение

Проведенный опрос общественного мнения показывает, что дальнейшие исследования инвазионных видов должны осуществляться с учетом обсуждения социально-экологических концепций инвазионной биологии и направле-

ны на управление инвазионными чужеродными видами. Активное участие респондентов в опросе служит подтверждением того, что актуально не просто выявлять и перечислять проблемы, но и оповещать население о борьбе с инвазионными видами на местах. Исследование показывает, что респонденты как с профильным образованием, так и без него в целом осведомлены о проблеме биологических инвазий, осознают, что эти виды изменяют ландшафт и оказывают воздействие на экологическую обстановку региона. И хотя опросом затронута только определенная группа населения, тем не менее его результаты демонстрируют понимание знаний и восприятия инвазионных растений российскими гражданами. Безусловно, высока вероятность того, что уровень осведомленности, выявленный в нашем опросе, завышен из-за самоотбора среди респондентов. То есть люди с сильным интересом к проблеме чужеродных инвазионных видов с большей вероятностью ответят на опрос [Vanderhoeven et al., 2011]. В то же время результаты исследования могут послужить основой для построения модели «знание – отношение – поведение», применимой к управлению инвазионными видами. Мы надеемся, что привлечение респондентов к опросу способствовало общему осознанию актуальности проблемы расселения инвазионных чужеродных видов растений.

Финансирование работы

Исследование выполняется в рамках темы государственного задания Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук № 122042600141-3 «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Приложение А

Анкета

Пожалуйста, ответьте на вопросы анкеты, основываясь на Вашем собственном опыте, убеждениях и мнениях. Помните, что не существует правильных или неправильных ответов. Ваши ответы будут зависеть от вашего собственного опыта и взглядов.

Отвечая на вопросы, нужно выделить правильный с Вашей точки зрения вариант или вписать свой ответ.

I. Характеристика респондента

1.1. Пол:

Мужской;

Женский

1.2. Возраст:

<18;

18–25;

26–45;

46–65;

65+

1.3. Образование:

Среднее профессиональное;

Высшее;

Не оконченное

1.4. Связано ли Ваше образование с получением знаний по биологии, экологии, охране окружающей среды и близких направлений?

Да;

Нет

1.5. Есть ли у Вас хобби, связанное с ботаникой, разведением растений, садоводством и т.п.

Да;

Нет

1.6. Ваш социальный статус:

Учащийся;

Специалист;

Рабочий;

Служащий;

Руководитель подразделения;

Руководитель организации

1.7. Регион Вашего проживания/трудовой деятельности (субъект РФ – область, край, республика и пр.):

II. Общее представление об инвазионных видах

2.1. Знаком ли был Вам ранее термин «инвазионные виды»?

Да;

Нет

2.2. Сформулируйте Ваше мнение относительно значения термина «инвазионные виды»:

2.3. Какие факторы (векторы инвазий), по Вашему мнению, влияют на распространение инвазионных видов растений? Возможны несколько вариантов ответа.

- Транспортные магистрали;
- Целенаправленное культивирование;
- Непреднамеренный занос с посадочным материалом;
- Случайное проникновение;
- Иное (указать какие)

III. Восприятие инвазионных видов

3.1. Считаете ли Вы, что инвазионные виды растений изменяют ландшафт?

- Да;
- Нет;
- Затрудняюсь ответить

3.2. Если Вы считаете, что инвазионные виды растений изменяют ландшафт, то каким образом – положительным или отрицательным? Или оба варианта верны? Можете сопроводить свой ответ примерами?

3.3. Какие инвазионные виды растений Вам знакомы?

3.4. Напротив каждого из перечисленных местообитаний укажите инвазионные виды растений, которые там произрастают:

- Леса:
- Луга:
- Берега водоемов:
- Обочины дорог:
- Окраины садовых участков:
- Иные местообитания (указать какие именно):

3.5. Можете перечислить инвазионные виды растений, появление которых в окружающей местности произошло в недавнем прошлом, на Ваших глазах? Когда они появились?

3.6. Какие из представленных на фото растений Вам известны? Возможны несколько вариантов ответа.



Клен ясенелистный, или американский



Эхиноцистис лопастный, или Колю-чеплодник лопастный



Мелколепестник канадский



Элодея канадская



Черда олиственная



Кипрей реснитчатый, или железистостебельный



Недотрога железконосная



Борщевик Сосновского



Ситник тонкий



Золотарник канадский

Не знакомо ни одно из представленных растений.

IV. Понимание проблемы инвазионных видов

4.1. Известны ли Вам инициативы, которые осуществлялись в Вашем регионе по борьбе с инвазионными растениями?

Да;
Нет

4.2. Отметьте известные Вам проекты, связанные с инвазионными растениями. Возможны несколько вариантов ответа:

- «Черная книга флоры»;
- «Инвазионные растения Сибири»;
- «БорщеВиктори»;
- «Антиборщевик»;
- иное (указать название проекта);
- не известен ни один проект

4.3. Какие направления борьбы с инвазионными видами растений Вам известны? Возможны несколько вариантов ответа.

- Раннее обнаружение;
- Строгое правовое регулирование;
- Карантинный надзор, контроль и искоренение;
- Широкая осведомленность общественности

4.4. В случае обнаружения инвазионного вида растений что Вы предпримете?

- Попытаюсь искоренить самостоятельно;
- Обращусь в надзорную службу;
- Ничего не буду предпринимать, этим должны заниматься специальные службы;
- Затрудняюсь ответить

Приложение В

Количественные данные результатов опроса

	С образованием		Без образования		Общее	
I. Характеристика респондента						
Пол:						
Мужской	164	26,3%	40	19,3%	204	24,6%
Женский	459	73,7%	167	80,7%	626	75,4%
Возраст:						
<18	16	2,6%	14	6,8%	30	3,6%
18–25	227	36,4%	12	5,8%	239	28,8%
26–45	209	33,5%	112	54,1%	321	38,7%
46–65	146	23,4%	65	31,4%	211	25,4%
65+	24	3,9%	4	1,9%	28	3,4%
Без ответа	1	0,2%	-	-	1	0,1%
Образование:						
Среднее профессиональное	24	3,9%	26	12,6%	50	6,0%
Высшее	444	71,3%	167	80,7%	611	73,6%
Не оконченное	152	24,4%	14	6,7%	166	20,0%
Без ответа	3	0,4%	-	-	3	0,4%
Биологическое образование						
Да	623	-	-	-	623	75%
Нет	-	-	207	-	207	25%
Хобби, связанное с ботаникой						
Да	414	66,5%	140	67,6%	554	66,8%
Нет	209	33,5%	66	31,9%	275	33,1%
Без ответа	-	-	1	0,5%	1	0,1%
Социальный статус						
Учащийся	227	36,4%	23	11,1%	250	30,1%
Специалист	194	31,1%	85	41,0%	279	33,6%
Рабочий	31	5,0%	17	8,2%	48	5,8%
Служащий	78	12,5%	50	24,3%	128	15,4%
Руководитель подразделения	79	12,7%	15	7,2%	94	11,3%
Руководитель организации	8	1,3%	10	4,8%	18	2,2%
Без ответа	6	1,0%	7	3,4%	13	1,6%
II. Общее представление об инвазионных видах						
Знаком ли термин «ИВ»						
Да	522	83,8%	151	73,0%	673	81,1%

Нет	95	15,2%	52	25,1%	147	17,7%
Без ответа	6	1,0%	4	1,9%	10	1,2%
Векторы инвазий: магистрالی	380	-	103	-	483	-
культивирование	406	-	138	-	544	-
занос с посадочным	535	-	167	-	702	-
случайно	384	-	103	-	487	-
иное	40	-	8	-	48	-
Без ответа	14	-	10	-	24	-

III. Восприятие инвазионных видов

ИВ изменяют ландшафт						
Да	389	62,4%	142	68,6%	531	64,0%
Нет	48	7,7%	11	5,3%	59	7,1%
Затрудняюсь ответить	175	28,1%	49	23,7%	224	27,0%
Без ответа	11	1,8%	5	2,4%	16	1,9%
Как ИВ изменяют ландшафт: положительно	3	0,3%	4	1,9%	7	0,7%
отрицательно	235	37,7%	79	38,2%	314	37,8%
оба варианта	82	13,2%	43	20,8%	125	15,1%
затрудняюсь /ответ неочевиден	39	6,3%	11	5,3%	50	6,0%
Без ответа	264	42,5%	70	33,8%	334	40,4%

IV. Понимание проблемы инвазионных видов

Известны ли инициативы						
Да	258	41,4%	81	39,1%	339	40,8%
Нет	353	56,6%	120	58,0%	473	57,0%
Без ответа	12	2,0%	6	2,9%	18	2,2%
Проекты: Черная книга флоры	294	-	48	-	342	-
Инвазионные растения Сибири	78	-	5	-	83	-
БорщеВиктори	71	-	26	-	97	-
Антиборщевик	195	-	89	-	284	-
иное	23	-	2	-	25	-
ни один	197	-	77	-	274	-
Без ответа	15	-	7	-	22	-
Направления борьбы: Раннее обнаружение	338	-	94	-	432	-
Строгое регулирование	192	-	50	-	242	-
Карантинный надзор	494	-	147	-	641	-
Осведомленность общественности	309	-	103	-	412	-
Без ответа	29	-	24	-	53	-
При обнаружении: искоренить самостоятельно	116	18,6%	57	27,5%	173	20,9%

Обращусь в службу	183	29,3%	31	15,0%	214	25,8%
Ничего не буду	119	19,1%	48	23,2%	167	20,1%
Затрудняюсь ответить	189	30,3%	66	31,9%	255	30,7%
Без ответа	16	2,7%	5	2,4%	21	2,5%

Приложение С

Регионы проживания/трудовой деятельности респондентов

Заполненные анкеты представлены респондентами из 70 административных субъектов Российской Федерации, в том числе:

Москва – 125 ответов
Самарская область – 82
Брянская область – 49
Тюменская область – 44
Московская область – 43
Оренбургская область – 42
Красноярский край – 32
Пермский край – 26
Калужская область – 25
Республика Марий Эл и Челябинская область – по 24
Ульяновская область – 21
Волгоградская область – 18
Санкт-Петербург – 17
Мурманская область – 14
Нижегородская область – 13
Приморский край и Республика Бурятия – по 12
Чувашская Республика – 11
Калининградская область, Свердловская область, Ханты-Мансийский автономный округ – Югра и Ярославская область – по 8
Белгородская область, Иркутская область и Омская область – по 7

Воронежская область, Республика Карелия, Республика Мордовия, Республика Татарстан, Ставропольский край и Тульская область – 6

Костромская область, Республика Саха (Якутия) и Хабаровский край – 5

Алтайский край, Владимирская область, Кемеровская область – Кузбасс, Магаданская область, Республика Башкортостан, Ростовская область, Саратовская область, Тверская область и Удмуртская Республика – по 4

Краснодарский край, Ленинградская область и Томская область – 3

Ивановская область, Кировская область, Республика Алтай, Республика Коми и Рязанская область – по 2

Амурская область, Архангельская область, Донецкая Народная Республика, Забайкальский край, Камчатский край, Курганская область, Курская область, Ненецкий автономный округ, Новосибирская область, Орловская область, Пензенская область, Псковская область, Республика Адыгея, Республика Крым, Республика Тыва, Республика Хакасия, Сахалинская область и Тамбовская область – по 1.

