

ISSN 1996–1499

2025 №1



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Адамова В.В. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ- ВСЕЛЕНЦЕВ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ	2
Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭПИБИОНТНЫХ СООБЩЕСТВ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО КАМЧАТСКОГО КРАБА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ	26
Демидко Д.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Кулаков С.С., Смирнов Н.А., Чернова Н.А. ФАКТОРЫ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ ПОЯВЛЕНИЮ ОЧАГОВ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СОЮЗНОГО КОРОЕДА <i>IPSAMITINUS</i> (EICHNOFF) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ	36
Захаров В.П. ВЛИЯНИЕ <i>AMELANCHIER SPICATA</i> (ROSACEAE) НА ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СОСНЯКОВ В УСЛОВИЯХ ОРЕХОВО-ЗУЕВСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ	60
Каплин В.Г. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВРЕДНОСТЬ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИОННОГО ВИДА КАШТАНОВОЙ МИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ (<i>CAMERARIA OHRIDELLA</i> <i>DESCHKA & DIMIC</i>) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ И ПРИЛЕЖАЩИХ ОБЛАСТЯХ	70
Коваль Е.С., Волгина Н.В. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ <i>LEPOMIS GIBBOSUS</i> (CENTRARCHIDAE) В РАЗНОМ ВОЗРАСТЕ В ВОДОЁМАХ ДОНЕЦКОГО КРЯЖА	84
Корнев И.И., Аксёненко Е.В., Кондратьева А.М. ОБНАРУЖЕНИЕ ГЛЕДИЧИЕВОЙ ЛИСТОВОЙ ГАЛЛИЦЫ <i>DASINEURA GLEDITCHIAE</i> (OSTEN SACKEN, 1866) (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) В ВОРОНЕЖЕ	91
Лукаткин А.С., Шаркаева Э.Ш. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ	96
Мартынов В.В., Губин А.И., Никулина Т.В. УКРАШЕННАЯ КЛЕНОВАЯ ТЛЯ (<i>DREPANAPHIS ACERIFOLIAE</i>) И ЧЕРНОПОЛОСАЯ ДУБОВАЯ ТЛЯ (<i>MYZOCALLIS WALSHII</i>) (HEMIPTERA: ARNIDIDAE) – НОВЫЕ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФАУНЫ РОССИИ	108
Степанова В.В., Мамаев Н.В., Сидоров М.М., Охлопков И.М. МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (<i>NEOGALE VISON</i>) В ЕВРАЗИИ	118
Устинова Е.Н., Лысенков С.Н. ОБЗОР МЕХАНИЗМОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ РАННИЕ СТАДИИ ПЕРЕХОДА НАСЕКОМЫХ- ФИТОФАГОВ НА ПИТАНИЕ ЧУЖЕРОДНЫМИ РАСТЕНИЯМИ	135
Цепкова Н.Л., Чадаева В.А., Саблирова Ю.М. ДОПОЛНЕНИЕ К ЧУЖЕРОДНОЙ ФЛОРЕ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ	151
El Caidi S., Taybi A.F., Mabrouki Y. NEW HOSTS AND RECORDS OF THE ALIEN ASIAN ANCHOR WORM <i>LERNAEA CYPRINACEA</i> LINNAEUS, 1758 (CRUSTACEA: COPEPODA) IN MOROCCO	162
Matey C., Singh S., Prakash S., Tripath A. MONOGENEA ON EXOTIC INDIAN FRESHWATER FISH. 6. CO-INTRODUCTION OF <i>CICHLIDOGYRUS SCLEROSUS</i> (PLATYHELMINTHES: MONOGENEA) WITH AN INVASIVE NILE <i>TILAPIA OREOCHROMIS NILOTICUS</i> (TELEOSTEI: CICHLIDAE)	165
Shivambu T. C., Moshobane M. C., Shivambu N., Nelufule T., Seoraj-Pillai N., Nangambi T. C. RISK ASSESSMENT, POTENTIAL DISTRIBUTION, AND PUBLIC INTEREST OF ALLERGENIC WEED, COMMON RAGWEED <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L., INVASIVE TO SOUTH AFRICA	168
Terzioğlu S., Coşkunçelebib K., Başkent E.Z. INVESTIGATING THE DISTRIBUTION, ABUNDANCE, HABITATS AND CONTROL OF BUR CUCUMBER <i>SICYOS ANGULATUS</i> (CUCURBITACEAE), AN INVASIVE ALIEN PLANT SPECIES IN TURKEY	173

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2024 Адамова В.В.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, 308015 Россия
e-mail: valeriavladislavna@gmail.com

Поступила в редакцию 28.10.2024; После доработки 21.12.2025; Принята к публикации 07.02.2025

В работе представлены модели распространения девяти чужеродных видов наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) на территории Восточной Европы, а именно на европейской территории России и сопредельных территориях. В качестве предикторов выбраны климатические переменные, тип землепользования и расширенный вегетационный индекс (EVI). Созданы модели потенциального распространения каждого вида, а также выявлены территории, пригодные для совместного обитания видов-вселенцев. Анализ перекрытия потенциальных ареалов показал, какие виды могут совместно заселить новые для них территории. Показано, что наиболее благоприятные условия обитания исследуемых видов определены в Причерноморье, Приазовье и на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской и Нижнедунайской низменности. Подтверждена приуроченность наземных моллюсков-вселенцев к антропогенно измененным ландшафтам.

Ключевые слова: потенциальный ареал; sdm; экологическое моделирование; европейская территория России.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-002-025

Введение

В последние десятилетия достаточно часто наблюдаются новые случаи вселения чужеродных видов наземных моллюсков в Восточную Европу, в частности на Европейскую территорию России (ЕТР) и сопредельные территории [Egorov 2015, 2021; Kramarenko, 2016; Gural-Sverlova, Gural, 2017; Adamova, 2021; Adamova et al., 2022b]. Нередко моллюски-вселенцы образуют устойчивые популяции и продолжают свое распространение. Экспансия чужеродных наземных моллюсков идет по направлениям: с юга на север (кавказские, крымские, южноевропейские виды), с запада и северо-запада на восток (центральноевропейские и западноевропейские виды) [Шиков, 2016]. Закономерно возникают вопросы: насколько широко может распространиться тот или иной моллюск-вселенец и какие территории наиболее уязвимы для экспансии разных видов чужеродных моллюсков? Методы экологического моделирования успешно применяются для поиска ответов на подобные вопросы. В частности, методы моделирования распространения видов (species

distribution modeling, SDM) широко используются для определения подходящих местообитаний и территорий потенциального распространения видов-вселенцев [Uden et al., 2015; Pěkníková, Berchová-Bímová, 2016; Srivastava et al., 2019]. Ввиду своей экологической, а нередко и хозяйственной значимости, моллюски становятся объектами таких исследований. Однако в настоящее время практически нет работ по оценке потенциальной экспансии наземных моллюсков на ЕТР и сопредельных территориях. Исключение составляют работы по моделированию распространения *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758 [Bondareva et al., 2020], *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828 и *Xeropicta derbentina* Krynicki, 1836 [Adamova et al., 2022a]. Однако указанные работы имеют важные недостатки. Так при моделировании *A. arbustorum* в качестве предикторов авторы использовали только климатические факторы, причем не проводился отбор переменных; также не был проведен предварительный анализ точек находок для уменьшения пространственной автокорреляции и не было определено пороговое значение для оценки

пригодности территории. Кроме того, регион исследования в данной работе не включает восточную часть потенциального ареала [Bondareva et al., 2020]. В опубликованной работе по моделированию потенциального ареала *B. cylindrica* и *X. derbentina* не определено пороговое значение разделения территории на пригодную и непригодную для обитания, а также не проведена оценка перекрытия ареалов видов. Очевидно, возможно создание улучшенных моделей потенциального ареала этих видов-вселенцев с учетом важных методических рекомендаций, представленных в литературе [Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023].

В качестве объектов представленного исследования были выбраны девять видов наземных моллюсков, которые известны как вселенцы в разных регионах ЕТР и ближнего зарубежья, а именно: *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758; *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828; *Caucasotachea vindobonensis* C. Pfeiffer, 1828; *Harmozica raveriensis* Férussac, 1835; *Helix lucorum* Linnaeus, 1758; *Helix pomatia* Linnaeus, 1758; *Monacha cartusiana* O.F.Müller, 1774; *Xeropicta derbentina* Krynicki, 1836; *Xeropicta krynickii* Krynicki, 1833. Некоторые из перечисленных видов (*A. arbustorum*, *C. vindobonensis*, *H. pomatia*) проникли на ЕТР довольно давно, расселение других замечено в последние десятилетия (*B. cylindrica*, *X. derbentina*, *X. krynickii*, *H. raveriensis*, *H. lucorum*, *M. cartusiana*). Выбор моллюсков-вселенцев для моделирования обусловлен результатами полевых наблюдений автора при обследовании территории ряда регионов ЕТР и выявленных новых находок чужеродных популяций.

Исследуемые виды моллюсков не только имеют разные регионы происхождения (табл. 1), но и относятся к разным экологическим группам [Geyer, 1927; Шилейко, 1978]. Закономерно у них наблюдаются различные предпочтения к местообитаниям и переменным окружающей среды. *B. cylindrica*, *X. derbentina*, *X. krynickii* приурочены к открытым степным биотомам. Это ксерофильные моллюски, имеющие разнообразные адаптации к условиям засухи, повышенной инсоляции и высокой температуре [Крамаренко, 1997;

Di Lellis et al., 2012; Troschinski et al., 2014]. Еще три вида (*H. raveriensis*, *H. lucorum*, *M. cartusiana*) можно отнести к ксеромезофильным. Эти моллюски также населяют открытые биотопы, однако могут обитать в затененных биотопах с древесно-кустарниковым покровом. Наконец, *A. arbustorum* и *H. pomatia* приурочены к затененным, влажным лесным биотомам.

Виды наземных моллюсков, которые выбраны в качестве объекта в представленном исследовании, известны как чужеродные не только на территории России, но и в странах ближнего и дальнего зарубежья. Виды *X. derbentina* и *X. krynickii* за последние десятилетия распространились в северном и северо-западном направлении от естественного ареала: в частности, изучены популяции в Сербии, Хорватии, Черногории, Италии и во Франции [Aubry et al., 2005; De Mattia, 2007; De Mattia, Pešić, 2014; Wagner, Bertrand, 2021]. Популяции этих вселенцев обнаружены в Белгородской области России и в ряде регионов Украины [Gural-Sverlova, Gural, 2017; Адамова и др., 2019]. Чужеродные популяции *B. cylindrica* известны на территории России, Украины и Белоруссии [Рабчук, Земоглядчук, 2011; Снегин и др., 2017; Balashov et al., 2018a]. *A. arbustorum* расселяется на территорию Русской равнины с севера-запада в восточном и южном направлении [Шиков, 2016; Bondareva et al., 2020; Egorov, 2021]. *C. vindobonensis* распространяется в северном направлении по Русской равнине [Шиков, 2016; Egorov, 2018]. Популяции кавказского вида *H. raveriensis* обнаружены и изучены на территории Русской равнины, в том числе Среднерусской возвышенности, Приднепровской возвышенности и Приднепровской низменности [Balashov et al., 2013, 2018b; Шиков, 2016; Adamova, 2021; Ostrovsky, 2022]. Распространение двух видов рода *Helix* (*H. pomatia* и *H. lucorum*) отмечено в центре и на юге Русской равнины [Balashov et al., 2013; Egorov, 2015]. На этих же территориях, а также на юго-западе Русской равнины известны чужеродные популяции *M. cartusiana* [Gural-Sverlova, Gural, 2022; Шиков, 2016].

Цель исследования — создание моделей пространственного распространения

Таблица 1. Количество точек находок с указанием нативного ареала видов

Вид и его нативный ареал	Количество точек в наборе данных						Источники литературы и DOI наборов данных GBIF
	Сборы автора	Литература	Коллекция ЗМ МГУ	Коллекция ЗИН РАН	GBIF	Всего	
<i>A. arbustorum</i> С-З, Ц Европа	3	47	6	17	177	250	Балашёв, Байдашников, 2012; Коцур, 2013; Островский, 2016; Муханов, Лисицын, 2017; Bondareva et al., 2020; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; Земоглядчук, 2020; Egorov, 2021; 10.15468/qxy4mc; 10.15468/kllyl; 10.15468/bmk3ab; 10.15468/qn6223
<i>B. cylindrica</i> Крым	30	45	8	15	4	102	Крамаренко, Сверлова, 2001; Сверлова, Гураль, 2007; Вычалковская, 2008; Рабчук, Земоглядчук, 2011; Kramarenko, Dovgal, 2014; Balashov et al., 2018a; Гураль-Сверлова и др., 2018; Хайленко, 2018; Zhukov et al., 2019; Коваленко, 2019; 10.15468/pnkuwh
<i>C. vindobonensis</i> Ц, Ю-В Европа, Кавказ, Крым	18	121	10	68	2	219	Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; Шиков, 2023; 10.15468/fsreqb
<i>H. ravergiensis</i> Кавказ	33	9	8	80	0	130	Гураль-Сверлова, Тимошенко, 2012; Balashov et al., 2018b; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; Ostrovsky, 2022
<i>H. lucorum</i> Ю Европа, Крым, Кавказ	15	19	15	39	0	88	Гураль-Сверлова, Гураль, 2020
<i>H. pomatia</i> Ц, Ю-В Европа	16	91	14	25	16	162	Стойко, Булавкина, 2008; Сачкова, 2009; Балашёв, Байдашников, 2010; Балашёв и др., 2013; Коцур, 2013, 2015; Шиков, 2016; Снегин, Артемчук, 2017; Алексанов и др., 2019; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; 10.15468/qxy4mc; 10.15468/bmk3ab; 10.15468/kllyl; 10.15468/4f0bmt
<i>M. cartusiana</i> Ю Европа, Крым, Кавказ	14	41	13	27	0	95	Гураль-Сверлова, Гураль, 2020
<i>X. derbentina</i> Кавказ, Крым, Малая Азия	59	107	25	142	1	334	Балашёв, Байдашников, 2012; Gural-Sverlova, Gural, 2017; Balashov et al., 2018a; Гураль-Сверлова и др., 2018; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; 10.15468/pnkuwh
<i>X. krynickii</i> Кавказ, Крым, Малая Азия	8	35	12	23	2	80	Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; 10.15468/pnkuwh

чужеродных видов наземных моллюсков на территории Восточной Европы в условиях текущего климата. Для достижения цели в работе решались следующие задачи: 1) оценка риска распространения исследуемых видов моллюсков на обозначенной

территории с помощью методов экологического моделирования (SDM); 2) оценка степени перекрытия потенциальных ареалов в рамках региона исследования; 3) оценка пригодности территорий для совместного обитания разных видов.

Материалы и методы

Источниками данных о находках видов послужили полевые сборы автора; малакологическая коллекция Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ; каталог Государственного природоохранного музея НАН Украины [Гураль-Сверлова, Гураль, 2020]; литературные источники (см. табл. 1); наборы данных, размещенные в GBIF – Global Biodiversity Information Facility [DOI: 10.15468/qxy4mc; 10.15468/kllkyl; 10.15468/bmk3ab; 10.15468/qn6223; 10.15468/pnkuwh; 10.15468/fsreqb; 10.15468/4f0bmt].

Так как данные были получены из разных источников, в некоторых случаях по причине близкого расположения точек находок возможно искажение распределения данных из-за неравномерности их сбора [Guisan, Zimmermann, 2000]. Для того чтобы этого избежать, была проведена процедура пространственного разреживания точек находок каждого вида с использованием пакета *spThin* в среде R [Aiello-Lammens et al., 2015]. В зависимости от первоначального распределения точек расстояние прореживания составляло 5–10 км [Petrosyan et al., 2023]. В качестве точек отсутствия были сгенерированы случайные фоновые точки, так называемые точки псевдоотсутствия в области обучения моделей [Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023]. Территория исследования включала европейскую часть России и прилегающие территории от 66° с.ш. до 40° с.ш., от 20° в.д. до 60° в.д., в том числе нативные ареалы моллюсков.

Первоначальный набор предикторов включал 19 биоклиматических переменных из набора WorldClim 2.1 разрешением 2.5 угловой минуты (WorldClim.org) [Fick, Hijman, 2017], тип земельного покрова/землепользования (*landcover/landuse*) и расширенный вегетационный индекс EVI (*enhanced vegetation index*). Данные по типу земельного покрова (землепользования) и EVI взяты из открытого доступа earthexplorer.usgs.gov и являются растровыми слоями, созданными на основе спутниковых снимков MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer). Типы земельного покрова выделены в соответствии с классификацией Международной геосферно-биосферной программы [Friedl et al., 2010].

Отбор предикторов для моделей проходил в два этапа. Вначале на основе расчета VIF (*variance inflation factor*, коэффициент инфляции дисперсии) из первоначального набора биоклиматических переменных для моделирования было отобрано 8 (табл. 2). Биоклиматические переменные исключались по пороговому значению $VIF = 10$.