Литература

- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Введение в инвазионную биологию растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2024. 164 с.
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143. № 4. С. 393–402. DOI: 10.31857/S0042132423040099
- Сенатор С.А., Розенберг А.Г. Эколого-экономическая оценка от ущерба инвазионных видов растений // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136. № 6. С. 531–538.
- Castro A., Ribeiro J., Reino L., Capinha C. Who is reporting non-native species and how? A cross-expert assessment of practices and drivers of non-native biodiversity reporting in species regional listing // Ecology and Evolution. 2023. Vol. 13(5). e10148. <https://doi.org/10.1002/ece3.10148>
- Cordeiro B., Marchante H., Castro P., Marchante E. Does public awareness about invasive plants pays off? An analysis of knowledge and perceptions of environmentally aware citizens in Portugal // Biological Invasions. 2020. Vol. 22. Pp. 2267–2281. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02247-z>
- Corlett R.T. Plant diversity in a changing world: Status, trends, and conservation needs // Plant Diversity. 2016. Vol. 38. Issue 1. Pp. 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2016.01.001>
- Duffy B., Smith K., Terhanian G., Bremer J. Comparing Data from Online and Faceto-Face Surveys // International Journal of Market Research. 2005. Vol. 47. Pp. 615–639.
- Golebie E.J., van Riper C.J., Arlinghaus R., Gaddy M., Jang S., Kochalski S., Olden J.D., Stedman R.C., Suski C. Words matter: A systematic review of communication in non-native aquatic species literature // NeoBiota. 2022. Vol. 74. Pp. 1–28. <https://doi.org/10.3897/neo-biota.74.79942>
- Kapitza K., Zimmermann H., Martín-López B., von Weharden H. Research on the social perception of invasive species: a systematic literature review // NeoBiota. 2019. Vol. 43. Pp. 47–68. <https://doi.org/10.3897/neo-biota.43.31619>
- Lindemann-Matthies P. Beasts or beauties? Laypersons' perception of invasive alien plant species in Switzerland and attitudes towards their management // NeoBiota. 2016. Vol. 29. Pp. 15–33. doi: <https://doi.org/10.3897/neo-biota.29.5786>
- Magurran A.E., Dornelas M. Biological diversity in a changing world // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. Vol. 365. Pp. 3593–3597. <http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0296>
- Marchante E., Marchante H. (2016) Engaging society to fight invasive alien plants in Portugal – one of the main threats to biodiversity // In: *Biodiversity and education for sustainable development* / Eds P. Castro, U.M. Azeiteiro, P. Bacelar-Nicolau, W. Leal Filho, A.M. Azul. Berlin: Springer. Pp. 107–122. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32318-3_48
- Naeem S., Duffy J.E., Zavaleta E. The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction // Science. 2012. Vol. 336. Issue 6087. Pp. 401–406. DOI: 10.1126/science.1215855
- Rodríguez-Rey M., Borrell Y.J., Dopico E., Muha T.P., Rolla M. Understanding public perceptions toward invasive species in different parts of Europe // Journal of Environmental Planning and Management. 2021. Pp. 2257–2275. DOI: 10.1080/09640568.2021.1969899
- Santo A.R., Guillozet K., Sorice M.G., Baird T.D., Gray S., Donlan C.J., Anderson C.B. Examining Private Landowners' Knowledge Systems for an Invasive Species // Human Ecology. 2017. Vol. 45. Pp. 449–462. <https://doi.org/10.1007/s10745-017-9920-7>
- Selge S., Fischer A., van der Wal R. Public and professional views on invasive non-native species – A qualitative social scientific investigation // Biological Conservation. 2011. Vol. 144. Issue 12. Pp. 3089–3097. doi:10.1016/j.biocon.2011.09.014
- Shackleton R.T., Larson B.M., Novoa A., Richardson D.M., Kull C.A. The human and social dimensions of invasion science and management // Journal of Environmental Management. 2019. Vol. 229. Pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.08.041>
- Simberloff D. How much information on population biology is needed to manage introduced species? // Conservation Biology. 2003. Vol 17. Pp. 83–92. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2003.02028.x
- Vanderhoeven S., Piqueray J., Halford M., Nulens G., Vincke J., et Mahy G. Perception and understanding of invasive alien species issues by nature conservation and horticulture professionals in Belgium // Environmental Management. 2011. Vol. 47. Pp. 425–442. DOI: 10.1007/s00267-011-9621-8

WHO REPORTS AND WHAT ABOUT INVASIVE PLANT SPECIES? RESULTS OF THE FIRST NATIONAL QUESTIONNAIRE-BASED SURVEY

© 2024 Senator S.A.^{a*}, Vinogradova Yu.K.^{a**}, Gorbunova E.O.^a, Sokolova V.V.^a,
Rozenberg G.S.^b, Vorontsov D.O.^c, Tretyakova A.S.^d, Kryuchkova V.A.^a, Reteyum A.A.^c

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

^b Samara Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga Basin, Togliatty,
445003 Russia

^c Russian State University of Justice, Moscow, 117418 Russia

^d Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia

^e All-Russian Society for Nature Protection, Moscow, 119002 Russia

*e-mail: stsenator@yandex.ru; **gbsad@mail.ru

In order to identify public attitudes towards invasive plant species, understanding of their role and functions in ecosystems, knowledge and use of control methods, a questionnaire survey was compiled and conducted. This survey is the first experience in identifying the attitudes towards invasive plant species in the Russian Federation. A total of 877 people participated in the survey. The results confirm the fact that highly educated and ecologically aware citizens are more familiar with the problem of bioinvasions and are more willing to answer questions voluntarily. In general, respondents are quite well oriented in the problem of invasive species and the consequences of their occurrence and pay attention to specific examples of their impact. A wider response to the survey questions was received from non-specialists – the maximum share of unanswered questions was only 33.8%, while for specialists it was 42.5%. The majority of respondents (64.0%) believe that invasive species change the landscape. Moreover, landscape change under the influence of invasive species is considered, first of all, as a negative moment. At the same time, the proportion of respondents who believe that the consequences of invasion of alien plant species can have both negative and positive effects is quite high (15,1%). The conducted public opinion survey shows that further research on invasive species should be carried out taking into account the discussion of socio-ecological concepts of invasive biology and should be aimed at the management of invasive alien species.

Keywords: environmental management; perception of invasive species; survey; public opinion

СОСТОЯНИЕ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЕБНЕВИКОВ *MNEMIOPSIS LEIDYI* И *BEROE OVATA* НА КРЫМСКОМ ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ В 2013–2021 ГГ.

© 2024 Финенко Г.А. *, Дацык Н.А., Аннинский Б.Е., Никольский В.Н.

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

*e-mail: gfinenko@ibss.su

Поступила в редакцию 22.03.2024; после доработки 15.09.2024; принята к публикации 19.10.2024

В исследованиях сезонной и межгодовой динамики популяций гребневи́ков-вселенцев *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Bruguière, 1789 на шельфе Севастопольской бухты в 2013–2021 гг. было обнаружено, что постепенное потепление, сопровождающееся изменением гидрологического режима Чёрного моря, привело в последние годы к существенной трансформации фенологии, структуры и интенсивности развития этих видов. Раннее сезонное появление в пелагиали тепловодного гребневика *B. ovata* расширило временные рамки его присутствия в планктоне с 2–3 месяцев в первые годы интродукции (1999–2000) до 8 месяцев в 2019–2020 гг. При этом максимальные размеры особей сократились с 50–60 (2000–2001 гг.) до 35 мм (2019–2020 гг.). Следствием возросшей продолжительности активного хищничества *B. ovata* стало значительное сокращение обилия *M. leidy* и ослабление его пресса на кормовой зоопланктон в прибрежных районах моря. Усилившееся прогревание верхнего перемешиваемого слоя моря в летние месяцы повлекло за собой снижение размеров *M. leidy*, интенсивности его размножения и доли размножающихся особей в популяции.

Ключевые слова: Гребневики-вселенцы, численность, биомасса, сезонная и межгодовая динамика, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-159-171

Введение

Экосистемы региональных морей наиболее зависимы от многих внешних факторов, прежде всего климатических, прямое и опосредованное влияние которых существенно возросло в последние десятилетия в связи с глобальным потеплением. Несмотря на имеющийся дефицит в длинных временных рядах наблюдений за состоянием морских экосистем, большинство исследователей приходят к выводу, что первичная продукция морей, вероятно, будет снижаться при дальнейшем потеплении в основном из-за усиления стратификации и сокращения поступления биогенов в зону активного фотосинтеза [Kwiatkowski et al., 2017; Moore, 2018].

Такие изменения неизбежно коснутся всех звеньев пищевой цепи, становясь все более заметными при переходе от низших к высшим трофическим уровням [Kwiatkowski et al., 2018]. Модельные исследования показывают, если прогнозируемая средняя глобальная биомасса фитопланктона снизится в

XXI веке на $6.1 \pm 2.5\%$, то биомасса зоопланктона – уже на $13.6 \pm 3.0\%$ [Chust et al., 2014].

Важнейшим из прогнозируемых эффектов глобального потепления, помимо смещения ареала обитания в сторону высоких широт, а также сезонных сдвигов в жизненном цикле, может быть изменение таксономической и размерной структуры сообществ: увеличение доли мелких видов и молодых возрастных классов, а также уменьшение средних размеров особей в возрастных группах [Atkinson, 1994; Daufresne et al., 2009; Peter & Sommer, 2013; Alias et al., 2023]. Возникающие при этом фенологические сдвиги способны приводить к аномалиям в динамике хищников и жертв, разрушающим типичные трофические связи в экосистемах [Durant, 2007].