Далее была проведена оценка относительного вклада каждой переменной на основе результатов корреляционного анализа с использованием коэффициента Пирсона [Thuiller et al., 2009]. Эта процедура проводилась на наборе из 8 биоклиматических предикторов, EVI и 16 типов земельного покрова. В итоге для каждого вида был сформирован окончательный набор предикторов, каждый из которых имел значимый вклад в модель. Из 16 типов земельного покрова в итоговые наборы предикторов вошли 11 переменных (см. табл. 2) Относительный вклад переменных из итоговых наборов был рассчитан усреднением на основе всех моделей.

Для моделирования были использованы три метода: обобщенная линейная модель (Generalized Linear model, GLM), метод случайных лесов (Random Forest, RF) и метод максимальной энтропии (MaxEnt). При построении моделей была применена пространственная кросс-валидация выборки методом перегруппировки (*k-fold cross validation*) для получения независимых наборов данных обучения и тестирования пригодности моделей. Исходная выборка была разделена на обучающую (75%) и тестовую (25%). Качество пригодности моделей оценивалось с помощью площади под ROC-кривыми (*area-under-the-curve*, AUC), а также TSS-статистики. На основе полученных моделей был создан ансамблевый прогноз по взвешенным результатам на основе моделей (GLM, RF, MaxEnt).

Для каждого вида вся исследуемая территория была разделена на пригодную и непригодную для обитания. Пороговое значение пригодности территории было рассчитано для каждого вида методом максимизации суммы чувствительности и специфичности (*maxSSS*) [Liu et al., 2016; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023]. В результате были получены бинарные карты потенциальных ареалов с разделени-

Таблица 2. Переменные, вошедшие в итоговые наборы предикторов

Переменная	Описание, значение VIF для биоклиматических переменных
BIO1	Среднегодовая температура, VIF = 4.73
BIO2	Среднесуточный диапазон температур, VIF = 1.94
BIO4	Температура сезонная, VIF = 3.14
BIO8	Средняя температура самого влажного квартала, VIF = 1.49
BIO9	Средняя температура самого засушливого квартала, VIF = 4.45
BIO15	Коэффициент вариации осадков, VIF = 1.64
BIO18	Осадки самого теплого квартала, VIF = 5.42
BIO19	Осадки самого холодного квартала, VIF = 2.27
EVI	Расширенный вегетационный индекс
LU1	Вечнозеленый хвойный лес. Преобладают вечнозеленые хвойные деревья (полог леса >2 м). Древесный покров >60%
LU4	Широколиственные леса. Преобладают широколиственные деревья (полог леса >2 м). Древесный покров >60%
LU5	Смешанные леса. Нет преобладания ни лиственных, ни вечнозеленых хвойных (40–60% каждого типа деревьев, полог леса >2 м, древесный покров >60%
LU8	Древесный покров 30–60% (полог >2 м)
LU9	Древесный покров 10–30% (полог >2 м)
LU10	Преобладают травянистые однолетники (<2м)
LU11	Постоянно затопленные земли с 30–60% покрытием воды и >10% растительного покрова
LU12	Не менее 60% площади занимают пахотные земли
LU13	Не менее 30% площади непроницаемой поверхности, включая строительные материалы, асфальт и транспортные средства
LU14	Мозаика мелких приусадебных хозяйств с 40–60% с древесной, кустарниковой или травянистой растительностью
LU16	Не менее 60% без растительности (песок, камни, почва), участки с растительностью менее 10%

ем территории по двум значениям: пригодная для обитания территория (1) и непригодная (0).

Помимо получения прогнозов для каждого вида в отдельности, также были выявлены участки исследуемой территории, потенциально пригодные для совместного вселения нескольких видов. То есть места, наиболее пригодные не только для какого-либо одного вселенца, а сразу для нескольких. Для этого на основе суммирования бинарных растров была получена карта, отражающая количество видов, потенциально способных заселить исследуемую территорию.

Оценка сходства пригодных территорий исследуемых видов была проведена на основе I-статистики (индекса) [Warren et al., 2008] в R-пакете «dismo» [Hijmans et al., 2022]. Значение индекса варьирует от 0 (полное отсутствие перекрытия) до 1 (полное перекрытие). Для расчета I-статистики были использованы полученные в результате моделирования растры. Для видов, имеющих значение попарного перекрытия ареалов ≥ 0.5 ,

были созданы карты потенциального распространения пары видов-вселенцев на исследуемой территории.

Моделирование, основная часть подготовительных работ с данными, оценка качества прогнозных моделей проведены в среде R версии 4.1.2 [R Core Team, 2021] с использованием пакетов: «sdm» [Naimi, Araújo, 2016], «usdm» [Naimi et al., 2014], «dismo» [Hijmans et al., 2022], «sp» [Pebesma, Bivand, 2005; Bivand et al., 2013], «raster» [Hijmans, 2022], «rgdal» [Bivand et al., 2022], «rgeos» [Bivand, Rundel, 2021]. Обработка растровых изображений, суммирование растров, а также подготовка итоговых карт и расчет площади территорий выполнялись в программе ArcGIS версии 10.7 [<https://www.esri.com>].

Результаты

Полученные модели, включая ансамблевые, характеризуются высокой предсказательной способностью, о чем свидетельствуют значения AUC и TSS (табл. 3).

Таблица 3. Оценка качества прогноза моделей

	GLM		RF		MaxEnt		Ансамбль		
	AUC	TSS	AUC	TSS	AUC	TSS	AUC	TSS	Порог
<i>A. arbustorum</i>	0.92	0.77	0.97	0.84	0.95	0.82	0.94	0.81	0.31
<i>B. cylindrica</i>	0.85	0.70	0.99	0.92	0.98	0.91	0.94	0.84	0.63
<i>C. vindobonensis</i>	0.92	0.75	0.95	0.80	0.93	0.75	0.93	0.77	0.42
<i>H. ravergiensis</i>	0.92	0.78	0.93	0.77	0.92	0.77	0.92	0.77	0.42
<i>H. lucorum</i>	0.94	0.80	0.96	0.84	0.95	0.84	0.95	0.82	0.39
<i>H. pomatia</i>	0.90	0.72	0.93	0.76	0.92	0.73	0.92	0.72	0.35
<i>M. cartusiana</i>	0.92	0.78	0.95	0.82	0.93	0.82	0.93	0.81	0.31
<i>X. derbentina</i>	0.93	0.76	0.96	0.81	0.95	0.82	0.94	0.80	0.42
<i>X. krynickii</i>	0.94	0.82	0.97	0.92	0.97	0.91	0.96	0.88	0.39

Итоговые наборы предикторов, которые были использованы для моделирования, включали от 14 (для *M. cartusiana*, *X. krynickii*) до 7 переменных (для *X. derbentina*). Относи-

тельный вклад каждого предиктора представлен в таблице 4. Для всех видов моллюсков оказалась значимой среднегодовая температура (bio 1). Причем для ксерофильных мол-

Таблица 4. Относительный вклад переменных (%) на основе корреляционных метрик

	<i>A. arbustorum</i>	<i>B. cylindrica</i>	<i>C. vindobonensis</i>	<i>H. ravergiensis</i>	<i>H. lucorum</i>	<i>H. pomatia</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>X. derbentina</i>	<i>X. krynickii</i>
bio1	4.5*	16.8*	27.9*	9.3*	10.8*	16.1*	10.8*	33.7*	34.1*
bio2	29.7*	14.4*	10.8*		0.6	9.8*	4.2*		2.6
bio4	27.8*	3.7*		3	11.6*		2.8	8.7*	1.8
bio8			7.0*		10.1*		2.4*		
bio9	4.7*	8.5*			6.5*		5.4*		3.5*
bio15	1.3	3.4*		1.4			1.6		6.7*
bio18		6.6*	9.5*	6.2*	5.1*	8.5*	4.9*	9.9*	3.4*
bio19		7.9*		5*			0.8		2.2*
EVI	0.6	3.6*		5.1*	3.1*		0.8		
LU1				7.2*	7.8*		8.7*		
LU4	2*		1.4						
LU5	4	9.9*	12*	16.5*	6.1*	5.4*	3.7*	16.4*	13.7*
LU8	2.6	0.9						0.5	2.2*
LU9						4.1*			
LU10		1.8*		4.8*			0.7	2.9	2.4*
LU11		1.8*				0.6			1.5
LU12	2.9		3.2*		2.9*	2*	0.7		6.3*
LU13	14.0*	11.5*	11.8*	21.2*	18.2*	16.8*	12.2*	10.8*	
LU14	0.8	3.3*							
LU16									0.8

люсков рода *Xeropicta* и ксеромезофильного вида *C. vindobonensis* вклад этой переменной в прогноз оказался наиболее высоким. А для мезоигрофильного вида *A. arbustorum* наиболее значимыми оказались среднесуточный диапазон температур (bio 2) и сезонная температура (bio 4). Этот же вид отличается от прочих отсутствием значимых предикторов,

характеризующих осадки. Но некоторый вклад в прогноз вносит средняя температура самого сухого квартала (bio 9), то есть вид зависит от определенного сочетания температуры и влажности.

Для остальных моллюсков осадки самого теплого квартала (bio 18) и в некоторых случаях осадки самого холодного квартала (bio

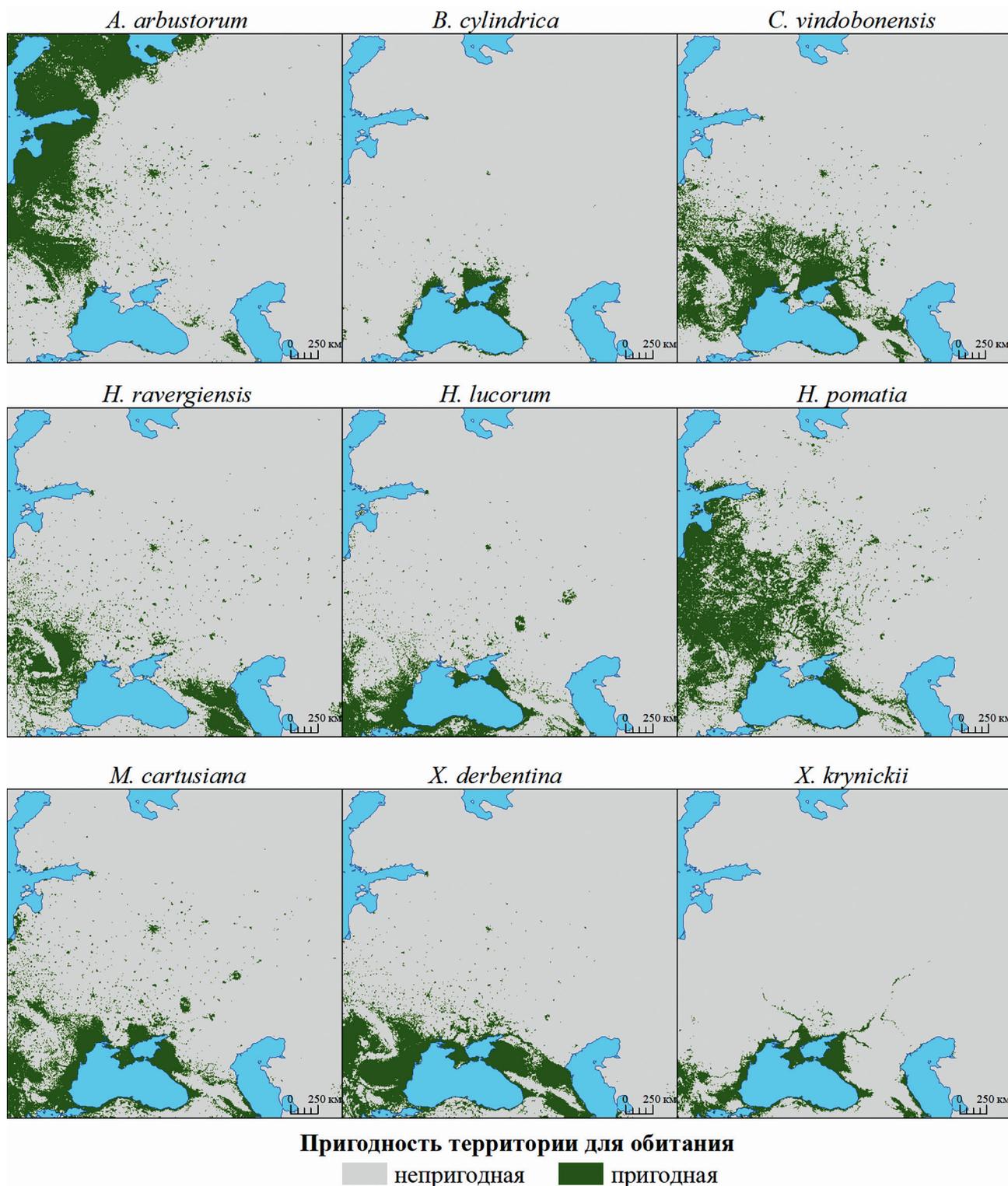


Рис. 1. Пригодность территории для обитания исследуемых видов моллюсков.

19) были включены в наборы предикторов на основе их значимого вклада в прогноз. Из типов землепользования значимыми практически для всех видов оказались смешанные леса (LU5) и урбанизированные территории (LU13). Вегетационный индекс EVI оказался значимым только для трех видов: *B. cylindrica*, *H. ravergensis* и *H. lucorum*. Остальные предикторы внесли относительно равный вклад в прогноз.

Результаты моделирования представлены в виде картосхем, потенциально пригодных для обитания территорий (рис. 1). В границах региона исследования распространение моллюсков возможно на территориях, прилегающих к нативным ареалам, а также на отдельных участках, рассредоточенных по исследуемой территории.

Таблица 5. Площадь потенциально пригодной для обитания территории

Вид	Площадь, кв. км
<i>A. arbustorum</i>	1 170 865
<i>B. cylindrica</i>	210 956
<i>C. vindobonensis</i>	982 045
<i>H. ravergensis</i>	645 009
<i>H. lucorum</i>	628 528
<i>H. pomatia</i>	1 383 689
<i>M. cartusiana</i>	946 436
<i>X. derbentina</i>	988 462
<i>X. krynickii</i>	559 092

Из полученных оценок следует что моллюски с более широким естественным ареалом имеют большую по площади территорию потенциального распространения (табл. 5). К таким видам относятся: *H. pomatia*, *A. arbustorum*, *X. derbentina*, *C. vindobonensis*, *M. cartusiana*.

В разной степени потенциальные ареалы видов перекрываются (табл. 6). Карты перекрывания потенциальных ареалов видов ($I \geq 0.45$) представлены в Приложении. Распространение *A. arbustorum* идет с северо-запада в южном направлении. *H. pomatia* распространяется с запада на восток. От Прибалтики до Подольской возвышенности ареалы видов значительно перекрываются. Перекрывание с другими видами у *A. arbustorum* не такое существенное. *H. pomatia* имеет перекрывание ареалов с южноевропейским видом *C. vindobonensis*. Помимо западной части региона исследования, у этих видов имеются общие участки потенциального распространения от Приазовья до Среднерусской возвышенности.