Под влиянием меняющегося гидрологического режима, антропогенных факторов и инвазивных видов пелагическая экосистема Чёрного моря в течение последнего полувека существенно преобразилась. Проникновение в Чёрное море гребневика *Mnemiopsis leidy*

А. Agassiz, 1875 в начале 1980-х гг., достигшего пика своего развития в конце 1990-х, значительно деформировало видовую структуру мезозoopланктонных сообществ [Виноградов и др., 1992; Shiganova et al., 1998]. В результате интенсивного выедания гребневиком преимущественно тепловодных видов (особенно копепод *Paracartia latisetosa*, Kriczagin, 1873, *Acartia (Acartiura) margalefi*, Alcaraz, 1976 и *Oithona nana* Giesbrecht, 1892) их доля в общей биомассе мезозoopланктонных организмов сократилась до минимума [Gubanova et al., 2001]. При этом биомасса всего мезозoopланктона в начале 90-х гг. прошлого столетия снизилась в 2–3 раза [Vinogradov et al., 1999].

Появление в Чёрном море в конце 1990-х гг. гребневика *Beroe ovata*, питающегося исключительно другими видами гребневиков, изменило типичный ход количественной сезонной динамики *M. leidy*: его биомасса снизилась, а сроки выраженной сезонной экспансии в планктоне сократились с 7–8 до 1–2 месяцев. Хищнический пресс *M. leidy* на мезо- и микрозоопланктон значительно ослаб, что привело к увеличению биомассы и частичному восстановлению структуры зоопланктонного сообщества [Виноградов и др., 2002; Finenko et al., 2001; 2003; Shiganova et al., 2001; 2004]. Состояние всей пелагической экосистемы Чёрного моря заметно улучшилось [Kideys, 2002; Shiganova et al., 2004].

Обусловленное потеплением климата, изменение гидрологического режима моря, улучшившаяся адаптивность к этим условиям гребневика *B. ovata*, появление новых мезозoopланктонных видов – вселенцев (*Oithona davisae* Ferrari F. D & Orsi, 1984 и др.) и прочие биотические и абиотические факторы, несомненно, вносят определенные коррективы в характер популяционной динамики желетелого макропланктона в Чёрном море в последние десятилетия [Shiganova et al., 2019; 2024; Vereshchaka et al., 2022]. Повышение температуры поверхности моря (ТПМ) в зимние месяцы и сопутствующие этому явления, такие как ослабление конвекции вод, потепление холодного промежуточного слоя (ХПС), снижение концентрации кислорода в зоне оксиклина, а также ухудшение био-генного режима эпипелагиали [Vidnichuk

& Kononov, 2021], не могли не отразиться на характеристиках популяций гребневиков, которые по-разному развиваются в более теплые и холодные годы.

Своевременное выявление изменений в планктонном сообществе важно для понимания возможных экологических последствий глобального потепления. Ранее опубликованные нами результаты долговременного (1999–2014 гг.) мониторинга состояния и роли желетелых в функционировании пелагической системы прибрежных и открытых районов Чёрного моря показали, что при снижении обилия и уменьшении хищнического пресса на зоопланктон гребневика *M. leidy* в эти годы значительно усиливалось воздействие на экосистему со стороны медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1758 [Anninsky et al., 2022]. Продолжением этих работ служат приведенные ниже исследования, основная цель которых – оценка состояния популяций гребневиков-вселенцев в прибрежных районах Чёрного моря в 2013–2021 гг. В этой связи имеющиеся многолетние данные были проанализированы в плане: 1) сезонной и межгодовой динамики количественного состава и размерной структуры популяций гребневиков в шельфовых районах Чёрного моря в 2013–2021 гг. и 2) интенсивности воспроизводства популяции *M. leidy* в период 2004–2021 гг.

Материалы и методы исследования

Исследования численности, биомассы и размерной структуры двух видов гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1875, *Beroe ovata* Bruguière, 1789 проводили на шельфе Севастополя в период с 2013 по 2021 г., продолжив их мониторинг, начатый нами в 1999 г. [Finenko et al., 2006; Finenko et al., 2018].

Наиболее полно были охвачены летние и раннеосенние месяцы (май – октябрь), основной период развития популяций гребневиков. Ежегодно отбирали от 6 до 45 количественных проб (табл. 1).

Тотальные вертикальные ловы желетелых организмов проводили в утренние часы с 10 до 12 часов сетью Богорова – Расса (диаметр – 80 см, ячея – 500 мкм) от дна до поверхности моря на трех станциях шельфа с глу-

Таблица 1. Объем собранного материала на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2013–2021 гг.

Годы	Количество проб	Период исследований
2013	45	Февраль – декабрь
2014	42	Март – октябрь
2015	6	Октябрь
2016	18	Январь – июль
2017	15	Март – сентябрь
2018	24	Март – ноябрь
2019	15	Апрель – август
2020	21	Июнь – октябрь
2021	21	Май – август

бинами около 60 м (рис. 1). Одновременно с отбором проб на каждой станции измеряли температуру поверхности моря (ТПМ).

Всех выловленных животных с орально-аборальной длиной больше 10 мм подсчитывали и измеряли непосредственно после вылова; наличие в пробах яиц и ранних личиночных стадий контролировали при небольшом увеличении под стереомикроскопом МБС-10.

Для перехода от орально-аборальной длины *M. leidyi* и *B. ovata* (L, мм) к сырой массе тела организмов (WW, мг) использовали ранее установленные зависимости [Finenko et al., 2006] (табл. 2).

При анализе структуры популяций особи гребневика *M. leidyi* были разделены на четыре размерные группы: 1) тентакулятная (0.5–5.0 мм), 2) переходная (6.0–15.0 мм), 3) ювенильные лопастные (16–30 мм) и 4) половозрелые (>30 мм); *B. ovata* – на три группы: 1) <10 мм; 2) 10–30 мм и 3) >30 мм.

Для определения плодовитости *M. leidyi* выловленных особей помещали индивидуально в 5-литровые емкости с отфильтрованной через 140 мкм сито морской водой. Через сутки опытных животных, находившихся при температуре, близкой к естественной, изымали и измеряли орально-аборальную длину для последующего определения массы тела.

Таблица 2. Уравнения связи между длиной (L, мм) и сырой массой тела (WW, мг) гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* [Finenko et al., 2006]

Вид	Уравнение	Длина тела, мм
<i>Mnemiopsis leidy</i>	$WW = 1.074 L^{2.76}$	1–10
<i>Mnemiopsis leidy</i>	$WW = 1.31 L^{2.49}$	11–70
<i>Beroe ovata</i>	$WW = 0.85 L^{2.47}$	10–120

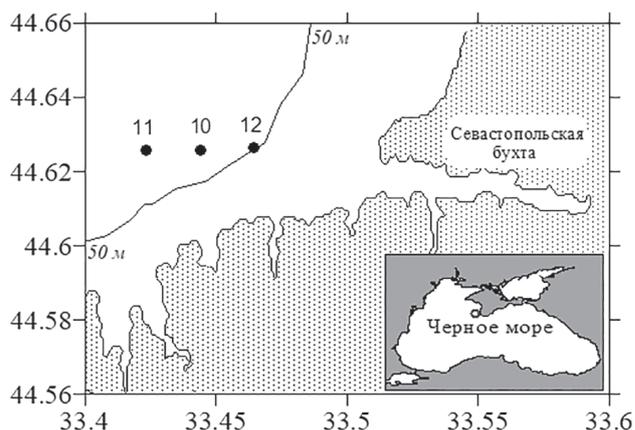


Рис. 1. Карта станций отбора проб на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря.

Содержимое емкостей отфильтровывали методом обратной фильтрации и просчитывали количество яиц и личинок в каждой из них.

Обработку результатов исследований проводили с использованием статистических пакетов Microsoft Excel 98, Grafer 3 и PAST 4.06 (доступной на ресурсе <https://folk.uio.no/hammer/past/>) для Windows. Во всех случаях приведены средние и соответствующие значения стандартной ошибки (SE). Межгодовые вариации ТПМ в районе исследований оценивали на основе электронной базы данных (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>). Совместное влияние температуры и массы тела на плодовитость *M. leidyi* было оценено методом двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA), соблюдая условие приблизительно одинакового численного распределения особей по группам, имеющийся материал (127 результативных определений) был разбит по следующим градациям факторов:

Уровни градации температуры (Т °С):

- 1: низкая – до 20°С (количество экспериментов – n = 30);
- 2: средняя – 21–25°С (n = 60);
- 3: высокая – выше 25°С (n = 37).

Уровни градации размеров (L, мм):

- 1: мелкие – до 30 мм (n = 30);
- 2: средние – 31–49 мм (n = 48);
- 3: крупные – более 50 мм (n = 49).

Результаты

Сезонная и межгодовая динамика *M. leidy*. Годовая динамика средней численности гребневика на внешнем шельфе Севастополь-

ской бухты в 2013–2021 гг. имела четко выраженный пик в июле (29.3 экз. м⁻² или 0.60 экз. м⁻³) в период массового размножения и в дальнейшем снижалась вплоть до октября, сократившись до 1.25 экз. м⁻² (0.02 экз. м⁻³) (рис. 2, А).

В то же время динамика биомассы носила иной характер: максимальной она была в весенний период (март – май), когда популяция состояла из немногочисленных крупных особей прошлогоднего поколения (рис. 2, Б). Снижение биомассы в июне было обусловлено их естественной смертностью и пока еще слабым поступлением личинок нового поколения. Однако и в период более интенсивного размножения гребневика в июле, даже при относительно высокой численности, биомасса не достигала весенних величин: средняя масса тела особей в популяции в это время составляла 2.4 г против 35 г в мае. Последующее сокращение популяции *M. leidyi*, наряду с естественной гибелью, было связано с появлением в планктоне гребневика *B. ovata*, активно питающегося этим видом.

Максимальная численность особей, наблюдавшаяся во все годы в июле, сократилась с 400 экз. м⁻² в 2013 г. до 50–70 экз. м⁻² в 2015–2021 гг. Соответственно за летний период их средняя численность в те же годы снизилась с 230 до ~10–30 экз. м⁻². Доля крупных поло-

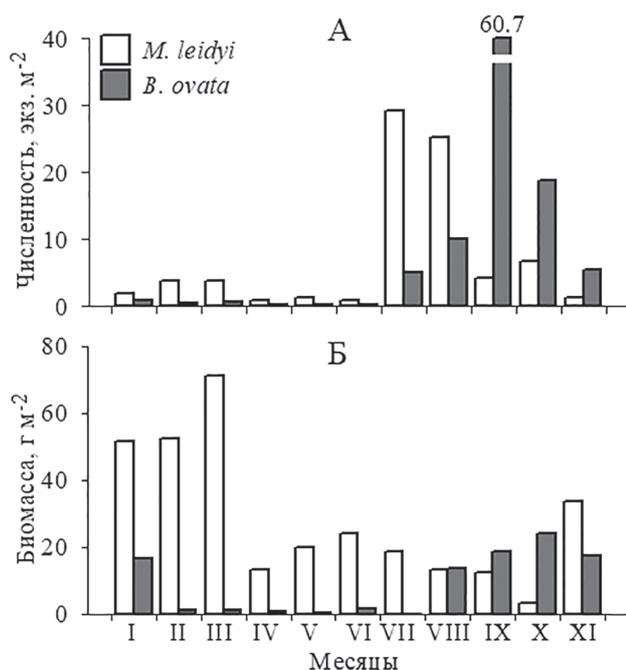


Рис. 2. Сезонная динамика численности (А) и биомассы (Б) гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря в 2013–2021 гг.

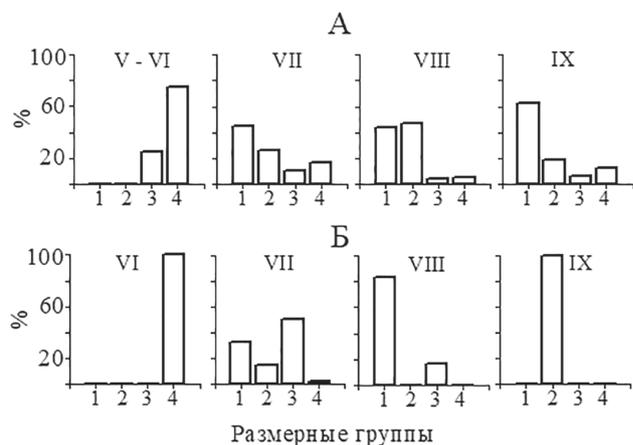


Рис. 3. Сезонная динамика структуры популяции *M. leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря в 2014 (А) и 2020 (Б) гг.: 1 – 0.5–5.0 мм; 2 – 6.0–15.0 мм; 3 – 16–30 мм; 4 – ≥30 мм.

возрелых особей была максимальной в зимне-весенний сезон (до 80–100%), а в период интенсивного размножения в июле – сентябре тентакулятные стадии формировали от 35 до 100% общей численности.

Увеличение доли переходных и ювенильных лопастных стадий животных (6–30 мм) за счет соматического роста наблюдалось в течение летних месяцев. Структура популяции *M. leidyi* рассмотрена нами на примере наиболее характерных лет (2014 и 2020 гг.). В первой половине июля 2014 г. она характеризовалась наличием разных по размеру и возрасту особей, находящихся как на личиночной стадии развития, так и уже достигших половой зрелости (рис. 3, А). В тот же период 2020 г. активная фаза размножения *M. leidyi* еще не наступила, и популяция состояла полностью из ювенильных лопастных особей (рис. 3, Б). Если в 2014 г. размножение гребневика продолжалось в течение всех летне-осенних месяцев, то в 2020 г. оно началось позже, во второй половине июля, и закончилось раньше, во второй половине сентября. Сужение размерного диапазона особей, сокращение сроков и низкую интенсивность размножения, по-видимому, можно считать наиболее характерными особенностями популяционной динамики гребневика в 2020 г. Очевидным следствием этих обстоятельств является снижение биомассы *M. leidyi* в летние месяцы 2020 г., в результате чего в этом году она была почти вдвое ниже, чем в 2014 г. (54.7 и 29.7 г м⁻² соответственно) ($p \leq 0.05$).

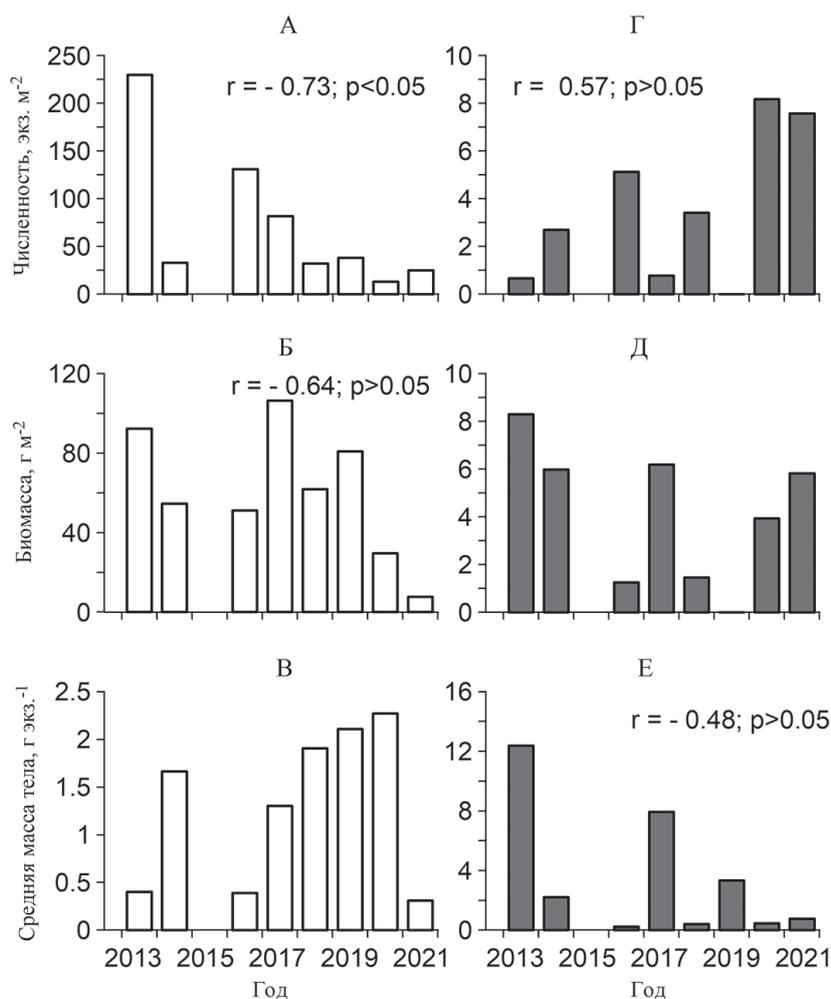


Рис. 4. Межгодовая динамика среднелетней численности, биомассы и средней массы тела особей гребневиков *M. leidyi* (А – В) и *B. ovata* (Г – Е) на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря в 2013–2021 гг.

Вместе с тем уже в 2014 г. наблюдалось снижение численности, биомассы популяции *M. leidyi* и интенсивности ее размножения. Этот, со временем более очевидный процесс, по-видимому, из-за межгодовых колебаний гидрологического режима в дальнейшем не был строго последовательным. Так, биомасса гребневика в июне – августе 2017 г. (151 г м^{-2}) была даже выше, чем в те же месяцы 2013 г. (92 г м^{-2}), но численность особей при этом сократилась втрое, а масса их тела возросла, указывая на более низкую, чем в 2013 г., интенсивность размножения. В 2019–2020 гг. интенсивность размножения гребневика была крайне слабой, а в 2021 г. наблюдалось anomalous сокращение (численность $\sim 25 \text{ экз. м}^{-2}$; биомасса $< 10 \text{ г м}^{-2}$) и измельчание его популяции (рис. 4, А – В).

Сезонная и межгодовая динамика *B. ovata*. По осредненным данным за 9-летний период гребневик присутствовал в планктоне

шельфа в течение всего года, однако к весне, при доминировании в популяции среднеразмерных особей (30–50 мм), биомасса обычно не превышала 1 г м^{-2} (0.02 г м^{-3}). В период с февраля по май *B. ovata* встречался в планктоне, как правило, спорадически (2013, 2014, 2016, 2018 гг.), а начиная с июня, или чаще – с июля, его присутствие на шельфе становилось постоянным (см. рис. 2, А, Б). В начале лета популяция была представлена немногочисленными личинками в количестве $1\text{--}7 \text{ экз. м}^{-2}$ с биомассой $1\text{--}17 \text{ мг м}^{-2}$. Пик размножения и роста особей обычно приходился на сентябрь – октябрь. Среднемноголетняя численность особей в сентябре достигала 60 экз. м^{-2} , биомасса – 25 г м^{-2} . В октябре – ноябре, а иногда даже январе (2014 г.) его биомасса на шельфе могла оставаться еще достаточно высокой при наличии в планктоне *M. leidyi*, а также, возможно, за счет возрастающей доступности для *B. ovata* гребневика *P. pileus*.

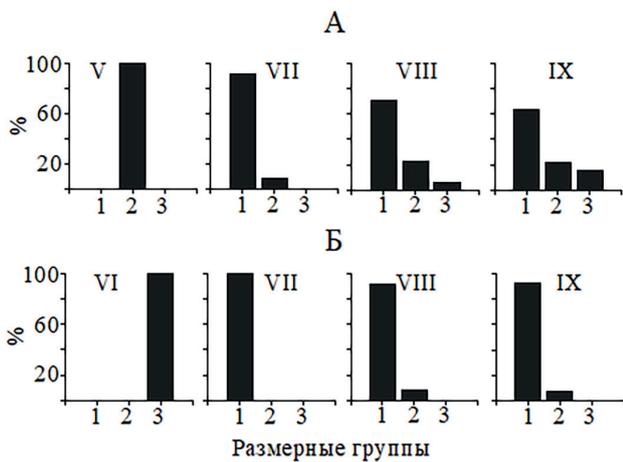


Рис. 5. Сезонная динамика структуры популяции *B. ovata* в шельфовой зоне Чёрного моря в 2014 (А) и 2020 гг. (Б): 1 – <10 мм; 2 – 10–30 мм; 3 – >30 мм.

Как и в случае *M. leidy*, в 2014 г. размерная структура популяции *B. ovata* была более разнообразной с тремя размерными группами в августе – сентябре, в то время как в 2020 г. в ней в эти месяцы не было обнаружено крупных половозрелых особей (рис. 5).