Все остальные виды распространяются с юга на север. Перекрывание потенциальных ареалов среди этих видов выражено в большей степени. Это ожидаемо ввиду их общих нативных ареалов (Кавказ, Причерноморье, южная Европа, Малая Азия). В част-

Таблица 6. Значения I-статистики для оценки перекрывания ареалов

	<i>A. arbustorum</i>	<i>B. cylindrica</i>	<i>C. vindobonensis</i>	<i>H. ravergensis</i>	<i>H. lucorum</i>	<i>H. pomatia</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>X. derbentina</i>	<i>X. krynickii</i>
<i>A. arbustorum</i>	1								
<i>B. cylindrica</i>	0.08	1							
<i>C. vindobonensis</i>	0.24	0.35	1						
<i>H. ravergensis</i>	0.20	0.15	0.52	1					
<i>H. lucorum</i>	0.08	0.35	0.30	0.34	1				
<i>H. pomatia</i>	0.48	0.25	0.57	0.39	0.25	1			
<i>M. cartusiana</i>	0.17	0.45	0.56	0.46	0.67	0.41	1		
<i>X. derbentina</i>	0.10	0.40	0.56	0.62	0.59	0.37	0.69	1	
<i>X. krynickii</i>	0.02	0.51	0.31	0.20	0.50	0.23	0.61	0.53	1

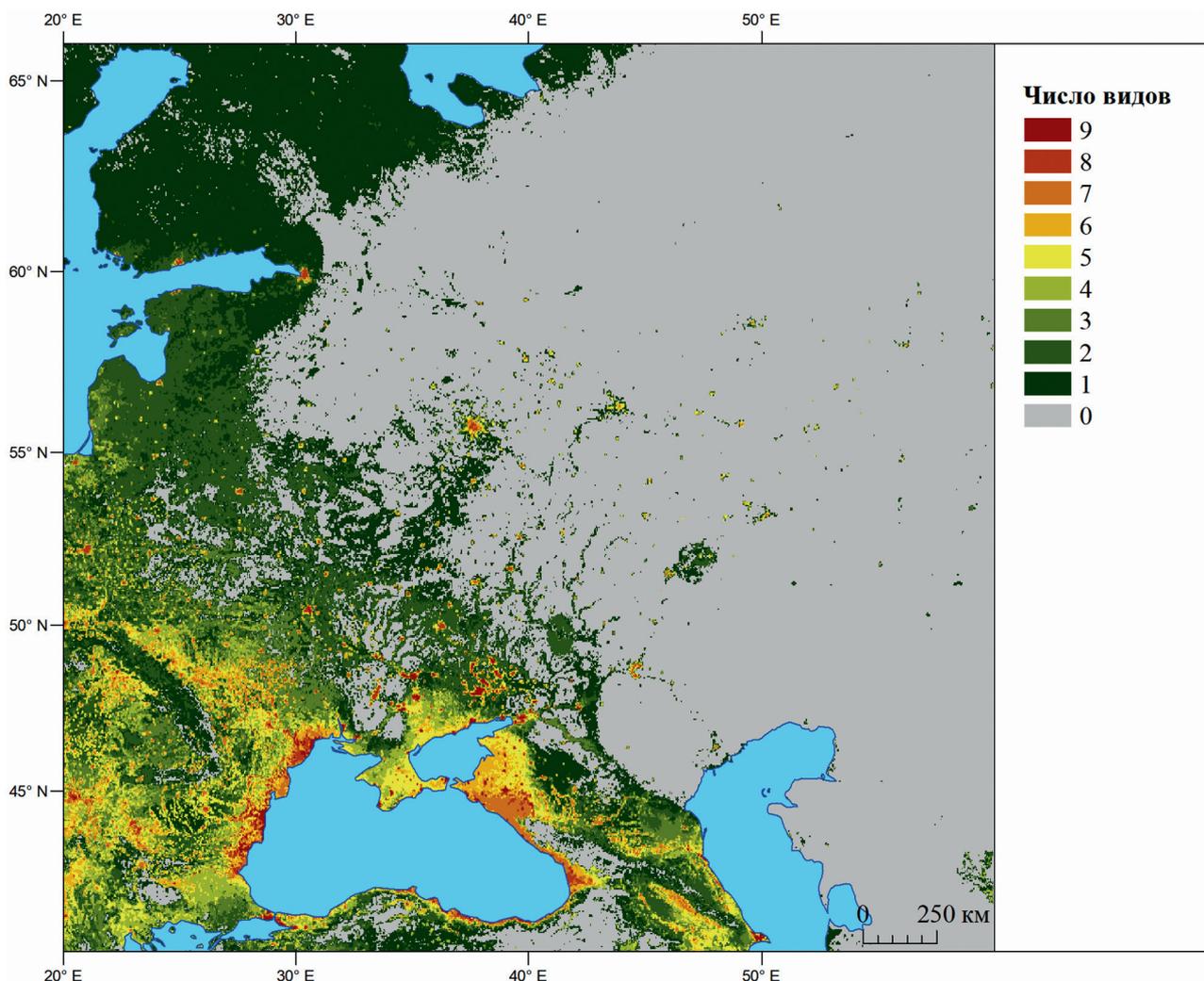


Рис. 2. Пригодность территории для обитания разного числа исследуемых видов.

ности, наибольшее число попарных «совпадений» с другими моллюсками оказалось у *S. vindobonensis*, *M. cartusiana*, *X. derbentina*, *X. krynickii*. Области перекрывания потенциальных ареалов в основном расположены на Кавказе, в Причерноморье, а также на Нижнедунайской низменности и Балканах.

Наименьшая площадь потенциального распространения оказалась у эндемика Крыма и Северного Причерноморья, *B. cylindrica*. Этот вид имеет перекрывающийся ареал с *M. cartusiana* и *X. krynickii*.

На исследуемой территории были выделены участки, пригодные для обитания разного количества видов (рис. 2).

Из рисунка 2 видно, что в районе исследования преобладают участки, пригодные для обитания одного-двух видов моллюсков. Значительная часть такой территории находится на северо-западе региона исследования. Это ареал *A. arbustorum*, который в наименьшей

мере пересекается с ареалами остальных исследуемых видов. Территории, пригодные для обитания максимального числа видов, расположены в Причерноморье, Приазовье, на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской и Нижнедунайской низменности, а также разбросаны в виде небольших по площади участков, приуроченных к землям населенных пунктов. При этом для всех видов восточная часть региона исследования оказалась менее пригодной или вовсе непригодной для обитания.

Обсуждение

Температура и влажность окружающей среды являются ключевыми экологическими факторами для наземных моллюсков [Riddle, 1983; Лихарев, Раммельмейер, 1952]. При изучении разнообразия сообществ моллюсков в широтном градиенте на северо-востоке России показано, что климатические переменные

является главными факторами, влияющими на пригодность территории для обитания наземных моллюсков в бореальной зоне [Horsák et al., 2013].

В настоящем исследовании рассматривается потенциальное распространение южных видов в северном направлении и северо-западного вида (*A. arbustorum*) — в южном. Можно ожидать, что распространение наземных моллюсков из одной климатической зоны в другую в первую очередь лимитировано климатическими условиями. Результаты моделирования указывают, что существенный вклад в прогноз внесли климатические переменные — температура и осадки. Изученные виды моллюсков можно подразделить на три экологические группы в зависимости от их отношения к температуре и влажности среды обитания. В том или ином сочетании во всех наборах предикторов присутствуют переменные, характеризующие исключительно температурные переменные среды (bio1, bio2, bio4). Их вклад превышает вклад всех остальных переменных для всех видов. При этом для северо-западного мезогигрофильного моллюска *A. arbustorum* основной вклад в прогноз внесли переменные, характеризующие колебания температуры, а не среднегодовая температура, как для остальных видов. Большинство изученных моллюсков распространяются из южных регионов и приспособлены к аридным условиям [Крамаренко, 1997; Staikou, 1999; Dittbrenner et al., 2009]. Адаптации ксерофильных и ксеромезофильных моллюсков позволяют им аккумулировать влагу, противостоять высокой инсоляции и перегреву [Staikou et al., 2024]. Можно предположить, что пониженные температуры для таких видов будут иметь негативное влияние. Возможно, это в какой-то степени объясняется наличием криопротекторных соединений в тканях моллюсков, как было показано в исследовании биохимического состава гемолимфы мезофильного моллюска *H. pomatia* в состоянии гибернации [Nicolai et al., 2011]. Интересно, что этот вид, согласно полученному прогнозу, имеет наибольшую площадь потенциального распространения.

Суммарные годовые осадки (bio12) не оказали никакого влияния на распростране-

ние видов. Но переменные, которые отражают соотношение температуры и влажности (bio9, bio18, bio19), оказались важны. Для всех видов, кроме *A. arbustorum*, значимый вклад в прогноз внесла переменная bio18 — осадки самого теплого квартала, что можно объяснить происхождением этих видов из южных климатических зон.

Помимо климатических факторов, в качестве предикторов использовались переменные, характеризующие тип земного покрова. Эти переменные были представлены растровыми бинарными слоями. Данные, которые содержатся в значениях пиксела такого слоя, отражают результат классификации земной поверхности, в которой были учтены основные распознаваемые покрытия земли [Sulla-Menashe et al., 2019]. Оригинальные наименования типов земного покрова [Friedl et al., 2010] не означают буквально тот или иной тип биомов. Так, переменные LU8 и LU9 обозначены в оригинальной классификации как «Woody savanna» и «Savanna», однако точнее эти типы земельного покрова можно обозначить как редколесье (см. табл. 2). Причем территории с этим типом покрова присутствуют в разных климатических зонах. Относительно высокий вклад в большинство моделей внесли переменные, содержащие данные о распределении антропогенно измененных территорий (LU13) и смешанной древесной растительности (LU5). Вклад переменной «смешанный лес» выше у степных видов: их распространение приурочено к отсутствию лесного покрова. Приуроченность виноградной улитки к лесным биотопам тоже отразилась на прогнозе: участки лесных массивов в лесостепи показаны пригодными для обитания вида.

Антропогенно измененные территории пригодны для обитания всех исследуемых вселенцев, что следует обсудить отдельно. Часто по причине неравномерно обследованной территории точки находок, которые используются для моделирования ареала, оказываются сконцентрированы вокруг населенных пунктов, дорог и других подобных объектов [Лисовский и др., 2020]. Однако в настоящем исследовании это обстоятельство было учтено: на этапе подготовки данных

было проведено пространственное разреживание точек. В случае с исследуемыми видами приуроченность к антропогенно измененным территориям, по всей видимости, является экологической особенностью. Известно, что чужеродные виды в первую очередь успешно осваивают урбанизированные ландшафты, которые могут стать плацдармом для дальнейшей экспансии [Cadotte et al., 2017; Marques et al., 2020; Borden, Flory, 2021]. На примере Центральной Европы показано, что малакофауна городов имеет существенный инвазионный компонент [Horsák et al., 2016]. Важно заметить, что все исследуемые виды являются обычными для своих нативных ареалов, о чем давно известно [Geyer, 1927; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978]. В своих естественных ареалах все исследуемые моллюски успешно освоили, помимо природных биотопов, антропогенно измененные территории. Пожалуй, самым известным примером является виноградная улитка. Д. Гейером описаны типичные местообитания вида: сады, парки, кладбища и т.п. Здесь же замечено, что распространение *H. pomatia* в Восточной Европе связано с интродукцией и культивированием вида [Geyer, 1927]. При этом для *H. pomatia* и *C. vindobonensis* показано естественное распространение в Европе из рефугиума последнего ледникового максимума (Last Glacial Maximum) предположительно из юго-восточных Карпат [Korábek et al., 2022]. Однако в нашей работе рассматривается только распространение видов в условиях текущего климата.

Антропохория и приуроченность к антропогенно измененным территориям описаны для *B. cylindrica*, *H. ravergensis*, *M. cartusiana*, *X. derbentina*, *X. krynickii* на территории Украины [Son, 2010; Gural-Sverlova, Gural, 2017, 2022; Zhukov et al., 2019]. Распространение турецкой улитки *H. lucorum* в Центральной и Западной Европе в последнее десятилетие ограничено урбанизированными территориями [Doležal, 2021]. Европейский вид *A. arbustorum* в нативном ареале населяет как равнинные, так и горные территории, при этом моллюск проявляет широкую морфологическую изменчивость [Kleewein, 1999]. Типичные местообитания в Центральной Европе

для этого вида – овраги, луга и другие увлажненные биотопы, преимущественно с крупнолиственной растительностью [Geyer, 1927]. На территории вторичного ареала выявлена приуроченность *A. arbustorum* к антропогенно измененным биотопам и постепенное распространение в населенных пунктах, в том числе в крупных городах [Шиков, 2016; Муханов и Лисицын, 2017; Egorov, 2021].

Зоны перекрытия потенциальных ареалов большей частью включают территории естественных ареалов. В пределах потенциального распространения перекрытие наблюдается на тех же участках, которые наиболее пригодны для обитания большинства исследуемых вселенцев.

Рассматривая регион исследования в целом (см. рис. 2), можно заключить, что чем более континентальный климат на территории, тем для меньшего числа исследуемых видов моллюсков она наиболее пригодна. Это объясняет «серую зону» на карте в восточной ее части. Территории, которые оказались пригодны для обитания всех видов, в основном расположены в Причерноморье, Приазовье, на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской и Нижнедунайской низменностях. Кавказ и Причерноморье характеризуются высоким биоразнообразием, в том числе разнообразием малакофауны [Лихарев, Раммельмейер, 1952; Walther et al., 2014]. Для большинства исследуемых видов эта область входит в нативный ареал, но для *A. arbustorum* и *H. pomatia* — это потенциально пригодная для обитания территория. Кроме того, ввиду приуроченности вселенцев к антропогенным биотопам территории населенных пунктов так же пригодны для обитания большинства исследуемых моллюсков. Так, в северной и северо-восточной части потенциального ареала *H. ravergensis* пригодные для обитания территории разбросаны точно из-за приуроченности к населенным пунктам. Перекрытие потенциальных ареалов между парами исследуемых видов в основном происходит либо в пределах нативных ареалов, либо на территориях, пригодных для обитания всех видов.

В качестве предположения можно отметить, что при заселении исследуемыми вида-

ми антропогенно измененных территорий, в частности территорий населенных пунктов, маловероятен негативный эффект в отношении местной флоры и фауны. Такое предположение обусловлено тем, что вселенцы, по всей видимости, заполняют некий «вакуум» в нарушенных экосистемах [Алимов, Богуцкая, 2004]. Распространение же этих видов в естественные экосистемы определяется еще и биотическими факторами. По этой причине можно предложить более строгий контроль за потенциальными инвайдерами на территориях, показанных в данной работе как наиболее пригодных для их экспансии. При этом оценка потенциального влияния на нативную биоту видов-вселенцев требует дополнительного исследования.

Заключение

Все исследуемые виды наземных моллюсков имеют потенциал для дальнейшей экспансии на новые территории в условиях текущего климата. Результаты моделирования подтвердили роль климата в распространении чужеродных наземных моллюсков. В восточной части региона исследования текущие климатические условия не подходят для обитания рассматриваемых видов. Приуроченность моллюсков-вселенцев к антропогенным биотопам достаточно ясно отрази-

лась в результатах моделирования. Но важно отметить, что, хотя территории населенных пунктов могут служить плацдармами для дальнейшей инвазии, распространение вида в естественные экосистемы на территории, не имеющей подходящих климатических условий, маловероятно.

Финансирование работы

Сбор, анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств автора.

Благодарности

Автор выражает благодарность П.В. Кияшко за возможность работы с коллекцией Зоологического института РАН, Е.В. Шикова и А.В. Сысоева за предоставленные данные, а также А.Г. Хомутовской за помощь в определении координат точек находок некоторых видов.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Приложение

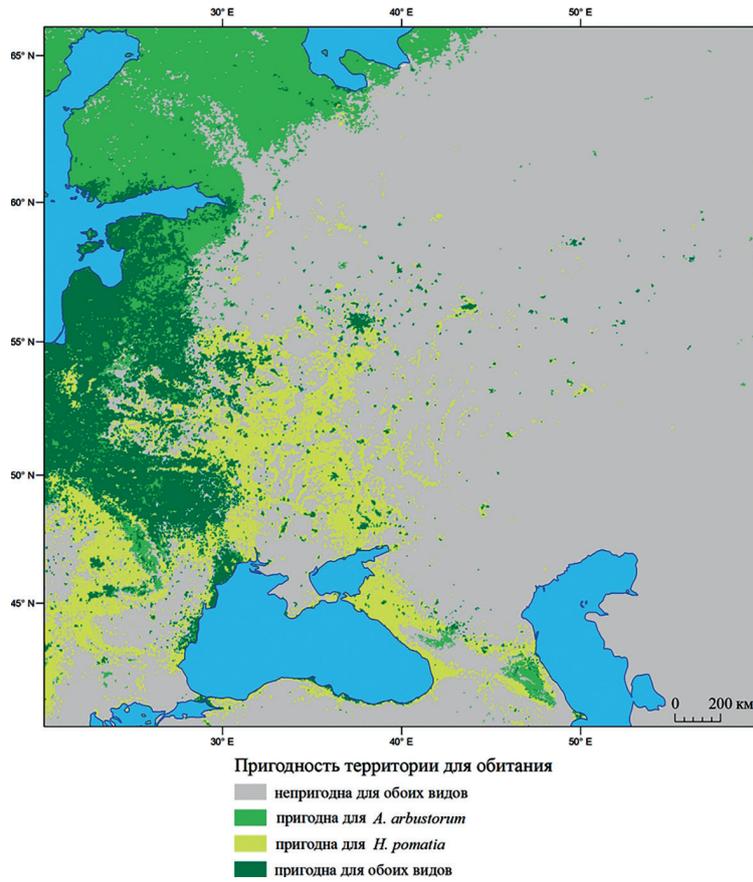


Рис. П1. Перекрывание потенциальных ареалов *H. pomatia* и *A. arbustorum*.

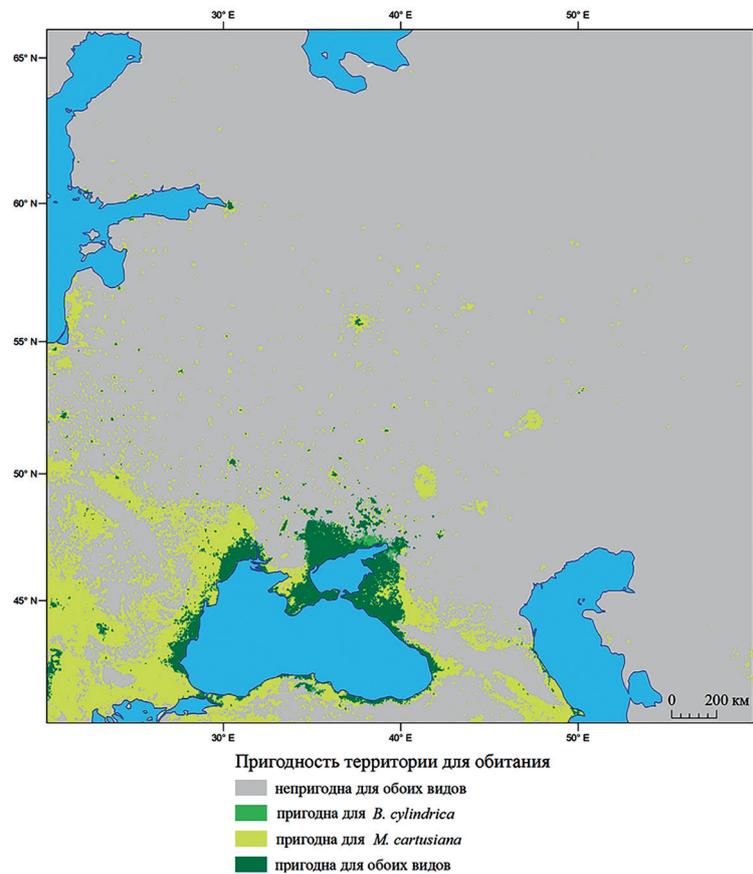


Рис. П2. Перекрывание потенциальных ареалов *B. cylindrica* и *M. cartusiana*.