Летом 2016 и 2019 гг. на шельфе встречались почти исключительно личинки *B. ovata*, при этом их биомасса была крайне низкой. Отсутствие в пробах взрослых половозрелых животных при наличии личинок, по-видимому, было обусловлено их очень небольшой численностью и низкой вероятностью улавливания используемым методом отбора проб. В редких случаях экземпляры *B. ovata* среднего размера визуально отмечались в поверхностном слое воды. Кроме того, способность гребневика к размножению на личиночной стадии могла вносить вклад в пополнение популяции личинками и обеспечивала их постоянное присутствие в планктоне [Романова и др., 2005; Финенко, Дацык, 2016; Edgara et al., 2022].

В летние месяцы 2013–2021 гг. средняя численность *B. ovata* при значительней межгодовой вариабельности постепенно возрастала от ~1 в 2013 г. до 10 экз. м⁻² в 2020 г., в то время как в динамике их биомассы более вероятной была обратная тенденция (т.е. снижение), хотя статистически незначимая ($p > 0.05$) (см. рис. 4, А – Д). Эти данные указывают на прогрессирующее измельчение популяции, возможно, вызванное в основном трофическими условиями ее развития.

Плодовитость *M. leidy* в шельфовых районах Чёрного моря. Плодовитость *M. leidy* в 2013–2021 гг. была значительно ниже, чем в предыдущие годы. В 2013 г. она составляла в среднем за сезон 69 ± 29 яиц сут.⁻¹, в 2016 г. – 128 ± 46 яиц сут.⁻¹ и в 2019 г. – лишь 49 ± 12 яиц сут.⁻¹, достоверно уступая данным обоих лет ($p \leq 0.05$) (рис. 6).

Поскольку температурные условия в разные месяцы года, как и диапазон размеров особей в экспериментах, несколько варьировали, возможное влияние этих факторов на плодовитость гребневика было оценено статистически. Двухфакторный дисперсионный анализ полученных данных показал, что плодовитость *M. leidy* последовательно возрастала с увеличением орально-аборальной длины тела особей: если в первой группе (16–30 мм) средняя плодовитость составляла 19 яиц сут.⁻¹, то крупные животные третьей группы – более 50 мм – уже откладывали в среднем 312 яиц сут.⁻¹. Зависимость количества яиц от температуры имела «куполообразный» характер с максимумом в интервале 21–25°C ($p < 0.05$) во всех размерных группах (табл. 3). Последующее повышение температуры приводило к снижению плодовитости гребневика.

Таблица 3. Средние значения плодовитости *M. leidy* при разных уровнях факторов

Уровни	L			Итог
	1	2	3	
Т	1	2	3	Итог
1	19	190	312	211
2	48	311	836	481
3	30	282	830	335
Итог	33	283	674	375

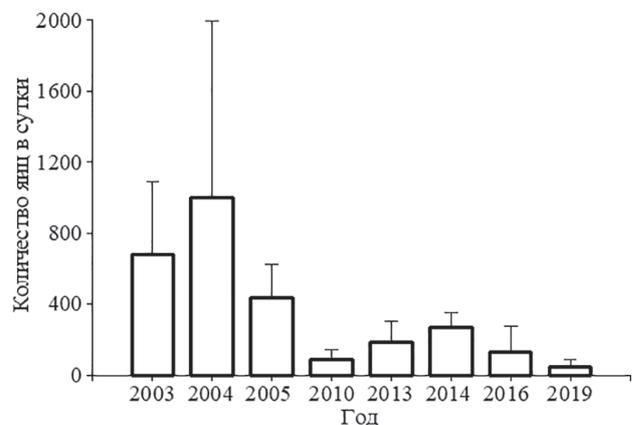


Рис. 6. Динамика плодовитости *M. leidy* в шельфовых районах Чёрного моря в 2003–2019 гг.

Таблица 4. Распределение относительной доли экспериментов, в которых зафиксирована «нулевая» плодовитость по разным градациям факторов (в % от количества опытов)

Уровни	L				
	T	1	2	3	Итог
1	57.1	12.5	6.7	20.0	
2	44.4	18.5	8.3	18.3	
3	71.4	61.5	30	56.8	
Итог	60.0	29.2	12.3	29.9	

Кроме того, при температуре воды $>25^{\circ}\text{C}$ резко возросло количество не размножающихся особей ($p < 0.05$), что в целом снижало общую популяционную плодовитость *M. leidyi*, наряду с другими факторами приводя к снижению численности популяции (табл. 4).

Обсуждение результатов

Климатические условия в настоящее время являются основным фактором, определяющим развитие морских экосистем и их отдельных компонентов. Постепенное повышение температуры поверхности Чёрного моря в период 1980–2020 гг. в среднем 0.052°C в год [Ginzburg et al., 2021] привело к увеличению количества мягких зим, росту среднемесячной зимней ТПМ, ослаблению вертикального перемешивания вод и ухудшению биогенного режима фотического слоя моря [Vidnichuk & Konovalov, 2021]. В результате тепловых и сопряженных с ними аномалий морской среды (вызванных, в том числе, сократившимся речным стоком [Орехова, 2021; Chasovnikov et al., 2022]) фитопланктонный комплекс Чёрного моря существенно трансформировался: изменился его видовой состав, в структуре сообществ выросла доля динофитовых водорослей, сместились сроки и районы пиков цветения [Stelmakh et al., 2023].

Очевидно, что подобные изменения могли произойти и в сообществе мезозoopланктона. И хотя, вследствие дефицита длинных временных рядов однородных данных и больших межгодовых вариаций, пока сложно определить характер межгодовой динамики всего мезозoopланктонного комплекса, некоторые сопоставления [Finenko et al., 2022; Дацык и др., 2020] и косвенные признаки [Шляхов & Шляхова, 2011] указывают на то, что эти изменения в большей мере являются

негативными. Так, при сравнении результатов осенних исследований зоопланктона в 2005 и 2019 гг. было обнаружено [Дацык и др., 2020], что, не смотря на увеличение численности организмов, их общая биомасса в 2019 г. значительно уменьшилась. Это было обусловлено снижением численности крупных, в основном, холодноводных копепод, чей вклад (и особенно такого вида, как *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991) в суммарную биомассу пелагического мезозoopланктона является определяющим [Arashkevich et al., 2014]. Из-за преимущественно «пульсирующего» обогащения биогенными элементами верхнего квазиоднородного слоя моря (т.е. более сильного в годы с холодными зимами) [Орехова, 2021] биомасса рачкового зоопланктона в 2016–2017 гг., вероятно, была даже выше, чем ранее [Finenko et al., 2022; Hubareva & Anninsky, 2024]. В то же время сохраняющаяся тенденция к уменьшению массы тела одновозрастных рыб в уловах черноморского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) [Шляхов & Шляхова, 2011], основу рациона которого образуют холодноводные копеподы, указывает на то, что на протяжении последних лет популяции этих рачков, по-видимому, развиваются слабее обычного.

Одной из основных причин межгодовых флуктуаций численности и биомассы мезозoopланктона является хищничество видов планктофагов, а также видов, контролирующих этих хищников. Исследования гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* на внешнем шельфе Чёрного моря в 2013–2021 гг. показали, что в численности, биомассе, размерной структуре и фенологии этих популяций, а также в репродуктивном состоянии особей произошли определенные изменения относительно периода 2004–2012 гг. (рис. 7).

В большей мере изменения затронули *M. leidyi*, численность и биомасса которого значительно сократились ($p < 0.05$) в 4 и 2.9 раза соответственно относительно предшествующего периода. Средняя масса тела гребневика в 2013–2021 гг. также уменьшилась (в 1.6 раза), хотя это проявилось лишь на уровне тенденции ($p > 0.05$). В популяции *B. ovata* в тот же период произошло повышение численности с 12.4 ± 2.7 до 22.1 ± 8.0 экз. м^{-2} и снижение

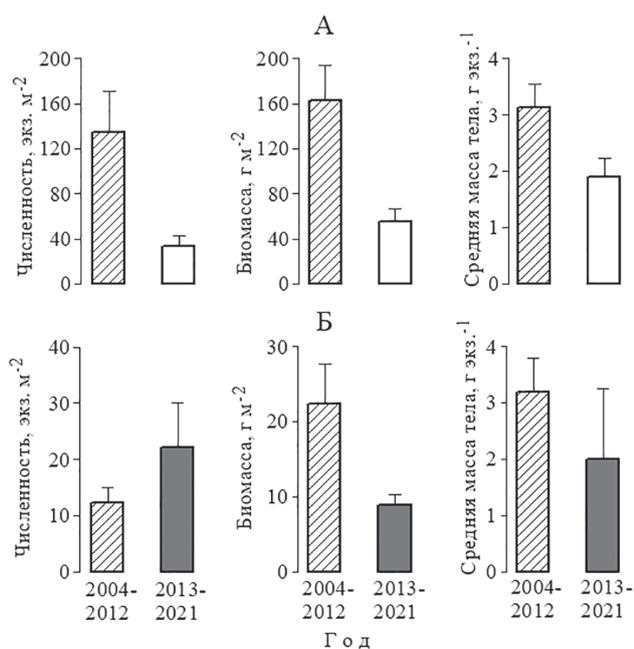


Рис. 7. Среднелетние оценки (\pm SE) численности, биомассы и средней массы тела особей гребневиков *M. leidy* (A) и *B. ovata* (B) на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря за периоды 2004–2012 и 2013–2021 гг.

биомассы с 22.4 ± 5.2 до 8.8 ± 1.5 г м⁻² при снижении средней массы тела особей с 3.2 ± 0.6 до 2.0 г экз.⁻¹. Такие изменения в численности, биомассе и структуре популяций обоих видов были преимущественно вызваны усилившимся контролем за гребневиком *M. leidy* со стороны *B. ovata* (вследствие его более раннего появления и длительного присутствия в планктоне), а также несколько изменившимся в 2013–2021 гг. гидрологическим режимом Чёрного моря [Vidnichuk & Konovalov, 2021; Ginzburg et al., 2021], воздействующим как непосредственно на развитие популяций обоих видов, так и на их трофические отношения.

На протяжении годового цикла можно выделить ряд периодов, условия которых оказывали особенно сильное влияние на популяции обоих видов (рис. 8).