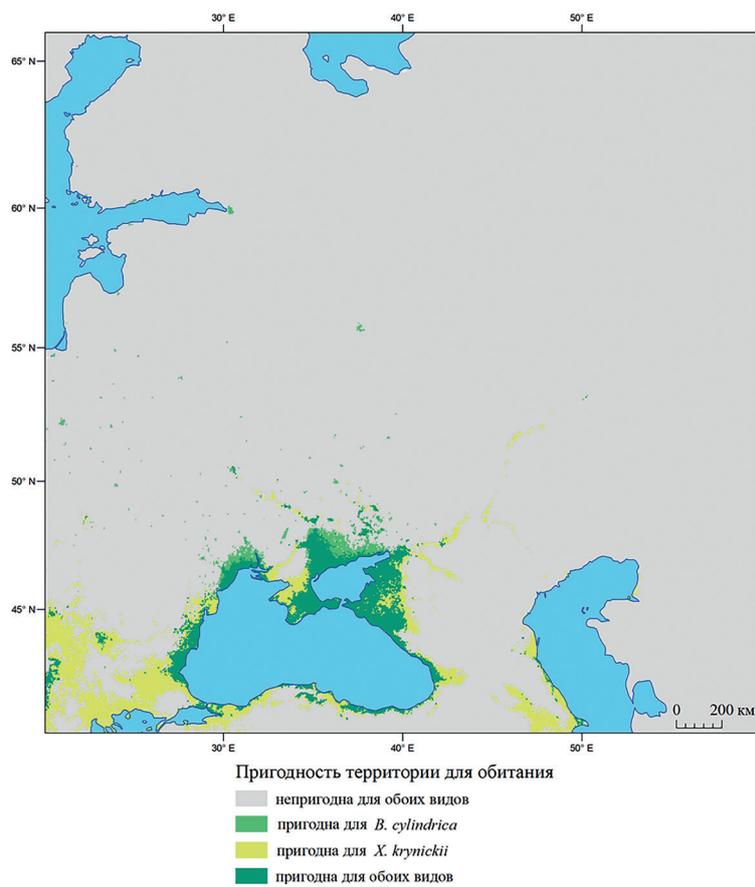


Рис. П3. Перекрывание потенциальных ареалов *B. cylindrica* и *X. krynickii*.

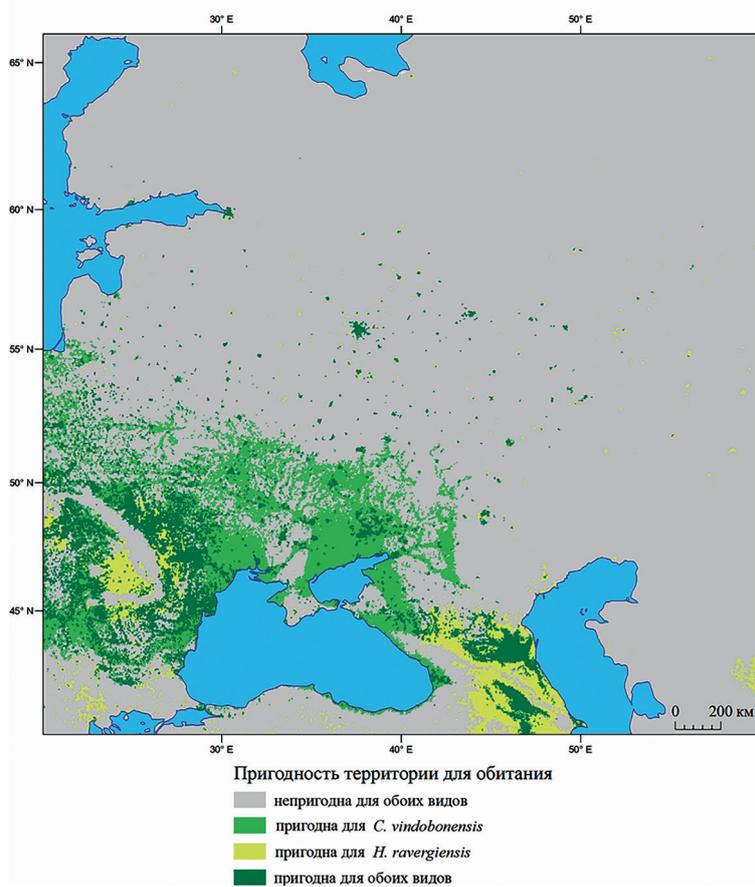


Рис. П4. Перекрывание потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *H. raveriensis*.

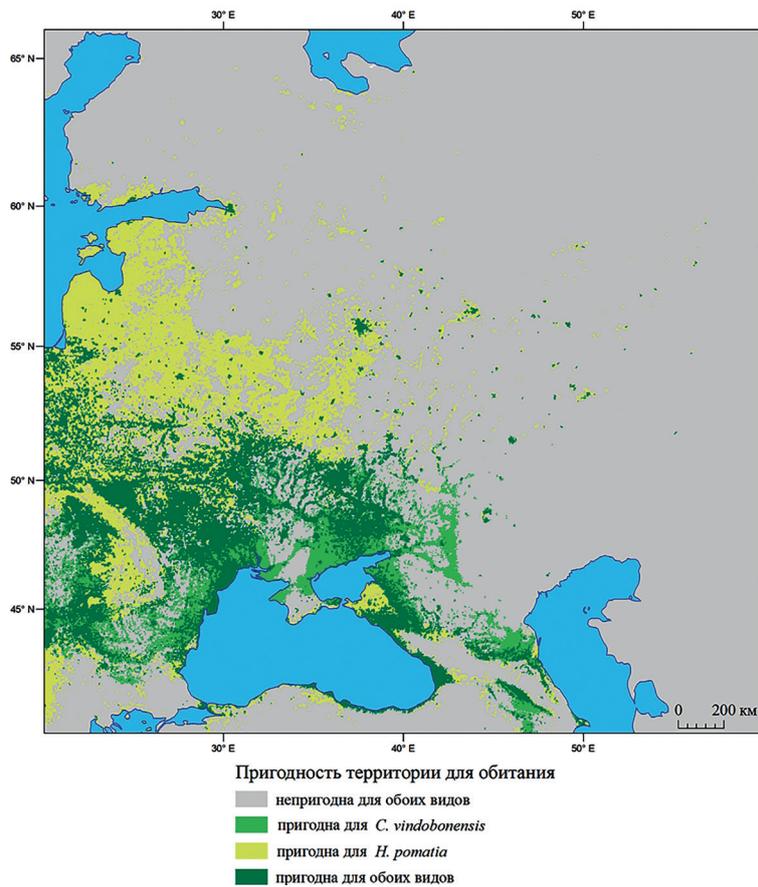


Рис. П5. Перекрытие потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *H. pomatia*.

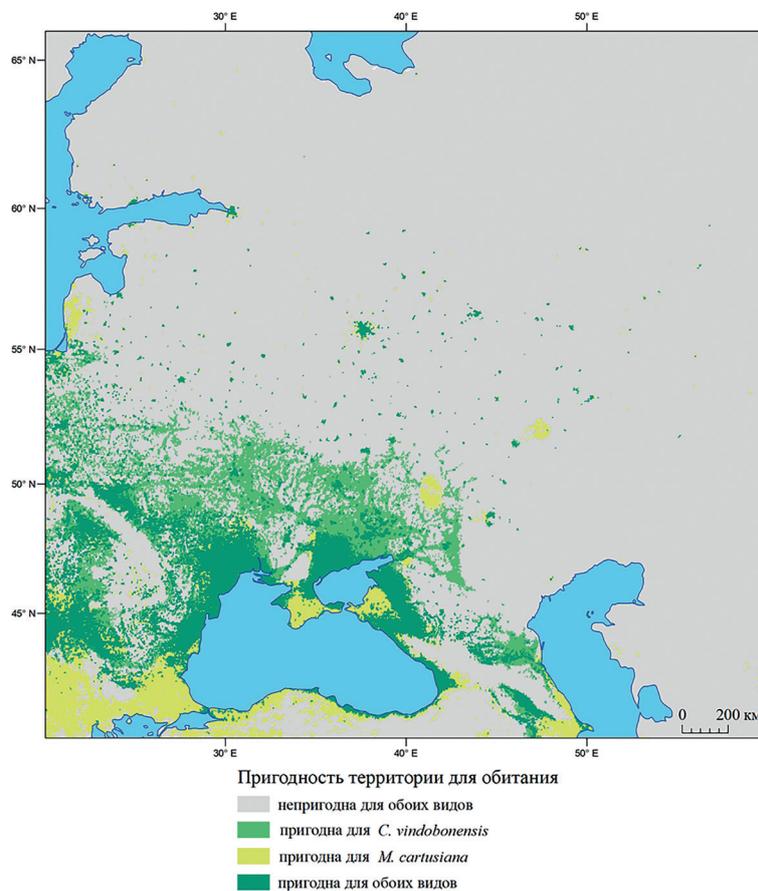


Рис. П6. Перекрытие потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *M. cartusiana*.

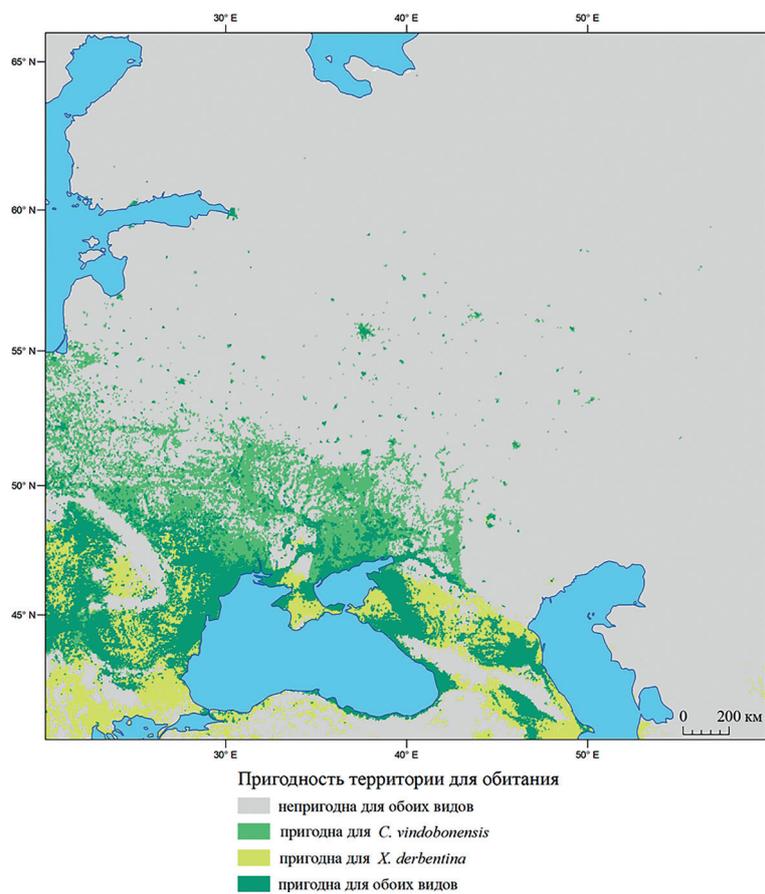


Рис. П7. Перекрытие потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *X. derbentina*.

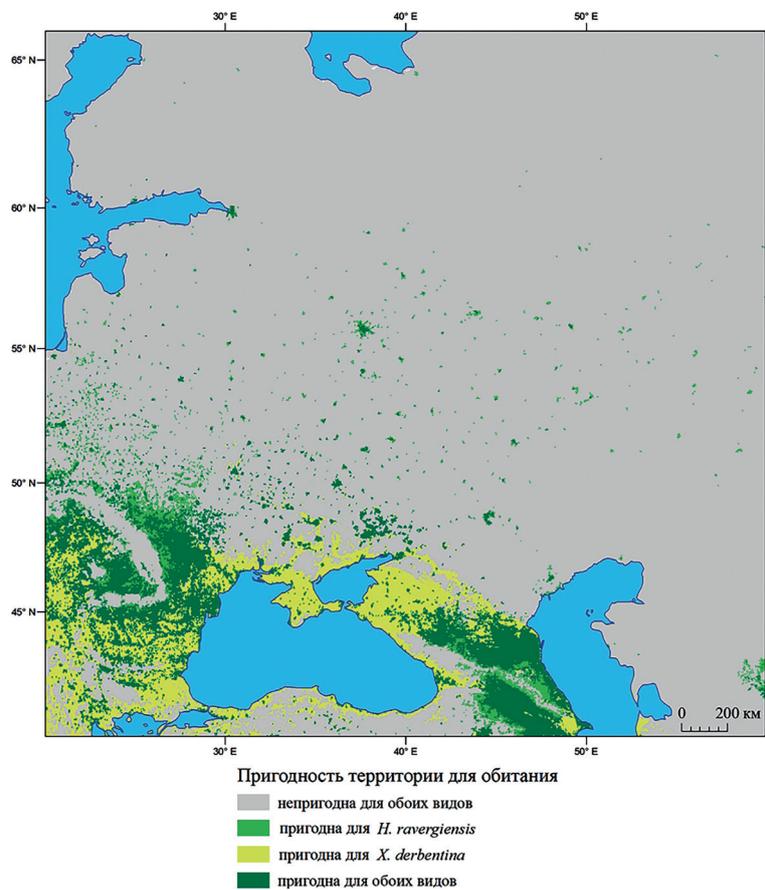


Рис. П8. Перекрытие потенциальных ареалов *H. ravergiensis* и *X. derbentina*.

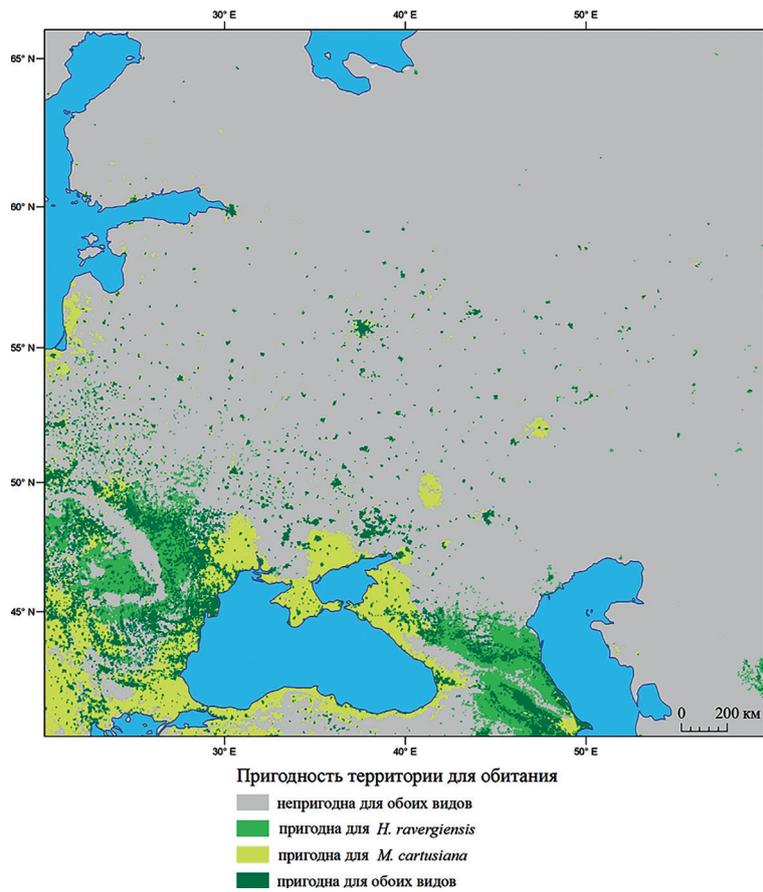


Рис. П9. Перекрытие потенциальных ареалов *H. ravergensis* и *M. cartusiana*.

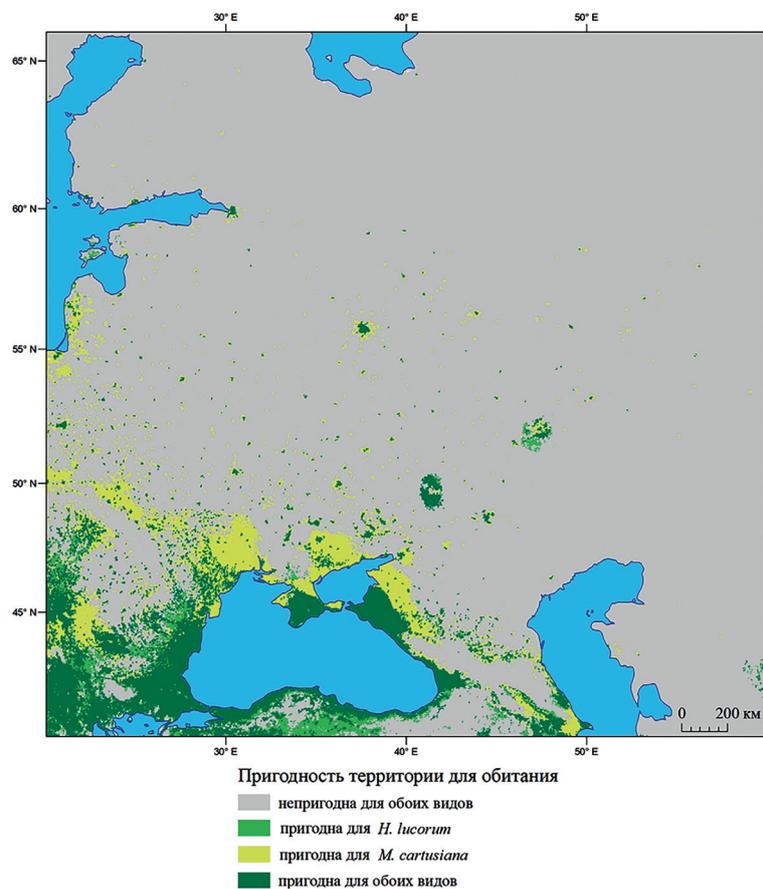


Рис. П10. Перекрытие потенциальных ареалов *M. cartusiana* и *H. lucorum*.

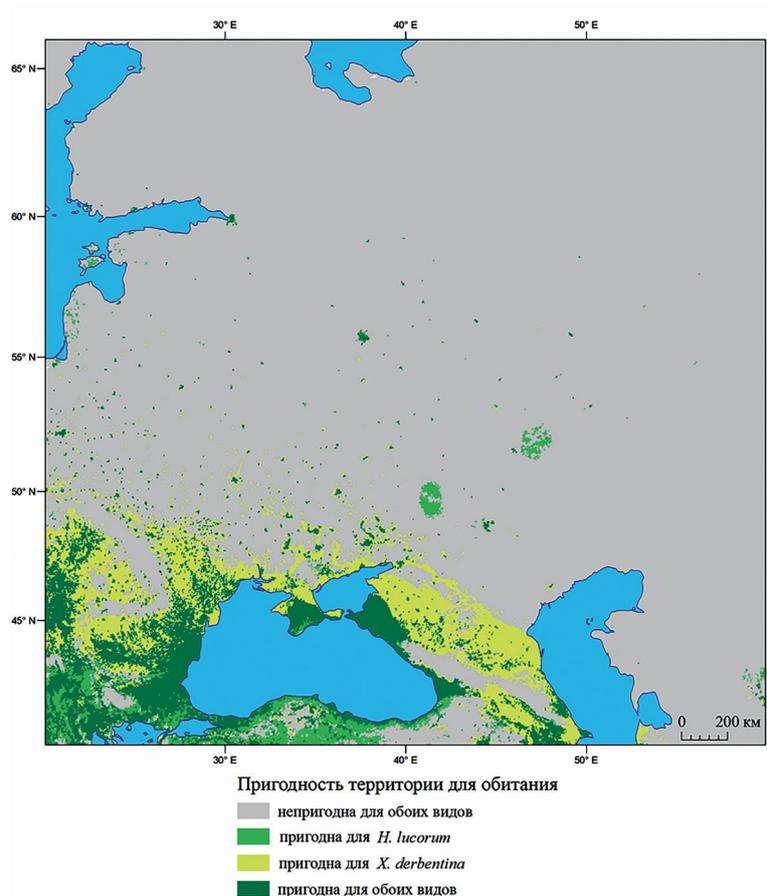


Рис. П11. Перекрывание потенциальных ареалов *X. derbentina* и *H. lucorum*.

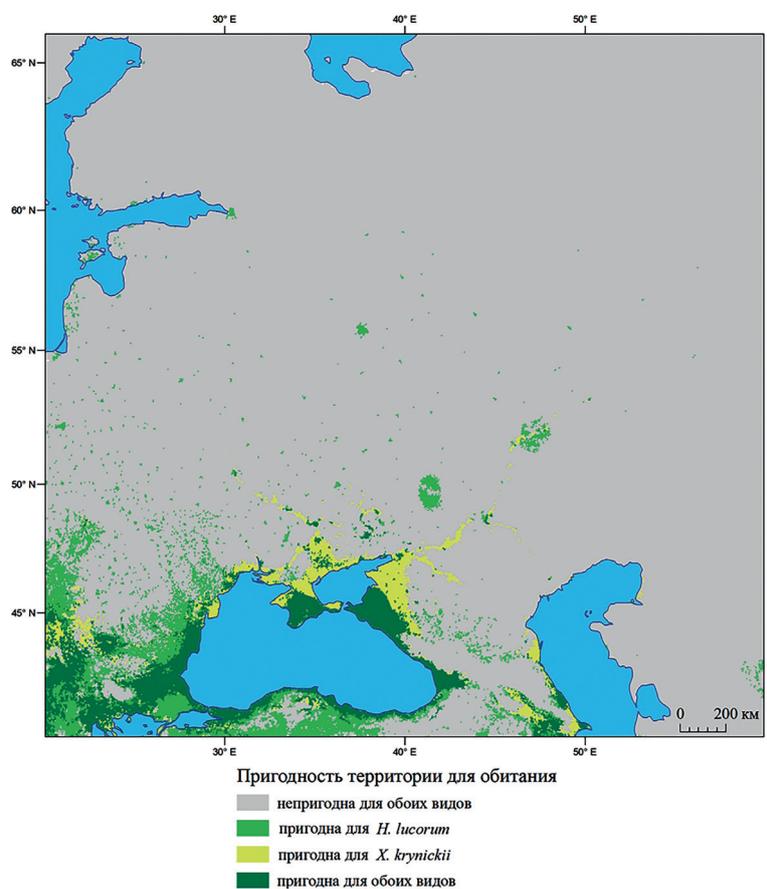


Рис. П12. Перекрывание потенциальных ареалов *X. krynickii* и *H. lucorum*.

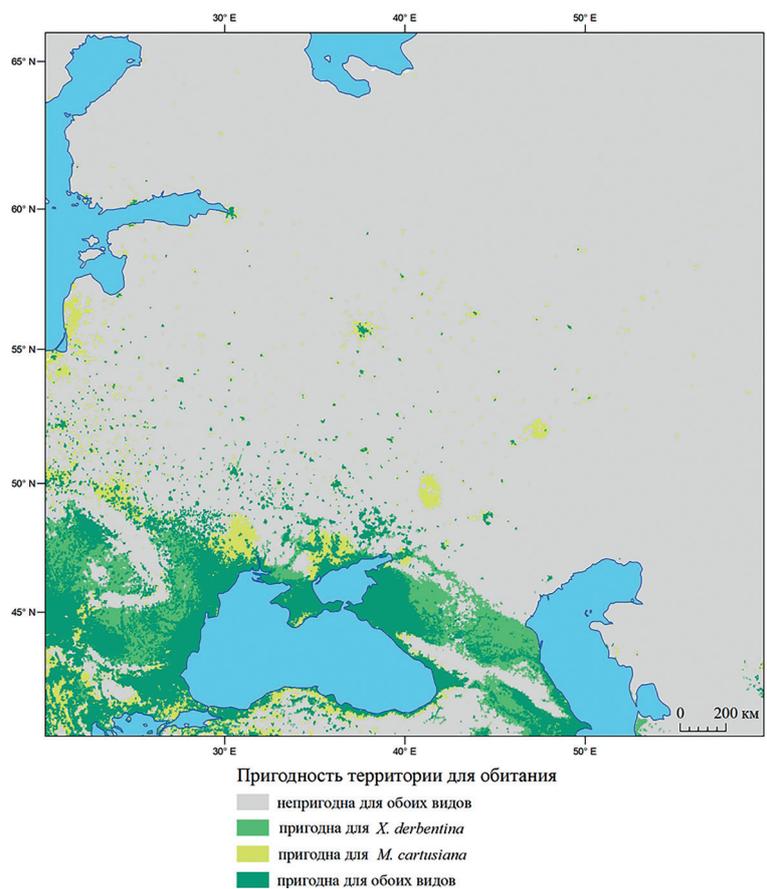


Рис. П13. Перекрывание потенциальных ареалов *M. cartusiana* и *X. derbentina*.

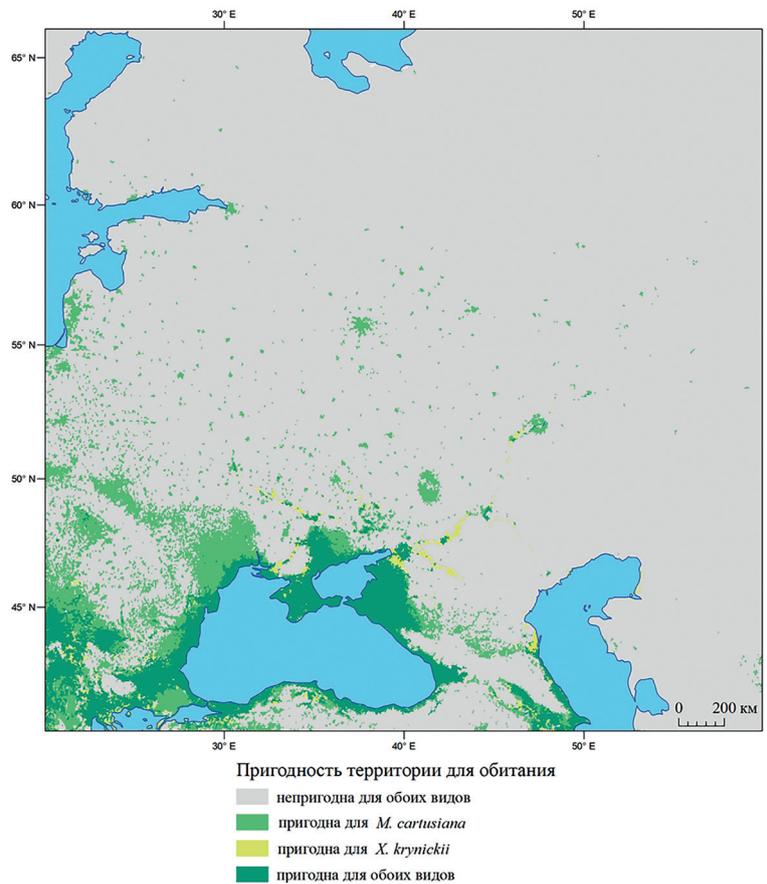


Рис. П14. Перекрывание потенциальных ареалов *M. cartusiana* и *X. krynickii*.

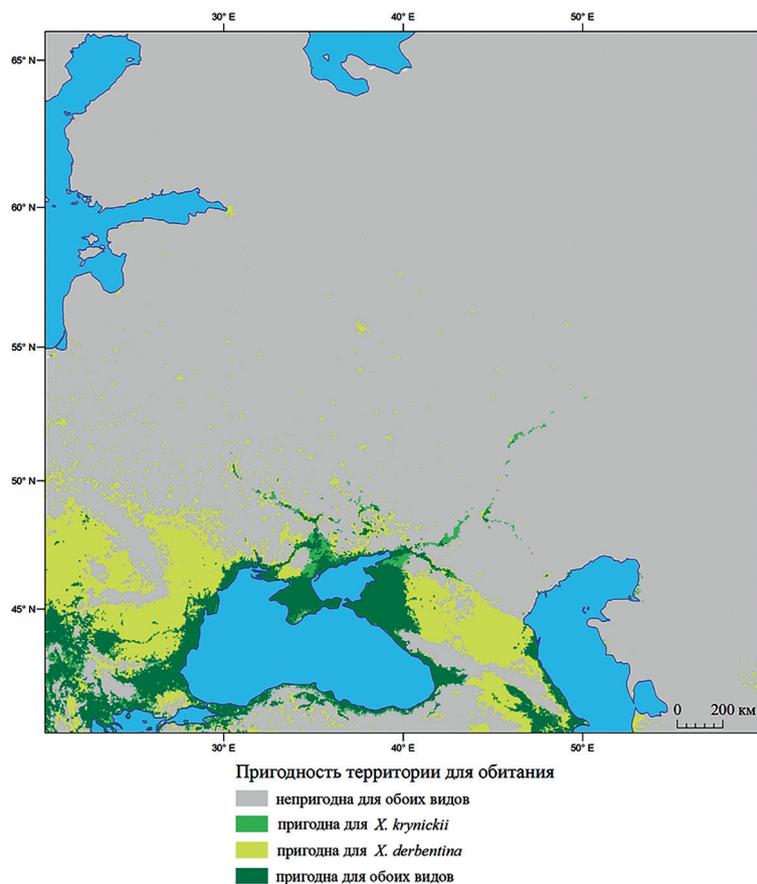


Рис. П15. Перекрытие потенциальных ареалов *X. derbentina* и *X. krynickii*.

Литература

- Адамова В.В., Снегин Э.А., Украинский П.А. Морфометрическая и генетическая изменчивость популяций моллюска-вселенца *Xeropicta derbentina* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2019. Т. 29, № 3. С. 149–160.
- Алексанов В.В., Рулёва О.А., Галемина И.Е. Кадастр наземных моллюсков города Калуги // Исследования биологического разнообразия Калужской области. Серия: Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области. Тамбов: ТПС, 2019. Вып. 4. С. 73–95.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: КМК, 2004. 436 с.
- Балашёв И.А., Байдашников А. А. Наземные моллюски (Gastropoda) Винницкой области (Украина) и их биотопическая приуроченность // *Вестник зоологии*. 2012. Т. 46, № 1. С. 19–28.
- Балашёв И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) лесостепного Приднепровья и их фитоценотическая приуроченность // *Вестник зоологии*. 2010. Т. 44, № 4. С. 309–316.
- Балашёв И.А., Байдашников А.А., Романов Г.А., Гураль-Сверлова Н.В. Наземные моллюски Хмельницкой области (Подольская возвышенность, Украина) // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92, № 2. С. 154–166. <https://doi.org/10.7868/S0044513413020037>
- Вычалковская Н.В. Распределение и внутривидовая изменчивость крымского эндемичного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала // *Вестник зоологии*. 2008. Т. 43, № 3. С. 229–235.
- Гураль-Сверлова Н.В., Бусел В.А., Гураль Р.И. Видовой состав наземных моллюсков Запорожской области и влияние на него антропохории // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*. 2018. Т. 28, № 3. С. 101–112.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Каталог колекції наземних моллюсків Державного природознавчого музею НАН України 2020 (електронне видання). Львів, 2020. 227 с.
- Гураль-Сверлова Н.В., Тимошенко Е.Г. *Oxychilus koutaisanus mingrelicus* (Zonitidae) и *Stenomphalia ravergiensis* (Hygromiidae) – кавказские виды наземных моллюсков на юго-востоке Украины // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2012. Т. 22, № 2. С. 135–140.
- Земоглядчук К.В. Чужеродные виды наземных моллюсков (Mollusca: Gastrododa: Stylommatophora) в фауне Беларуси // *Вестник БарГУ. Серия: Биологические науки. Сельскохозяйственные науки*. 2020. Т. 8. С. 34–45.
- Коваленко Д.В. Временная динамика численности популяций моллюсков в технозомах Никопольского марганцеворудного бассейна // *Биоресурсы и приро-*