Более высокая ТПМ в апреле – мае 2013–2021 гг. приводила к вероятному увеличению ($p > 0.05$) численности и биомассы *M. leidy*, а также – к синхронному снижению ($p < 0.05$) численности *B. ovata* в летний период. Есть основание полагать, что эти эффекты обусловлены преимущественно циклоническим характером погоды и лучшим биогенным обогащением эпипелагиали за счет паводко-

вого стока рек (в основном Дуная), также более интенсивного при высокой температуре и именно в апреле – мае [Nezlin, 2008]. Негативный характер зависимости численности *B. ovata*, возможно, связан с какими-то особенностями гидродинамики моря в эти месяцы, а также с тем, что размножение гребневика при таких условиях в дальнейшем сдерживалось отсутствием достаточного количества пищи.

Сокращение общей биомассы и средней массы тела особей ($p < 0.05$) в популяции *B. ovata*, а также вероятный рост ее численности ($p > 0.05$) при повышении ТПМ в июне – августе, по-видимому, указывает на то, что быстрое потепление и раннее появление гребневика в планктоне, хотя и интенсифицирует его размножение, но приводит в конечном счете к более низкой летней биомассе, чем в случае медленного прогревания моря, когда популяция *B. ovata* развивается «на волне» большей биомассы *M. leidy*.

Довольно высокая вероятность ($r = -0.67$) негативной зависимости биомассы *M. leidy* от ТПМ в январе – феврале свидетельствует не о физиологическом или более обеспеченном трофически предпочтении гребневиком этих условий, а о том, что именно в относительно неблагоприятные для него годы с холодной зимой этот вид способен достигать большей биомассы вследствие позднего появления и менее интенсивного хищничества в такие годы тепловодного гребневика *B. ovata*.

Двух-трехкратное снижение средней массы тела *M. leidy* при повышении ТПМ в июне свидетельствует о росте интенсивности размножения гребневика в температурном диапазоне 23–25 °C. Как это следует из данных экспериментов, дальнейшее повышение температуры, скорее всего, приводит не только к снижению интенсивности питания [Finenko et al., 2014], но и популяционной плодовитости у этого вида и соответственно – к более низкой численности. Резкое снижение плодовитости *M. leidy* наблюдалось в 2010 г., когда в период «тепловой волны» при ТПМ около 30 °C (август 2010 г.) плодовитость составляла лишь 5 яиц экз.⁻¹ сут.⁻¹.

Аналогичные данные ранее были получены экспериментально при изучении физиологической активности личинок *M. leidy*:

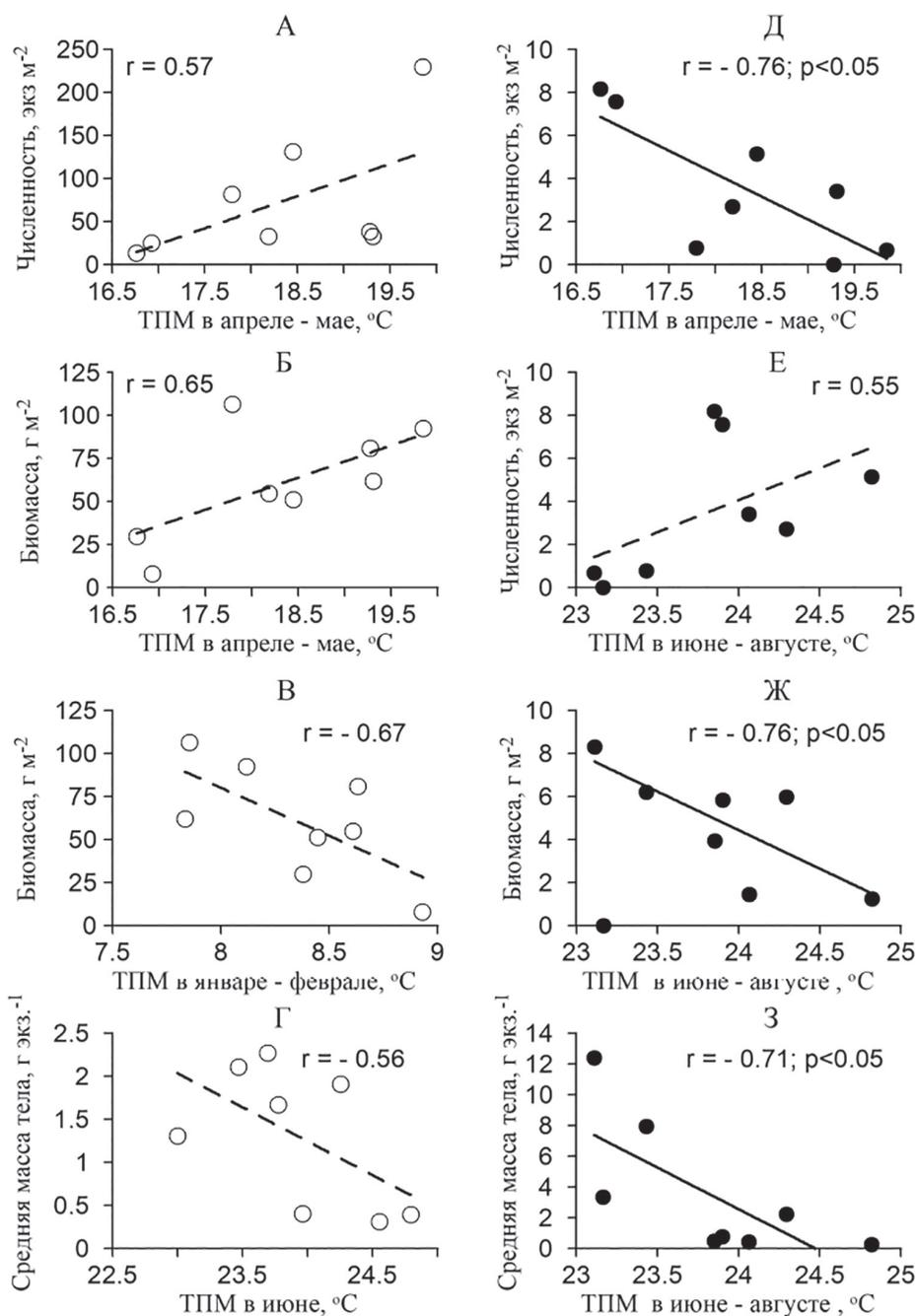


Рис. 8. Зависимость среднелетней численности, биомассы и средней массы тела особей гребневиков *M. leidy* (А – Г) и *V. ovata* (Д – З) от сезонных изменений ТПМ на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря.

скорость их роста в температурных условиях, приближенных к естественным (6–30 °C), была наиболее высокой при 25–27 °C, а скорость потребления пищи – при 25 °C [Gambill et al., 2015]. В экспериментах с преимущественно ювенильными особями размерами до 17 мм скорость питания *M. leidy* возрастала значительно сильнее в диапазоне 12–20 °C ($Q_{10} = 3.81$), чем при температуре 20–27 °C ($Q_{10} = 1.9$), прогрессивно замедляющей потребление жертв [Rowshantabari et al., 2012]. Приблизительно в том же темпера-

турном интервале (22–27 °C) облавливаемый гребневиком объем морской воды в условиях Чёрного моря оставался практически постоянным, достигнув максимального уровня [Finenko et al., 2014]. Скорость потребления кислорода *M. leidy* с большей вероятностью приближалась к максимуму при температуре, близкой к 26 °C, и начинала снижаться при ее дальнейшем повышении [Аннинский, Аболмасова, 2000]. Биолуминесцентная реакция у этого вида при ее искусственном стимулировании также была наиболее длительной

при 26 °C и имела максимальную амплитуду почти при той же температуре 24–26 °C [Mashukova, Tokarev, 2012]. Эти данные, безусловно, свидетельствуют о том, что физиологическая активность *M. leidy* прогрессивно ослабевает при температуре более 26 °C, которая снижает интенсивность размножения особей и в конечном счете приводит к более низкой популяционной плодовитости гребневика в таких термических условиях. В сравнении с *M. leidy* гребневик *B. ovata*, по-видимому, имеет более высокий порог тепловой толерантности: скорость дыхания у этого вида в Чёрном море возрастает в диапазоне 10–28 °C со средней величиной $Q_{10} 2.17 \pm 0.5$ [Svetlichny et al., 2004].

Приведенные экспериментальные и полевые материалы показывают, что температура является важнейшим фактором, определяющим функционирование и развитие желетелых на организменном и популяционном уровне. Тем не менее, непосредственное влияние температуры на воспроизводство и состояние популяций гребневиков может быть менее значимым для них, чем опосредованное, такое, например, как зимнее повышение на 1°С температуры ХПС, кардинально ухудшающее биогенный режим эпипелагиали в теплый период года [Vidnichuk & Konovalov, 2021].

Вызванные потеплением изменения в биогенном и гидрологическом режиме моря, а также в характере межпопуляционных отношений гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* привели в последние годы к заметному ослаблению популяций обоих видов, проявляющемуся, в частности, в снижении их биомассы, а также, возможно, максимальной массы тела и размеров взрослых особей. В частности, если в 2000–2001 гг. аборальная длина тела *B. ovata* нередко достигала 50 мм и более, то в 2019–2020 гг. она не превышала 35 мм. Следствием более успешного контроля за *M. leidy* со стороны *B. ovata*, очевидно, является снижение его хищнического пресса на кормовой зоопланктон. Это означает, что в последние годы пелагическая экосистема моря стала менее зависима от желетелых хищников и в большей мере регулируется климатом.

Заключение

Исследования гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* на внешнем шельфе Чёрного моря в 2013–2021 гг. показали изменения в интенсивности развития, фенологии и репродуктивном состоянии особей относительно периода 2004–2012 гг. При близком характере динамики средне летней численности *M. leidy* в первую декаду 2000-х гг. и в более поздний период сроки интенсивной репродукции гребневиков сдвинулось на вторую половину июля, тогда как ранее это происходило в августе. При этом максимальная численность особей в 2015–2021 гг. сократилась не менее чем в 4 раза, а средне летняя биомасса – втрое при 2-кратном снижении массы тела особей. Усилившееся прогревание верхнего перемешиваемого слоя моря в летние месяцы повлекло за собой снижение интенсивности размножения и доли размножающихся особей в популяции.

Раннее сезонное появление в пелагиали тепловодного гребневика *B. ovata* расширило временные рамки его присутствия в планктоне с 2–3 месяцев в первые годы интродукции (1999–2000) до 8 месяцев в 2019–2020 гг. В отличие от *M. leidy*, в исследуемый период численность популяции *B. ovata* увеличилась при значительном сокращении биомассы и средней массы тела. Температурные условия отдельных периодов года (зимне-весенний для *M. leidy* и летний для *B. ovata*) оказывали особенно сильное влияние на развитие популяции обоих видов. Наши результаты дают более глубокое понимание адаптивных стратегий гребневиков и позволяют прогнозировать периоды их вспышек.

Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана – 1023032700557-9-1.6.16;1.6.19.

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, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надежных научных данных по плодовитости гребневиков.

Литература

- Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневиков *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 2000. Т. 40. № 5. С. 729–735.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Динамика возрастной структуры популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у Кавказского побережья Чёрного моря в 2000 г. // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря / ред. А.Г. Зацепин, М.В. Флинт. М.: Наука, 2002. С. 272–288.
- Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. // Экосистема Чёрного моря. М.: Наука, 1992. 112 с.
- Дацьк Н.А., Аннинский Б.Е., Финенко Г.А. Зоопланктон глубоководных районов Чёрного моря в осенний период 2019 г. // Экол. проблемы. Взгляд в будущее: Сб. тр. IX Междунар. науч.-практ. конф., БП и СОТ «Витязь» – БП и СОТ «Лиманчик», 22–23 октября 2020 г. / под ред. Ю.А. Федорова. Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2020. С. 201–205.
- Орехова Н.А. Режим биогенных элементов Чёрного моря // Морской гидрофизический журнал. 2021. Т. 37. № 6. С. 710–726. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-6-710-726>
- Романова З.А., Финенко Г.А., Аболмасова Г.И. Стратегия размножения *Mnemiopsis leidyi* в прибрежных водах Чёрного моря // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія: біологія. 2005. № 4 (27). С. 256–257.
- Финенко Г.А., Дацьк Н.А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в шельфовой зоне Чёрного моря // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. 2016. Всероссийская научно-практическая конференции с международным участием. Сб. мат. 19–24 сентября 2016. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319.
- Шляхов В.А., Шляхова О.В. Динамика структуры траловых уловов шпрота на украинском шельфе Чёрного моря и воздействие на нее природных факторов и рыболовства // Тр. Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2011. Т. 49. С. 12–33.
- Alias A.F., Molinero J.C., Quispe-Becerra J.I., Bonnet D., Concepción Marcos C., Ruzafa A.P. Phenology of scyphozoan jellyfish species in a eutrophication and climate change context // Marine Pollution Bulletin. 2023. V. 194. 115286.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Hubareva E.S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years // Med. Mar. Science. 2022. Vol. 23. No. 3. P. 460–472. <https://doi.org/10.12681/mms.27021>
- Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Terbiyik Kurt T., Ak-Orek Y., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // J. Mar. Syst. 2014. Vol. 135. P. 81–96. <https://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
- Atkinson D. Temperature and organism size: A biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. 1994. Vol. 25. P. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(8\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(8)60212-3)
- Chasovnikov V.K., Borodulina P.A. Trends in the interannual variability of nutrients in the northeastern part of the Black Sea according to ship observations for 2017–2021 // Hydrosph. Ecol. 2022. Vol. 2. No. 8. P. 37–46. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2\(8\)-37-46](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-37-46) EDN – EZUZBI.
- Chust G., Allen J.I., Bopp L., Schrum C., Holt J., Tsiaras K., Zavatarelli M., & Irigoien, X. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean // Global Change Biology. 2014. Vol. 20. No. 7. P. 2124–2139. <https://doi.org/10.1111/gcb.12562>
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. Vol. 106. No. 31. P. 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Durant J.M., Hjermmann D.Ø., Ottersen G., Stenseth N.C. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability // Climate research. 2007. Vol. 33. No. 3. P. 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Edgara A., Poncianob J. M., Martindalea M. Q. Ctenophores are direct developers that reproduce continuously beginning very early after hatching // PNAS. 2022. Vol. 119. No. 18. e2122052119 <https://doi.org/10.1073/pnas.2122052119>
- Finenko G.A., Aболмасова G.I., Datsyk N.A., Romanova Z.A., Anninsky B.E. Effect of Food Composition and Temperature on In Situ Feeding Rates of Ctenophore Invader *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 1. P. 49–55. DOI: 10.1134/S2075111714010032
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Romanova Z.A. et al. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea // Hydrobiologia. 2001. V. 451. P. 177–186.
- Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak // Russian Journal Biological Invasions. 2018. Vol. 5. No. 1. P. 86–93. DOI: 10.1134/S2075111718010071
- Finenko G.A., Dacik N.A., Zagorodnyay Y.A., Anninsky B. E. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 Population and Its Impact on Zooplankton in Open Areas

- of the Black Sea in July–August 2017 // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 3. P. 361–374. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030055>
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // Journal Plankton Research. 2003. 25. № 5. P. 539–549.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Pavlovskaya T.V., Bat L., Kideys A. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions of the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay) // Oceanology. 2006. Vol. 6. P. 472–482.
- Gambill L., Møller L.F. and Peck M. Effects of temperature on the feeding and growth of the larvae of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Journal Plankton Research. 2015. Vol. 37. No. 5. P. 1001–1005. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv039>
- Ginzburg A.I., Kostianoy A.G., Serykh I.V., Lebedev S.A. Climate change in the hydrometeorological parameters of the Black and Azov seas (1980–2020) // Oceanology. 2021. Vol. 61. No. 6. P. 745–756. <http://doi:10.1134/s0001437021060060s>
- Gubanova A.D., Prusova I.Yu., Niermann U., Shadrin N.V., Polikarpov I.G. Dramatic change in the Copepod Community in Sevastopol Bay (Black Sea) during two decades (1976–1996) *Senckenbergiana maritima*. 2001. Vol. 31. P. 7–27.
- Hubareva, E.S., Anninsky, B.E. Quantitative distribution and lipid reserves of the *Calanus euxinus* (Copepoda) population in the Black Sea in late autumn 2017 // Oceanology. 2024. Vol. 64. No. 3. P. 402–410. <https://doi.org/10.1134/S0001437024700073>
- Kideys A.E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // Science. 2002. Vol. 297. Iss. 5586. P. 1482–1484. <https://doi.org/10.1126/science.1073002>
- Kwiatkowski L., Bopp L., Aumont O., Ciais P., Cox P.M., Laufkötter C., Li Y., Séférian R. Emergent constraints on projections of declining primary production in the tropical oceans // Nature Climate Change. 2017. Vol. 7. No. 5. P. 355–358. <https://doi.org/10.1038/nclimate3265>
- Kwiatkowski L., Aumont O., Bopp L. Consistent trophic amplification of marine biomass declines under climate change // Global Change Biology. 2018. <https://doi.org/10.1111/gcb.14468>
- Mashukova O., Tokarev Yu. Influence of the temperature at the Black Sea ctenophores-aliens bioluminescence characteristics // Advances in Bioscience and Biotechnology. 2012. T. 3. No. 3. C. 269–273. <http://dx.doi.org/10.4236/abb.2012.33037>
- Moore J.K., Fu W., Primeau F., Britten G.L., Lindsay K., Long M., Long M., Doney S.C., Mahowald N., Hoffman F., Randerson J.T. Sustained climate warming drives declining marine biological productivity // Science. 2018. Vol. 359. No. 6380. P. 1139–1143. <https://doi.org/10.1126/science.aao6379>
- Nezlin N.P. Seasonal and interannual variability of remotely sensed chlorophyll // In: The Black Sea Environment / Eds A.G. Kosianoy, A.N. Kosarev: Springer, Berlin, Heidelberg. 2008. Vol. 5Q. P. 333–349. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74292-0>
- Peter K.H., Sommer U. Phytoplankton Cell Size Reduction in Response to Warming Mediated by Nutrient Limitation // PLOS ONE. 2013. V. 8. Issue 9. e71528
- Rowshantabari M., Finenko G.A., Kideys A. E. and Kiabi B. Effect of temperature on clearance rate, daily ration and digestion time of *Mnemiopsis leidyi* from the southern Caspian Sea // Caspian Journal of Environment Science. 2012. V. 10 (2). P. 158–167.
- Shiganova, T.A. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure // Fishery Oceanography. 1998. Vol. 7. P. 305–310.
- Shiganova T.A., Alekseenko E.V., Mirzoyan Z.A., Kazmin A.S. Prediction of ctenophore *Beroe ovata* Bruguere, 1789 habitat expansion and control of invading *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 in the Ponto-Caspian basin associated with climate change // Marine Environmental Research. 2024. 194. 106315.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Kazmin A.S. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2019. Vol. 227. 106347. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106347>
- Shiganova T.A., Bulgakova Yu.V., Volovik S.P. et al. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the north-eastern Black Sea // Hydrobiologia. 2001. 451. P. 187–197.
- Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A. et al. Interactions between the invading Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the Pelagic Ecosystem of the Northeastern Black Sea // Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas / Eds. Dumont H. et al. NATO Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences. V. 35. Klüwer Academic Publishers. 2004. P. 33–70.
- Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region) // Journal of Marine Science and Engineering. 2023. Vol. 11. No. 3. 569. <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
- Svetlichny L.S., Abolmasova G.I., Hubareva E.S., Finenko G.A., Bat L., Kideys A.E. Respiration rates of *Beroe ovata* in the Black Sea // Marine Biology 2004. V. 145. P. 585–593. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1336-4>
- Vereshchaka, A.L., Shatravin A.V., Lunina A.A. Shifting seasonal timing of peak abundance of two invading ctenophore populations in the Black Sea during the period 1991–2017 // ICES Journal of Marine Science. 2022. V. 79. Issue 3. P. 954–962. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac018>
- Vidnichuk A.V., Konovalov S.K. Changes in the Oxygen Regime in the Deep Part of the Black Sea in 1980–2019 // Physical Oceanography. 2021. Vol. 28. No. 2. P. 180–190. <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2021-2-180-190>

STATE AND DYNAMICS OF CTENOPHORES *MNEMIOPSIS LEIDYI* AND *BEROE OVATA* POPULATIONS ON THE CRIMEA SHELF OF THE BLACK SEA IN 2013-2021

© **Finenko G.A. ***, **Datsyk N.A.**, **Anninsky B.E.**, **Nikolsky V.N.**

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, Russia

*e-mail: gfinenko@ibss.su

The features of the seasonal and interannual dynamics of the development of populations of ctenophores – invaders *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1875 and *Beroe ovata* Bruguière, 1789 on the shelf of Sevastopol Bay in 2013–2021 were studied. It has been established that gradual warming, accompanied by a change in the hydrological regime of the Black Sea, has led to a significant transformation of the phenology, structure and intensity of development of their populations in recent years. The early seasonal appearance of the warm-water ctenophore *B. ovata* in the pelagic zone expanded the time frame of its presence in plankton from 2–3 months in the first years of introduction (1999–2000) to 8 months in 2019–2020. At the same time, the maximum size of individuals decreased from 50 (2000–2001) to 35 mm (2019–2020). Significant decrease in the abundance of *M. leidyi* and weakening of its trophic pressure on the forage zooplankton in the coastal areas of the Black Sea were the consequence of the longer and active predation, as well as structural changes in the population of *B. ovata* expressed in the reduction of body mass. The increased warming of the upper mixed layer of the sea in the summer months resulted in a decrease in the size of *M. leidyi*, the intensity of its reproduction, and the proportion of reproductive individuals in the population.