- допользование. 2019. Т. 1, №1–2. С. 51–58. <https://doi.org/10.31548/bio2019.01.006>
- Коцур В.М. Биотопическое распределение наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda) г. Витебска // *Вестник ВДУ*. 2013. № 6 (78), С. 60–65.
- Коцур В.М. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) сероольховых лесов Белорусского Поозерья // *Вестник МДПУ імя І.П. Шамякіна*. 2015. Т. 2, № 46. С. 26–32.
- Крамаренко С.С. Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхиологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) // *Журнал общей биологии*. 1997. Т. 58, № 1. С. 94–101.
- Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Наземная малакофауна (Gastropoda, Pulmonata) Николаевской области // *Вестник зоологии*. 2001. Т. 35, № 2. С. 75–78.
- Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // *Журнал общей биологии*. 2020. Т. 81, № 2. С. 123–134. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020037>
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. Вып. 43. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 1952. 513 с.
- Муханов А.В., Лисицын П.А. Новые данные о распространении двух чужеродных видов наземных моллюсков семейства Helicidae в европейской части России // *Российский журнал биологических инвазий*. 2017. Т. 10. С. 72–79.
- Островский А. М. К изучению современных и ископаемых моллюсков Гомельщины // *Золотой век российской малакологии: сб. тр. Всерос. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. Виктора Николаевича Шиманского / ред. И.С. Барсков [и др.]*. М.: ПИН РАН им. А.А. Борисяка; Саратов: СГТУ им. Ю.А. Гагарина, 2016. С. 295–302.
- Рабчук В.П., Земоглядчук К.В. Первая для Беларуси находка наземного вида моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2011. Т. 21, № 2. С. 95–96.
- Сачкова Ю.В. Исследование наземных моллюсков на Самарской Луке // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. Самарская Лука, 2009. Т. 18, № 3. С. 138–145.
- Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Сезонная динамика размерно-возрастной структуры интродуцированной популяции наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* во Львові // *Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. Фальцфейнівські читання, Херсон: ПП Вишемирський, 2007. С. 293–295.*
- Снегин Э.А., Адамова В.В., Сычев А.А. Морфогенетическая изменчивость нативных и адвентивных популяций моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2017. Т. 27, № 3. С. 119–132.
- Снегин Э.А., Артемчук О.Ю. Генетическая структура популяций *Helix pomatia* L. (Mollusca, Pulmonata) юго-восточной и восточной части ареала // *Генетика*. 2017. № 3. С. 334–344. <https://doi.org/10.7868/S0016675817030122>
- Стойко Т.Г., Булавкина О.В. Материалы по фауне наземных моллюсков Пензенской области (часть II) // *Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского*. 2008. № 10 (14). С. 66–71.
- Хайленко Е.В. Состояние изученности малакофауны природного заповедника «Мыс Мартьян» // *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян»*. 2018. № 9. С. 155–156.
- Шиков Е.В. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнины // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2016. Т. 26, № 3–4. С. 153–164.
- Шиков Е.В. Первое обнаружение *Caucasotachea vindobonensis* (Ferussac, 1821) (Mollusca, Gastropoda, Helicidae) на Южном Урале. Концепции, инструменты и технологии развития современной науки техники: мат. XI Всероссийской научно-практической конференции, г. Ставрополь, 4 мая 2023 г. Серия: Естественно-научные исследования. Ставрополь: ПАРАГРАФ, 2023. С. 65–66.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, № 6. Л.: Наука, 1978. 384 с.
- Adamova V.V. Genetic variation in non-indigenous populations of the land snails *Harmozica ravergiensis* and *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda: Stylommatophora) in the south of the Central Russian Upland (Eastern Europe) // *Molluscan Research*. 2021. Vol. 41, Iss. 2. P. 172–182. 1–11. <https://doi.org/10.1080/13235818.2021.1892474>
- Adamova V.V., Orlov M.A., Sheludkov A.V. Land snails *Brephulopsis cylindrica* and *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Stylommatophora): case study of invasive species distribution modelling // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2022a. Vol. 22, No 3. P. 121–136.
- Adamova V.V., Ukrainskiy P.A., Krymskaya O.V. Demographic and spatial structure at the stage of expansion in the populations of some alien land snails in Belgorod city (Central Russian Upland) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2022b. Vol. 32, No 1. P. 21–39. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(1\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(1).3)
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. Vol. 38, No. 5. P. 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L. Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France // *Diversity and Distributions*. 2005. Vol. 11, No 6. P. 539–547.
- Balashov I., Kramarenko S., Shyriaieva D., Vasyliuk O. Invasion of a Crimean land snail *Brephulopsis cylindrica* into protected relict steppic hilltops (tovtrs) in Western Ukraine: a threat to native biodiversity? // *Journal of Conchology*. 2018a. Vol. 43, No 1. P. 59–69.
- Balashov I., Shvydka Z., Vasyliuk O., Marushchak O., Shyriaieva D., Oskyrko O. The first record of an invasive Caucasian land snail *Harmozica ravergiensis* in Central Ukraine (Stylommatophora, Hygromiidae) // *Ruthenica,*

- Russian Malacological Journal. 2018b. Vol. 28, No 1. P. 43–45.
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013. Vol. 12. P. 62–69.
- Bivand R., Keitt T., Rowlingson B. rgdal: Bindings for the «Geospatial» Data Abstraction Library. 2022. Available online: URL <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal> (Accessed on 27.08.2024).
- Bivand R., Pebesma E., Gomez-Rubio V. Applied spatial data analysis with R. 2013. Second edition. NY: Springer. Available online: URL <https://asdar-book.org/>
- Bivand R., Rundel C. rgeos: Interface to Geometry Engine — Open Source ('GEOS'). URL: <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>. 2021. Available online: URL <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos> (Accessed on 27.08.2024).
- Bondareva O., Genelt-Yanovskiy E., Abramson N. Cope snail *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Helicidae) in the Baltic Sea region: Invasion or range extension? Insights from phylogeographic analysis and climate niche modeling // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2020. Vol. 58, No. 1. P. 221–229. <https://doi.org/10.1111/jzs.12350>
- Borden J.B., Flory S.L. Urban evolution of invasive species // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2021. Vol. 19, No. 3. P. 184–191. <https://doi.org/10.1002/fee.2295>
- Cadotte M.W., Yasui S.L.E., Livingstone S., MacIvor J.S. Are urban systems beneficial, detrimental, or indifferent for biological invasion? // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19, No. 12. P. 3489–3503. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1586-y>
- De Mattia W. *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Gastropoda, Hygromiidae) in Italy and along the Croatian coast, with notes on its systematics and nomenclature // *Basteria*. 2007. Vol. 71. P. 1–12.
- De Mattia W., Pešić V. *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) goes west: the first record of *X. krynickii* (Krynicky, 1833) for Montenegro, with a description of its shell and genital morphology, and an additional record of *X. derbentina* (Krynicky, 1836) for Italy // *Ecologica Montenegrina*. 2014. Vol. 1, No. 4. P. 193–200.
- Di Lellis M.A., Seifan M., Troschinski S., Mazzia C., Capowiez Y., Triebkorn R., Köhler H.-R. Solar radiation stress in climbing snails: behavioural and intrinsic features define the Hsp70 level in natural populations of *Xeropicta derbentina* (Pulmonata) // *Cell Stress and Chaperones*. 2012. Vol. 17, No. 6. P. 717–727. <https://doi.org/10.1007/s12192-012-0344-4>.
- Dittbrenner N., Lazzara R., Köhler H.-R., Mazzia C., Capowiez Y., Triebkorn R. Heat tolerance in Mediterranean land snails: histopathology after exposure to different temperature regimes // *Journal of Molluscan Studies*. 2009. Vol. 75, No. 1. P. 9–18. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyn033>
- Doležal J. Non-native *Helix lucorum* Linnaeus, 1758 (Gastropoda: Eupulmonata: Helicidae) after twelve years in Prague, Czech Republic // *Folia Malacologica*. 2021. T. 29, No 2. P. 117–120. <https://doi.org/10.12657/folmal.029.012>
- Egorov R. Distribution of the introduced cope snail *Arianta arbustorum* (Linne 1758) in European Russia // *Rankweil*. 2021. Vol. 28. P. 73–87.
- Egorov R. *Helix pomatia* Linnaeus, 1758: the history of its introduction and recent distribution in European Russia // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2015. Vol. 14. P. 91–101.
- Egorov R. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia // *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft*. 2018. Vol. 25. P. 79–102.
- Estonian Naturalists' Society. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/bmk3ab> (Accessed on 10.06.2024).
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. Vol. 37, No. 12. P. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Friedl M.A., Sulla-Menashe D., Tan B., Schneider A., Ramankutty N., Sibley A., Huang X. MODIS Collection 5 global land cover: Algorithm refinements and characterization of new datasets // *Remote Sensing of Environment*. 2010. Vol. 114, No. 1. P. 168–182. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.08.016>
- Garcia E., Villaronga J. A. Museu de Ciències Naturals de Barcelona: MCNB-Malac. Museu de Ciències Naturals de Barcelona. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/pnkuwh> (Accessed on 10.06.2024).
- Geyer D. Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken: Einführung in die Molluskenfauna Deutschlands. Stuttgart: K.G. Lutz' Verlag, 1927. 224 p.
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological modelling*. 2000. Vol. 135, No 2-3. P. 147–186.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. (2017) *Habitat Suitability and Distribution Models*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2017.
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. Expansion of the ranges of land mollusks of the genus *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) in Ukraine // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2017. Vol. 8, No. 3. P. 212–217. <https://doi.org/10.1134/S2075111717030043>
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. *Monacha claustralis* and *M. cartusiana* (Gastropoda, Hygromiidae), two cryptic species of anthropochorous land molluscs in Western Ukraine // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2022. Vol. 32, No 2. P. 69–80. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(2\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(2).3)
- Hårsaker K., Aspaas A.M., Dolmen D., Ekrem T., Stur E., Ødegaard F., Aagaard K., Finstad A.G. Terrestrial and limnic invertebrates systematic collection, NTNU University Museum. Norwegian University of Science and Technology. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/fsreqb> (Accessed on 10.06.2024).
- Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-9. 2022. Available online: URL <https://CRAN.R-project.org/package=dismo> Accessed on 27.08.2024.

- Horsák M., Čejka T., Juříčková L., Wiese V., Horsáková V., Lososová Z. Drivers of Central European urban land snail faunas: the role of climate and local species pool in the representation of native and non-native species // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18, No 12. P. 3547–3560. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1247-6>
- Horsák M., Chytrý M., Axmanová I. Exceptionally poor land snail fauna of central Yakutia (NE Russia): climatic and habitat determinants of species richness // *Polar Biology*. 2013. Vol. 36, No. 2. P. 185–191. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1249-5>
- Kleewein D. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) // *Journal of Molluscan Studies*. 1999. Vol. 65, No. 3. P. 303–315.
- Korábek O., Adamcová T., Pročków M., Petrussek A., Hausdorf B., Juříčková L. In both directions: Expansions of European land snails to the north and south from glacial refugia // *Journal of Biogeography*. 2022. Vol. 50, Iss. 4. P. 654–668. <https://doi.org/10.1111/jbi.14531>
- Kramarenko S.S. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach // *Folia Malacologica*. 2016. Vol. 24. P. 111–177. <https://doi.org/10.12657/folmal.024.008>
- Kramarenko S.S., Dovgal I.V. Spatial variation of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae): a fractal approach // *Vestnik Zoologii*. 2014. Vol. 48, N 5. C. 433–440.
- Kurina O. Estonian University of Life Sciences Institute of Agricultural and Environmental Sciences Entomological Collection. Estonian University of Life Sciences. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/qn6223> (Accessed on 10.06.2024).
- Liljebblad J. Artportalen (Swedish Species Observation System). Version 92.370. SLU Artdatabanken. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/kllkyl> (Accessed on 10.06.2024).
- Liu C., Newell G., White M. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No. 1. P. 337–348. <https://doi.org/10.1002/ece3.1878>
- Marques S.P., Manna R. L., Frauendorf C.T., Zandonà E., Mazzoni R., El-Sabaawi R. Urbanization can increase the invasive potential of alien species // *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, No. 10. P. 2345–2355. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13293>
- Naimi B., Araújo M.B. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling // *Ecography*. 2016. Vol. 39, No. 4. P. 368–375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>
- Naimi B., Hamm N.A.S., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? // *Ecography*. 2014. Vol. 37, No. 2. P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Nicolai A., Filser J., Lenz R., Bertrand C., Charrier M. Adjustment of metabolite composition in the haemolymph to seasonal variations in the land snail *Helix pomatia* // *Journal of Comparative Physiology B*. 2011. Vol. 181. P. 457–466. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0539-x>
- Ostrovsky A.M. First records of an invasive Caucasian land snail *Harmozica ravergiensis* (Férussac, 1835) (Gastropoda: Stylommatophora: Hygromiidae) in Belarus // *Folia Malacologica*. 2022. Vol. 30, No 4. P. 246–250. <https://doi.org/10.12657/folmal.030.026>
- Pauwels O., Samyn Y., Vandenberghe T. RBINS DaRWIn. Royal Belgian Institute of Natural Sciences. 2021. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/qxy4mc> (Accessed on 10.06.2024).
- Pebesma E.J., Bivand R.S. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2). 2005. Available online: URL <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/> (Accessed on 10.06.2024).
- Petrosyan, V., Osipov, F., Feniova, I., Dergunova, N., Warshavsky, A., Khlyap, L., Dzialowski, A. (2023) The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling. *NeoBiota*, 82: 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Pěkníková J., Berchová-Bímová K. Application of species distribution models for protected areas threatened by invasive plants // *Journal for Nature Conservation*. 2016. Vol. 34. P. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.08.004>
- Petsch D.K., Ribas L.G. dos S., Mantovano T., Pulzatto M.M., Alves A.T., Pinha G.D., Thomaz S.M. Invasive potential of golden and zebra mussels in present and future climatic scenarios in the new world // *Hydrobiologia*. 2020. Vol. 848. P. 2319–2330. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04412-w>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021. Available online: URL <https://www.R-project.org/> (Accessed on 27.08.2024).
- Reshetnikova N., Kudryavtseva E., Petrash E., Lapin A. Collections of Bioclass, school #179, Moscow. Version 1.5. Lomonosov Moscow State University. 2020. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/4f0bmt> (Accessed on 27.08.2024).
- Riddle W.A. Physiological ecology of land snails and slugs // In *Ecology, Mollusca*; W.D. Russell-Hunter Ed.; N.Y.: Academic Press, 1983. Vol. 6. P. 431–452.
- SLU Artdatabanken. Artportalen. Version 92.397. Occurrence dataset. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/kllkyl> (Accessed on 27.08.2024).
- Son M.O. Alien mollusks within the territory of Ukraine: Sources and directions of invasions // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. P. 37–44 (2010). <https://doi.org/10.1134/S207511171001008X>
- Srivastava V., Lafond V., Griess V.C. Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management // *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2019. Vol. 14, No. 20. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914020> (Accessed on 27.08.2024).
- Staikou A., Sagonas K., Spanoudi O., Savvidou K., Nazli Z., Feidantsis K., Michaelidis B. Activities of antioxidant en-

- zymes and Hsp levels in response to elevated temperature in land snail species with varied latitudinal distribution // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2024. Vol. 269. 110908. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2023.110908>
- Staikou A.E. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis* // *Journal of Molluscan Studies*. 1999. Vol. 65, No 2. P. 171–184.
- Sulla-Menashe D., Gray J.M., Abercrombie S.P., Friedl M.A. Hierarchical mapping of annual global land cover 2001 to present: The MODIS Collection 6 Land Cover product // *Remote Sensing of Environment*. 2019. Vol. 222. P. 183–194. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.12.013>
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32, No 3. P. 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Troschinski S., Di Lellis M.A., Sereda S., Hauße T., Wilke T., Triebkorn R., Köhler H.-R. Intraspecific Variation in Cellular and Biochemical Heat Response Strategies of Mediterranean *Xeropicta derbentina* [Pulmonata, Hygromiidae] // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, No. 1. e86613. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086613>
- Uden D.R., Allen C.R., Angeler D.G., Corral L., Fricke K.A. Adaptive invasive species distribution models: a framework for modeling incipient invasions // *Biological Invasions*. 2015. Vol. 17, No. 10. P. 2831–2850. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0914-3>
- Wagner A., Bertrand A. Première observation de l'Hélicelle des Balkans, *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Mollusca, Gastropoda, Geomitridae) en Alsace (France, Grand Est, Bas-Rhin) // *Folia Conchyliologica*. 2021. Vol. 66. P. 73–76.
- Walther F., Kijashko P., Harutyunova L., Mumladze L., Neiber M.T., Hausdorf B. Biogeography of the land snails of the Caucasus region // *Tentacle*. 2014. Vol. 22. P. 3–5.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. Vol. 62, No. 11. P. 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Zhukov O.V., Kovalenko D.V., Kramarenko S.S., Kramarenko A.S. Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Stylommatophora, Enidae) in technosols // *Biosystems Diversity*. 2019. Vol. 27, No 1. C. 62–68. <https://doi.org/10.15421/011910>

MODELING THE POTENTIAL SPREAD OF ALIEN TERRESTRIAL SNAILS IN EASTERN EUROPE

© 2024 Adamova V.V.

Belgorod National Research University, Belgorod, 308015 Russia
e-mail: valeriavladislavna@gmail.com

The paper presents a prediction of the spread of nine alien land snail species (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) in the European part of Russia and adjacent territories. Climate variables, land use type and extended vegetation index were selected as predictors. The potential spread of each species was modeled. The habitat suitability for different numbers of alien species was identified on the study area. An analysis of the potential ranges overlap has shown which species can co-colonize new territories for them. In general, the most favorable habitat conditions for the studied species are determined in the Black Sea region, the Azov region, the Caucasus, the Podolsk Upland, the Middle Danube and Lower Danube lowlands. The association of alien land snail species with modified landscapes by man impact has been confirmed.

Key words: potential habitat; sdm; ecological modeling; European territory of Russia.

ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭПИБИОНТНЫХ СООБЩЕСТВ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО КАМЧАТСКОГО КРАБА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2024 Дворецкий А.Г.*, Дворецкий В.Г.**

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183038
e-mail: *ag-dvoretsky@yandex.ru, **v-dvoretsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.10.2024; после доработки 30.12.2024; принята к публикации 14.01.2025

Представлены результаты сравнительного анализа эпибионтных сообществ интродуцированного камчатского Баренцева моря по данным многолетних исследований, выполненных на акватории губы Дальнезеленецкая. Отмечено повышение видового богатства в два раза в период с 2004 по 2013 г. Отмечен рост экстенсивности и средней интенсивности заселения хозяев. Повышение индексов био-разнообразия обусловлено расширением видового состава симбионтов за счет появления как новых редких эпибионтов, так и новых распространенных симбионтов, в частности веслоногих ракообразных. Изменения в структуре эпибионтных сообществ связаны с продолжающейся адаптацией камчатско-го краба к условиям Баренцева моря, а динамика индексов заселенности связана с изменениями в размерно-возрастной структуре местной группировки краба и межвидовыми взаимоотношениями между симбионтами.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, эпибионты.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-026-035

Введение

Биологические инвазии считаются значительной угрозой для сообществ-реципиентов, поскольку ведут к серьезным изменениям в экосистемах [Алимов, Богуцкая 2004]. Как правило, вселение новых видов нарушает сложившийся баланс и затрагивает устоявшиеся биологические взаимодействия между организмами, как в пищевых цепях, так и в плане освоения жизненного пространства. Исследование последствий вселения новых видов является важной задачей современной науки.

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*, который был вселен в Баренцево море в 1960-х гг., сформировал новую устойчивую популяцию и продемонстрировал взрывной рост численности, сопровождавшийся расселением в прибрежных водах Кольского полуострова [Кузьмин, Гудимова, 2002]. В настоящее время камчатский краб достиг Белого моря и распространился в водах Норвегии. Цель интродукции камчатского краба – расширение промыслового потенциала Баренцева моря – была успешно достигнута. В настоящее время популяция камчатского

краба обеспечивает крупномасштабный промысел, и ее появление может быть оценено положительно с экономической точки зрения [Dvoretsky and Dvoretsky, 2009c, 2022a, b].

Экологические последствия от вселения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* изучены не так хорошо, как хотелось бы, однако считается, что взрослые и ювенильные камчатские крабы могут изменять структуру донных сообществ за счет выедания эпибентосных видов [Дворецкий 2012]. В частности, было показано, что после вселения краба в некоторых районах Баренцева моря зарегистрировано сокращение биоразнообразия и биомассы бентоса, а также упрощение структуры донных сообществ в результате прямого воздействия краба как хищника и влияния его деятельности на биогеохимические процессы и подводные ландшафты [Oug et al., 2011; Pavlova and Dvoretsky 2022]. Есть сведения о том, что краб может быть пищевым конкурентом ряда видов [Дворецкий, 2013]. Хотя некоторые авторы полагают, что поедание камчатскими крабами икры рыб может иметь последствия для пинагора и мойвы [Falk-Petersen et al., 2011], кросс-корреляци-

онный анализ показал, что интродукция краба не оказала негативного воздействия на экологию и рыболовство в Баренцевом море, по крайней мере в российских водах [Dvoretsky, Dvoretsky, 2015, 2023a].

Помимо пищевых взаимодействий виды-вселенцы, как и все прочие организмы [Asar, 2024], вступают в другие биотические взаимоотношения, включая симбиотические. Поскольку экзоскелет камчатского краба является подходящим субстратом как для прикрепленных, так и для подвижных видов беспозвоночных животных [Zaklan, 2002; Клитин 2003] косвенное воздействие *P. camtschaticus* на экосистему может быть обусловлено совместным вселением новых видов или распространением местных паразитов и эпибионтов, как это было показано для ряда видов-вселенцев [Dunn, 2009]. По этой причине систематические исследования эпибионтных организмов в рамках регулярного мониторинга популяции камчатского краба имеют большое значение [Dvoretsky, Dvoretsky 2009a, b, 2010a, b, 2013, 2021, 2022c, 2023b; Dvoretsky et al., 2023b]. Результаты ранних работ показали, что интродукция камчатского краба не привела к вселению сопутствующих дальневосточных видов-эпибионтов. Однако некоторые местные виды стали довольно распространенными в районах, где они ранее не встречались, что позволяет связать их распространение с интродукцией камчатского краба и расширением его ареала [Dvoretsky, Dvoretsky 2010a]. Для изучения процесса взаимной адаптации камчатского краба и местной биоты друг к другу важно отслеживать изменения в структуре эпибионтных сообществ этого инвазивного вида. Стоит отметить, что подобных достаточно длительных исследований в мировой практике нет.

Целью работы являлось изучение многолетней динамики биоразнообразия и индексов заселенности крабов в Баренцевом море.

Материал и методы

Камчатские крабы были отловлены в губе Дальнезеленецкая Восточного Мурмана Баренцева моря (рис. 1).

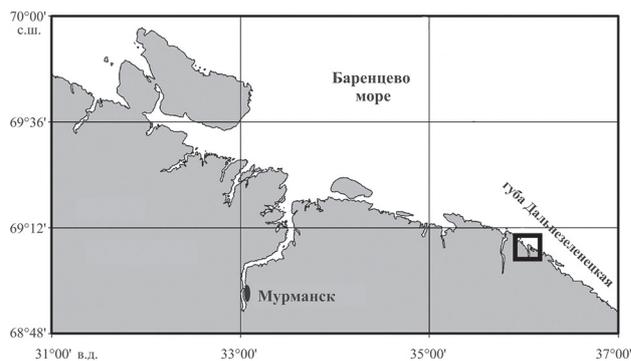


Рис. 1. Район исследований.

Для выполнения поставленной цели исследования были использованы данные о встречаемости ассоциированных с крабов организмов в период с 2004 по 2008 г. [Dvoretsky, Dvoretsky 2010a], когда общее количество проанализированных крабов составило 915 экз., а также результаты исследований в последующий пятилетний период [Dvoretsky, Dvoretsky 2023b], когда было изучено 388 крабов. Животные были отловлены водолазами на стандартных транссектах с глубин от 5 до 40 м.

В береговой лаборатории крабы были измерены и обследованы на наличие симбиотических видов по стандартной методике [Dvoretsky, Dvoretsky 2010a, 2021]. Отобранный материал фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. В лаборатории производили видовую идентификацию. Для сравнительного анализа крабы были разделены на 2 группы: ювенильные (ширина карапакса менее 100 мм) и взрослые (ШК >100 мм) в соответствии с опубликованными данными по размеру и созреванию [Кузьмин Гудимова, 2002]. Ширину карапакса измеряли без учета шипов. Использовали следующие стандартные индексы заселенности: экстенсивность заселения – доля крабов, колонизированных данным видом (%), и интенсивность заселения – количество особей, приходящееся на каждого заселенного хозяина.

В качестве индекса биоразнообразия использовали видовое богатство (количество видов). Также рассчитывали выравненность Пиелу [Magurran, 1988]. Для сравнения индексов разнообразия, рассчитанных для обобщенных данных за два пятилетних периода исследований, использовали непараметрический пермутационный тест. Для оцен-

ки полноты изученности видового богатства рассчитывали индексы Chao1 и Chao2. Для оценки сходства эпибионтных сообществ был использован критерий Брэя-Куртиса, рассчитанный по экстенсивности заселения крабов. Для графического изображения изменения видового состава эпибионтных сообществ краба в 2004–2008 гг. и 2009–2013 гг. использовали диаграммы Венна, показывающие число общих и уникальных видов для каждого периода исследований.

Для сравнения экстенсивности заселения крабов использовали критерий χ^2 , а среднюю интенсивность сравнивали при помощи однофакторного дисперсионного анализа или его непараметрического аналога, теста Крускала-Уоллиса, который применялся, когда данные не соответствовали нормальному распределению.

Для статистических расчетов использовали программу PAST 4.16.

Результаты

Обобщение данных за 2004–2008 гг. выявило 41 вид ассоциированных организмов. Эта величина повысилась до 90 видов в 2009–2013 гг. Данные различия были достоверны при уровне значимости $p < 0.05$. В 2004–2008 гг. число видов, приходящееся на каждого заселенного краба, составило 1–18 (среднее 3.2 ± 0.3), а в 2009–2013 гг. 1–23 (4.8 ± 0.2), ин-

декс Chao1 составил 4.8 ± 0.4 и 7.0 ± 0.6 соответственно. Индексы Chao2, показывающие ожидаемое количество видов, составили 53 ± 6 и 106 ± 9 соответственно, что свидетельствует о достаточности наших данных для характеристики сообществ.

Повышение видового разнообразия отмечено как для ювенильных, так и для взрослых особей (рис. 2). Также отмечены более высокие показатели выравненности для эпибионтных сообществ взрослых камчатских крабов ($p < 0.05$), для неполовозрелых особей выравненность сообществ была сходной ($p > 0.05$)

Сообщества эпибионтов, отмеченные на неполовозрелых крабах, показали степень сходства на уровне 32.8%, тогда как для половозрелых крабов этот показатель составил 52.1%

В 2004–2008 гг. относительно высокая встречаемость ($>10\%$) отмечена у шести видов, в 2009–2013 – у десяти. Среди них наиболее часто обнаруживались амфиподы *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes*, веслоногие ракообразные *Tisbe furcata* и *Harpacticus uniremis*, гидроды *Obelia* spp., мидии, а также рыба-пиявка *Johanssonia arctica*. Анализ данных по ювенильным крабам показал, что все 12 видов, найденные в более ранний период, встречались и позднее, а за период с 2009 по 2013 г. видовой список расширился за счет находок 22 новых видов (рис. 3).

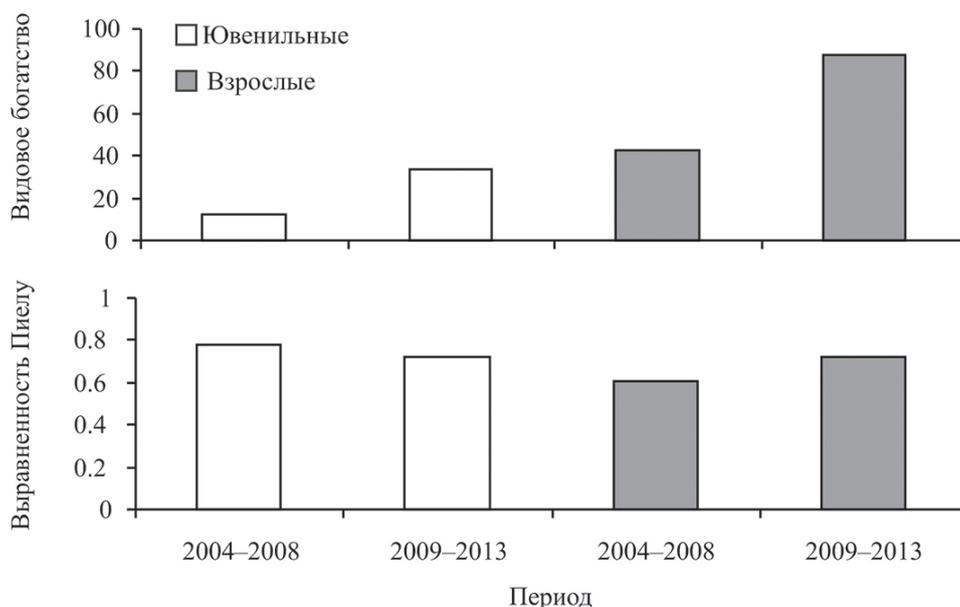


Рис. 2. Динамика видового богатства и выравненности эпибионтных сообществ камчатского краба.

Что касается половозрелых особей, то за весь период наблюдений отмечено повышение числа новых видов за счет появления 52 новых, при этом 7 видов, отмеченных в 2004–2008 гг., не были зарегистрированы в последующий период. Общее количество видов для двух периодов составило 36 (рис. 4).

При сопоставлении данных за 10-летний период исследований, бросается в глаза появление новой группы симбиотических организмов – копепод, которые впервые были отмечены на камчатских крабах в 2009 г. Сравнительный анализ показал, что изменился не только видовой состав, но и индексы заселенности крабов. В частности, отмечена более высокая встречаемость для большинства массовых видов на половозрелых крабах в более поздний период (табл. 1). Исключениями были мидии и гидроиды, а также симбиотический вид амфипод *Ischyrocerus anguipes*, для которого отмечено снижение экстенсивности заселения в 2009–2013 гг.

В отношении средней интенсивности заселения достоверные различия отмечены лишь в случае симбиотических амфипод. При этом межгодовые вариации соответствовали тем, что отмечались для экстенсивности заселения крабов этими видами: для *Ischyrocerus commensalis* отмечен рост этого индекса, а для *Ischyrocerus anguipes* – снижение с течением времени (табл. 2). Следует отметить, что подвижные симбиотические амфиподы надежно прикреплялись к телу краба при помощи урпод и общее количество «сбежавших особей» не превышало погрешности измерения среднего, что подтверждает корректность сравнения интенсивности заселения крабов этими симбионтами.

Для более точной интерпретации данных был проведено сравнение размеров камчатских крабов, отловленных в каждом из исследованных периодов. Были выявлены достоверные различия в размерном составе особей. Как ювенильные, так и половозрелые особи

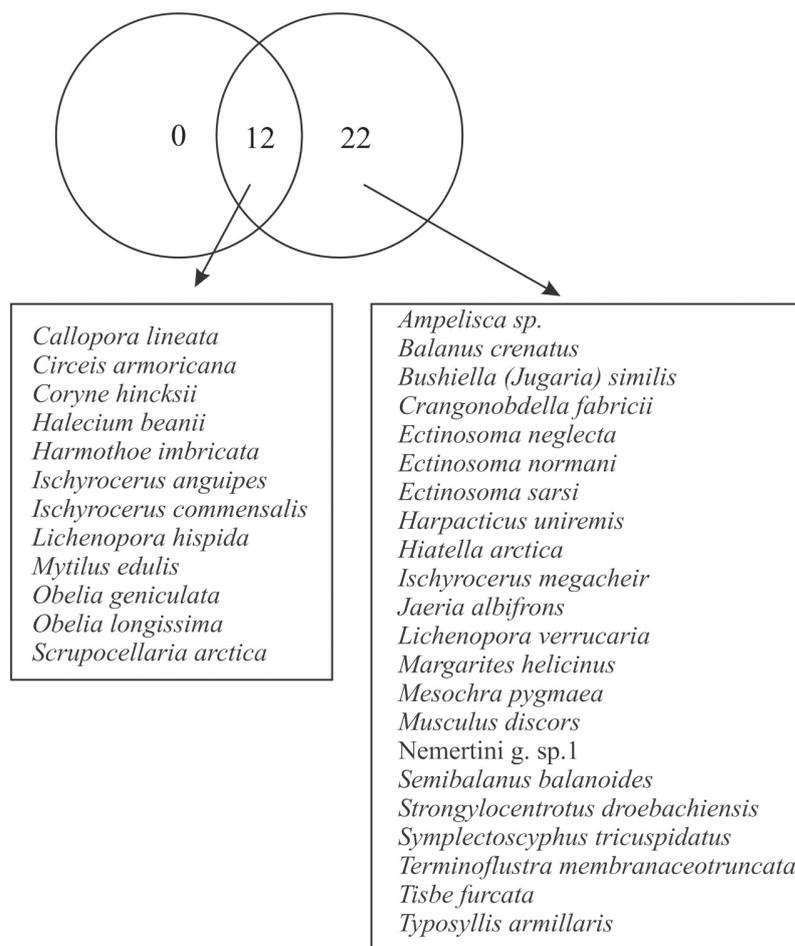


Рис. 3. Диаграмма Венна, показывающая различия видового состава эпибионтных сообществ ювенильных камчатских крабов.