Key words: Ctenophore invaders, abundance, biomass, seasonal and interannual dynamics, Black Sea.

GENETIC CHARACTERISTIC OF THE AFRO-ASIATIC SPECIES *EUCYCLOPS (EUCYCLOPS) AGILOIDES ROSEUS* (CRUSTACEA: COPEPODA) IN CONNECTION WITH ITS FIRST FINDINGS IN NORTH AMERICA: HUMAN MEDIATED DISPERSAL OR HISTORICAL ROOTS

© 2024 Sukhikh N.^{1,2*}, Chaban O.¹, Alekseev V.¹

¹Zoological Institute RAS, 1 Universitetskaya Embankment, Saint-Petersburg, 199034, Russia

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninsky Prospect 33, Moscow 119071, Russia

*e-mail: NSukhikh@zin.ru

Received 21.08.2024; received 19.19.2024; accepted 24.10.2024

The mitochondrial 1 CO1, 12SrRNA and nuclear genes nITS, 18SrRNA of the species *Eucyclops (Eucyclops) agiloides roseus* have been studied. It has been shown that according to mitochondrial genes, the species splits into 3 clades, differing by 10.8–12.7%. *E. (E.) a. roseus*, is usually widespread within Eurasia and Africa and was also found in North America (California) and Taiwan, when compared with the material from GenBank and Bold. The discovery of the species in these regions is recorded for the first time, which is especially important for North America, where a large number of alien species of aquatic invertebrates have been identified in recent years. The *Eucyclops* found in North America (California) and Taiwan are similar to each other and are as close as possible to the Kazakh populations. The article examines the two most likely reasons for the discovery of a species new to the fauna of America: human settlement or the habitation of historically long-existing populations related to Asian ones, as noted for a number of other invertebrate species.

Keywords: biogeography, *Eucyclops*, bioinvasions, molecular genetics, Paratethys

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-172-173

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

Referens

- Alekseev V.R., Sukhikh N.M. On time and place of origin of continental calanoid families: a hypothesis // *Crustaceana*. 2020. Vol. 93. P. 245–260.
- Alekseev V. The modern distribution of two *Eucyclops (Eucyclops)* Claus, 1893 species (Cyclopoida: Copepoda) as a reflection of the Tethys Sea evolution // *Hydrobiologia*. 2023. Vol. 850. P. 4801–4814.
- Alekseev V.R., Chaban O.A. New records of continental cyclopids (Crustacea: Copepoda: Cyclopiformes) from Eastern Siberia and Russian Far East // *Arthropoda Selecta*. 2021. Vol. 30. P. 503–520.
- Alekseev V.R., Monchenko V.I. Species diversity of the cyclopid basin of the Caspian Sea // In the collection: Biological diversity of buffer invertebrates in continental water bodies. SPb.: Zool. In-t RAS, 2011. P. 157–164.
- Anufrieva E.V., Holynska M., Shadrin N. Current invasions of asian cyclopid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna // *Annales Zoologici*. 2014. Vol. 64. P. 109–130.
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kühnert D., De Maio N., Matschiner M. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // *PLoS computational biology*. 2019. Vol. 15, e1006650. [<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>] (Accessed on 25.08.2024)
- Eyun Si. Phylogenomic analysis of Copepoda (Arthropoda, Crustacea) reveals unexpected similarities with earlier proposed morphological phylogenies // *BMC Evol Biol* 2017. Vol. 17, P. 23 [<https://doi.org/10.1186/s12862-017-0883-5>]
- Gaponova L., Hołyńska M. New data on the Western Palearctic distribution of *Eucyclops roseus* (Copepoda: Cyclopidae), with notes on its taxonomic relationships // *North-Western Journal of Zoology*. 2022. Vol. 18. P. 135–142.
- GenBank. Available online: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/KJ020567> (Accessed on 25.08.2024)
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic acids symposium series*. 1999. Vol. 41. P. 95–98.
- Hamrova E.V., Krajicek M., Karanovic T., Cerny M., Petrusek A. Congruent patterns of lineage diversity in two species complexes of planktonic crustaceans, *Daphnia longispina* (Cladocera) and *Eucyclops serrulatus* (Copepoda), in East European mountain lakes // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2012. Vol. 166. P. 754–767.

- Ishida T. 1997. *Eucyclops roseus*, a new Eurasian copepod, and the *E. serrulatus-speratus* problem in Japan // Japanese Journal of Limnology. 1997. Vol. 58. P. 349–358.
- Ishida T. Illustrated fauna of the freshwater cyclopoid copepods of Japan // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 2002. Vol. 57. P. 37–106.
- Kan K., Sasaki A., Itoh E., Matsumasa M. New record of *Eucyclops roseus* Ishida, 1997 (Copepoda: Cyclopoida: Cyclopidae) from Takamatsunoike Pond, Iwate Prefecture, Japan, with discussions of its intraspecific genetic and morphological variation // Annual Report of Iwate Medical University Center for Liberal Arts and Sciences. 2023. Vol. 58. P. 15–26.
- Kazmin V.G., Natapov L.M. The Paleogeographic Atlas of Northern Eurasia. Institute of Tectonics of Lithospheric Plates: Moscow, Russia, 1998. 26 p.
- Ketmaier V., Marrone F., Alfonso G., Paulus K., Wiemann A., Tiedemann R., Mura G. Mitochondrial DNA regionalism and historical demography in the extant populations of *Chirocephalus kerkyrensis* (Branchiopoda: Anostraca) // PLoS ONE. 2012. Vol. 7, e30082. [https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030082] (Accessed on 25.08.2024)
- Kiefer F. Crustacea. Contribution a la faune du Cameroun // In: Faune Colonies francaises 1. Monod: Th. 1928. P. 535–570.
- Kiefer F. Die freilebenden Copepoden der Binnengewässer von Insulinde // Archiv für Hydrobiologie, Supplementband 4(3), Tropische Binnengewässer. suppl. 1933. Vol. 12. P. 519–621.
- Kiefer F. Freilebende Ruderfusskrebse (Crustacea Copepoda) aus Nordwest und Südindien (Pandschab, Kaschmir, Ladak, Nilgirigebirge) // Scientific Results of the Yale North India Expedition, Biological report no. 19. Memoirs of the Indian Museum, Calcutta. 1939. Vol. 13. P. 83–203.
- Knowlton N., Weigt L.A. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 1998. Vol. 265. P. 2257–2263.
- Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Sinev A.Yu., Boykova O.S., Smirnov N.N. Cladocera (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Volume 1. Moscow: KMK Partnership of Scientific Publications, 2021. 481 p.
- Kotov A.A., Taylor D.J. Mesozoic fossils (> 145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // BMC evolutionary biology. 2011. Vol. 11. P. 1–9.
- Lee J.M., Min G.S., Chang C.Y. *Eucyclops serrulatus* species group (Copepoda: Cyclopoida: Cyclopidae) from Korea. // Korean Journal of Systematic Zoology. 2005. Vol. 21. P. 137–156.
- Marino I.A., Pujolar J.M., Zane L. Reconciling deep calibration and demographic history: Bayesian inference of post glacial colonization patterns in *Carcinus aestuarii* (Nardo, 1847) and *C. maenas* (Linnaeus, 1758) // PLoS One. 2011. Vol. 6, e28567. [https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028567] (Accessed on 25.08.2024)
- Novikov A., Abramova E., Novichkova A., Chertoprud E. Unveiling copepod diversity and faunal patterns in Middle Siberia: insights from Tiksi settlement vicinity // Acta Biologica Sibirica. 2023. Vol. 27. P. 683–708.
- Posada D. jModelTest: phylogenetic model averaging // Molecular biology and evolution. 2008. Vol. 25. P. 1253–1256.
- Schwentner M., Clavier S., Fritsch M., Olesen J., Padhye S., Timms B.V., Richter S. *Cyclestheria hislopi* (Crustacea: Branchiopoda): a group of morphologically cryptic species with origins in the Cretaceous // Molecular phylogenetics and evolution. 2012. Vol. 66. P. 800–810.
- Scotese C.R. Atlas of Jurassic Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 3, The Jurassic and Triassic, Maps 32–42, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston: IL. 2014a. [https://doi.org/10.13140/2.1.4850.4321] (Accessed on 20.04.2024)
- Scotese C.R. Atlas of Paleogene Paleogeographic Maps (Mollweide Projection), Maps 8–15, Volume 1, The Cenozoic. PALEOMAP Atlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston: IL. 2014b. [https://doi.org/10.13140/2.1.4151.3922] (Accessed on 20.04.2024)
- Sukhikh N., Zavarzin D., Alekseev V. Origin and taxonomic position of Far Eastern island populations of *Eurytemora caspica tethysiana* subsp. nov. // Zoologischer Anzeiger. 2023. Vol. 306. P. 119–137.
- Sworobowicz L., Mamos T., Grabowski M., Wysocka A. Lasting through the ice age: The role of the proglacial refugia in the maintenance of genetic diversity, population growth, and high dispersal rate in a widespread freshwater crustacean // Freshwater Biology. 2020. Vol. 65. P. 1028–1046.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 // Molecular Biology and Evolution. 2021. Vol. 38. P. 3022–3027.
- Thompson J.D., Higgins D.J., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Research. 1994. Vol. 22. P. 4673–4680.
- Wolfe J.M., Daley A.C., Legg D.A., Edgecombe G.D. Fossil calibrations for the arthropod Tree of Life // Earth-Science Reviews. 2016. Vol. 160. P. 43–110.
- Zofkova M., Timms B.V. A conflict of morphological and genetic patterns in the Australian anostracan *Branchinella longirostris* // Hydrobiologia. 2009. Vol. 635. P. 67–80.