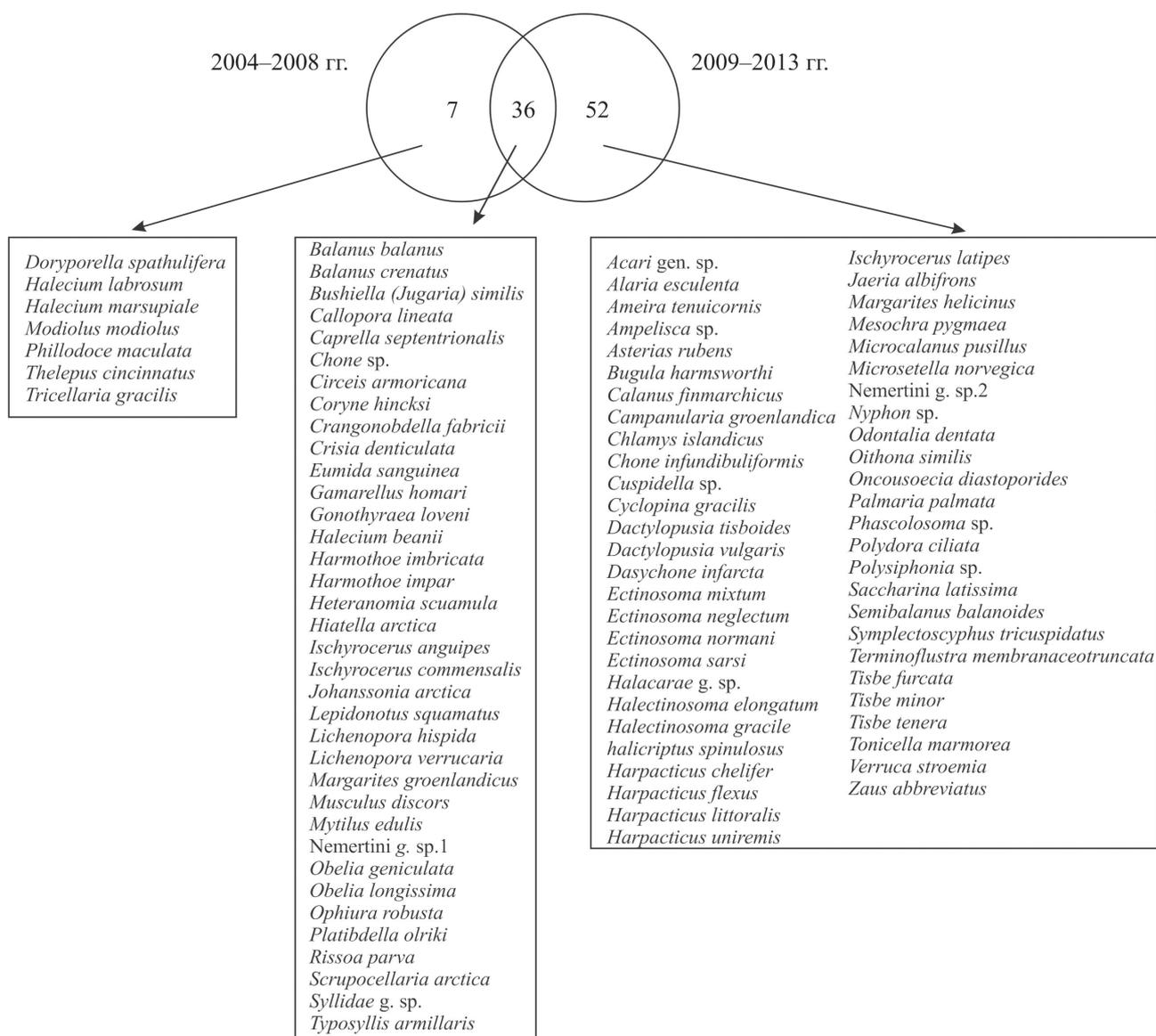


Рис. 4. Диаграмма Венна, показывающая различия видового состава эпибионтных сообществ половозрелых камчатских крабов.

были крупнее в 2009–2013 гг. (ШК 59.8 ± 1.7 и 147.7 ± 1.1 мм соответственно) по сравнению с 2004–2008 гг. (32.3 ± 0.6 и 144 ± 0.9 мм) ($p < 0.001$ в обоих случаях).

Обсуждение

Обобщение результатов многолетних исследований и сравнительный анализ данных позволил выявить динамику видового разнообразия и индексов заселенности камчатского краба представителями местной донной флоры и фауны. Изначальные сводки эпибионтов камчатского краба, сделанные на основе данных первых исследований, проведенных в середине 90-х гг. прошлого века, включали в себя довольно ограниченное число видов.

Так, в норвежских водах Баренцева моря у крабов было отмечено 9 видов эпибионтов [Jansen et al., 1998], а в российских водах – около двух десятков [Кузьмин, Гудимова, 2002], без точной видовой идентификации для большинства форм. Наши исследования позволили существенно расширить список видов, колонизирующих камчатского краба, и проследить многолетние изменения в структуре сообществ с достаточной степенью достоверности, поскольку отлов крабов проводился в одном и том же районе и в один и тот же сезон.

Исследование расширило список таксонов, которые можно обнаружить на теле *P. camtschaticus* в Баренцевом море. Большин-

Таблица 1. Экстенсивность заселения половозрелых камчатских крабов массовыми видами эпибионтов в губе Дальнезеленецкая и результаты сравнительного анализа данных, обобщенных за два пятилетних периода

Таксон	Вид	2004–08 гг.	2009–2013 гг.	χ^2	df	p
Cirr	<i>Balanus crenatus</i>	9.6	19.4	9.82	1	0.002
Bry	<i>Callopora lineata</i>	3.1	5.5	1.80	1	0.180
Pol	<i>Circeis armoricana</i>	3.8	7.2	2.70	1	0.100
Cop	<i>Cyclopina gracilis</i>	0.0	6.8	18.21	1	<0.001
Cop	<i>Ectinosoma neglectum</i>	0.0	5.9	15.86	1	<0.001
Cop	<i>Ectinosoma normani</i>	0.0	18.1	51.83	1	<0.001
Pol	<i>Harmothoe imbricata</i>	6.5	17.7	14.94	1	<0.001
Cop	<i>Harpacticus chelifer</i>	0.0	5.5	14.70	1	<0.001
Cop	<i>Harpacticus uniremis</i>	0.0	47.7	160.97	1	<0.001
Biv	<i>Hiatella arctica</i>	3.1	5.9	2.38	1	0.123
Amph	<i>Ischyrocerus anguipes</i>	42.9	33.3	4.82	1	0.028
Amph	<i>Ischyrocerus commensalis</i>	96.6	99.6	5.78	1	0.016
Amph	<i>Ischyrocerus latipes</i>	0.0	5.9	15.86	1	<0.001
Hir	<i>Johanssonia arctica</i>	5.7	26.6	40.82	1	<0.001
Gas	<i>Margarites groenlandicus</i>	0.4	5.5	11.83	1	0.001
Cop	<i>Mesochra pygmaea</i>	0.0	16.5	46.60	1	<0.001
Biv	<i>Mytilus edulis</i>	11.1	13.1	0.45	1	0.500
Nem	Nemertini g. sp. 1	3.1	8.9	7.61	1	0.006
Hyd	<i>Obelia longissima</i>	12.6	13.1	0.02	1	0.884
Bry	<i>Patinella verrucaria</i>	0.4	5.5	11.83	1	0.001
Cop	<i>Tisbe furcata</i>	0.0	90.3	413.25	1	<0.001
Cop	<i>Tisbe minor</i>	0.0	9.7	26.56	1	<0.001
Bry	<i>Tricellaria arctica</i>	1.5	5.9	6.82	1	0.009

Примечание. Amph – Amphipoda, Biv – Bivalvia, Bry – Bryozoa, Cirr – Cirripedia, Cop – Copepoda, Gas – Gastropoda, Hir – Hirudinea, Hyd – Hydrozoa, Nem – Nemertini, Pol – Polychaeta, df – число степеней свободы, χ^2 – критерий хи-квадрат, p – уровень достоверности различий.

ство этих организмов встречаются с низкой частотой и могут считаться случайными. В группу симбиотических видов входят амфиподы, веслоногие раки, полиноидные полихеты и рыбы-пиявки. Амфиподы *Ischyrocerus* spp. являются сожителями камчатского краба, обитающего в тихоокеанском регионе [Клитин, 2003]. Также они колонизируют краба-стригуна *Chionoecetes opilio* [Steele et al., 1986]. В Баренцевом море комменсальные бокоплавы отмечаются на северных литода *Lithodes maja* [Дворецкий, Дворецкий 2019] и крабах-пауках *Hyas araneus* [Dvoretsky, 2012], хотя и в меньших количествах, чем на камчатском крабе. Данные симбионты успешно размножаются на ракообразных хозяевах и получают некоторые преимущества от подобного сожительства, связанные с дополнительными источниками питания (о чем свидетельствует локализация на ротовом аппарате) и защитой от хищников [Dvoretsky and Dvoretsky 2009a, b, 2011]. Со своей стороны амфиподы обыч-

но не оказывают воздействия на хозяина, поскольку не способны повреждать его ткани, однако при массовом заселении жабр у старых крабов могут ухудшать процессы газообмена [Dvoretsky and Dvoretsky 2009b]. В ряде случаев при локализации на икре камчатского краба амфиподы могут выполнять санитарную функцию, поскольку поедают преимущественно мертвые икринки [Dvoretsky and Dvoretsky, 2010b].

Копеподы – новая группа симбионтов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая. Для ряда видов характерна высокая экстенсивность заселения хозяев, в частности после 2009 г. крупные крабы почти поголовно были заселены видом *Tisbe furcata*. Однако о первом обнаружении *Tisbe* sp. на *Paralithodes camtschaticus* сообщалось гораздо раньше [Jansen et al., 1998] в Варангер-фьорде, где экстенсивность заселения хозяев этим видом достигала 67%. Появление этого симбионта на Восточном Мурмане (примерно

Таблица 2. Интенсивность заселения камчатских крабов массовыми видами эпибионтов в губе Дальнезеленецкая и результаты сравнительного анализа данных, обобщенных за два пятилетних периода

Вид	2004–2008 гг.		2009–2013 гг.		Дисперсионный анализ			Тест Крускала-Уоллиса		
	X	SE	X	SE	F	df	p	H	df	p
Ювенильные крабы										
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	2.7	0.4	2.8	0.5	0.04	1	0.840	–	–	–
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	3.4	0.6	4.3	0.6	0.50	1	0.482	–	–	–
<i>Mytilus edulis</i>	1.8	0.6	2.6	1.1	0.18	1	0.676	–	–	–
Взрослые крабы										
<i>Balanus crenatus</i>	2.9	0.5	5.1	1.6	1.04	1	0.312	–	–	–
<i>Circeis armoricana</i>	8.8	5.5	47.9	19.2	–	–	–	2.50	1	0.107
<i>Crangonobdella fabricii</i>	1.0	0.0	1.2	0.1	–	–	–	0.38	1	0.325
<i>Eumida sanguinea</i>	1.0	0.0	2.3	1.0	–	–	–	0.50	1	0.232
<i>Gamarellus homari</i>	1.4	0.3	1.0	0.0	–	–	–	0.66	1	0.171
<i>Harmothoe imbricata</i>	1.9	0.4	1.6	0.2	0.52	1	0.475	–	–	–
<i>Heteranomia scuumula</i>	1.6	0.2	14.8	10.7	–	–	–	0.24	1	0.602
<i>Hiatella arctica</i>	2.4	0.7	1.9	0.4	0.40	1	0.535	–	–	–
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	7.2	1.2	2.5	0.3	–	–	–	19.39	1	<0.001
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	56.6	3.3	75.7	3.9	–	–	–	17.51	1	<0.001
<i>Johannsonia arctica</i>	1.6	0.2	1.9	0.2	0.46	1	0.498	–	–	–
<i>Mytilus edulis</i>	2.6	0.4	2.8	0.7	0.05	1	0.816	–	–	–
<i>Nemertini g. sp. 1</i>	2.4	0.7	2.5	0.8	0.01	1	0.941	–	–	–

Примечание. X – среднее, SE – стандартная ошибка, F – критерий Фишера, H – критерий хи-квадрат, df – число степеней свободы, p – уровень достоверности различий.

в 285 км к востоку от Варангер-фьорда) в 2009 г. и последующее увеличение разнообразия копепод [Dvoretzky, Dvoretzky, 2013] можно объяснить расширением ареала обитания камчатских крабов. В результате миграционной активности крабы переносят симбионтов в новые местообитания, где они расселяются среди местных особей. Аналогичные ситуации были описаны для амфипод *Ischyrocerus commensalis*, которые стали обычными в губе Дальнезеленецкой после интродукции камчатского краба [Dvoretzky, Dvoretzky, 2010a]. Для глубоководных акваторий Баренцева моря отмечена роль краба в распространении рыбеи пиявки *Johannsonia arctica* и в открытых частях Баренцевом море [Hemmingsen et al., 2005]. При этом заметного влияния на здоровье трески и состояние популяции этого вида рыб не регистрируется.

Почти все прикрепленные виды не обладают специфическими предпочтениями в отношении субстрата, встречаются на поверхностях разного происхождения и явля-

ются типичными малоспецифичными эпибионтами. Исключением можем считаться гидроид *Coryne hincksi*, который отмечается преимущественно на панцирях ракообразных [Panteleeva et al., 2023].

Значительное повышение численности видов эпибионтов камчатского краба с течением времени, по всей вероятности, отражает процесс освоения местными видами нового хозяина, когда за счет увеличения численности крабов и их достаточно долгого обитания в пределах новой акватории происходит повышение вероятности их заселения новыми организмами и последующее закрепление симбионтов на новом для себя субстрате (McDermott, 2011; Creed et al., 2022). Этот процесс также сопровождается повышением экстенсивности заселения крабов некоторыми массовыми видами. По всей видимости, процесс может быть связан и с изменением в структуре группировки краба в губе Дальнезеленецкая. В частности, была отмечена тенденция к увеличению среднего размера камчатского краба, как для половозрелых, так

и для неполовозрелых особей, вероятно, связанная со старением текущего поколения особей и преобладанием крабов более крупных размеров и с более старыми экзоскелетами [Dvoretzky, Dvoretzky 2023b]. Как известно, чем больше краб, тем больше симбионтов колонизирует его, а у особей, которые пропустили линьку, отмечается накопление эпибионтов разных поколений [Dvoretzky, Dvoretzky 2022c, 2024a, b]. Интересно отметить, что тенденция к повышению индексов заселенности отмечена не для всех видов. Так, для симбиотического бокоплава *Ischyrocerus anguipes* отмечено снижение обоих индексов заселенности. Скорее всего, этот результат является отражением межвидовых взаимоотношений в симбиотических сообществах. Ранее было показано, что данный вид проигрывает межвидовую конкуренцию более крупным особям *Ischyrocerus commensalis* [Дворецкий, Дворецкий, 2010].

Не следует исключать и роль внешних факторов среды в расширении спектра эпибионтов камчатского краба. Как известно, процесс потепления в Арктике ведет к повышению температуры воды и интенсивности течений. Эти процессы являются благоприятными для распространения планктонных личинок многих донных животных, включая краба [Dvoretzky, Dvoretzky, 2022b], что повышает возможности их распространения и оседания на камчатских крабов, численность которых тоже демонстрирует тенденцию к росту [Dvoretzky, Dvoretzky 2022a].

Заключение

Результаты многолетнего мониторинга позволили проследить динамику видового состава и индексов биоразнообразия эпибионтных сообществ камчатского краба, обитающего в губе Дальнезеленецкая. Сравнение обобщенных данных за два пятилетних периода (2004–2008 гг. и 2009–2013 гг.) показало рост числа ассоциированных с крабом организмов с 41 до 90. Также увеличились и выравненность Пиелу. Отмечено повышение экстенсивности заселения крабов для большинства массовых видов эпибионтов, тогда как интенсивность заселения оказалась более

консервативным показателем. Появление новой крупной группы симбиотических организмов – копепод – может быть связано с их привнесением вместе с мигрирующими крабами из западных участков побережья Кольского полуострова.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ РАН за счет финансирования Минобрнауки.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / ред. Н.Г. Богуцкая. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Дворецкий А.Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему: обзор. 1. Выедание бентоса // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13, № 1 (49). С. 18–34.
- Дворецкий А.Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему: обзор. 2. Конкуренция с местными видами // Вопросы рыболовства. 2013. Т. 14, № 1 (53). С. 16–25.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Межвидовые взаимоотношения симбиотических амфипод на камчатском крабе в Баренцевом море // Доклад РАН. 2010. Т. 433, № 5. С. 715–717.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпибионты и комменсалы северного литода (*Lithodes maja*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 4. С. 365–370.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: КНЦ РАН, 2002. 236 с.
- Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Нацрыбресурсы, 2003. 253 с.
- Acar S. Epibionts of mediterranean green crab, *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 in Çanakkale Strait: Based on seasonal, sexual and color variation // Biologia 2024. Vol. 79. P. 3625–3635
- Creed R.P., Brown B.L., Skelton J. The potential impacts of invasions on native symbionts // Ecology. 2022. Vol. 103, № 8. Article e3726.

- Dunn A.M. Parasites and biological invasions // *Advances in Parasitology*. 2009. Vol. 68. P. 161–184.
- Dvoretzky A.G. Epibionts of the great spider crab, *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758), in the Barents Sea // *Polar Biology*. 2012. Vol. 35. P. 625–631.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Some aspects of the biology of the amphipods *Ischyrocerus anguipes* associated with the red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in the Barents Sea // *Polar Biology*. 2009a. Vol. 32 (3). P. 463–469.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Distribution of amphipods *Ischyrocerus* on the red king crab, *Paralithodes camtschaticus*: Possible interactions with the host in the Barents Sea // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2009b. Vol. 82 (3). P. 390–396.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Limb autotomy patterns in *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), an invasive crab, in the coastal Barents Sea // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009c. Vol. 377. P. 20–27.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epifauna associated with an introduced crab in the Barents Sea: a 5-year study // *ICES Journal of Marine Science*. 2010a. Vol. 67. P. 204–214.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. The amphipod *Ischyrocerus commensalis* on the eggs of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*: egg predator or scavenger? // *Aquaculture*. 2010b. Vol. 298. P. 185–189.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Population biology of *Ischyrocerus commensalis*, a crab-associated amphipod, in the southern Barents Sea: a multi-annual summer study // *Marine Ecology*. 2011. Vol. 32, № 4. P. 498–508.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Copepods associated with the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) in the Barents Sea // *Zoological Studies*. 2013. Vol. 52. Article 17.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Commercial fish and shellfish in the Barents Sea: Have introduced crab species affected the population trajectories of commercial fish? // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2015. Vol. 25, № 2. P. 297–322.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. New echinoderm-crab epibiotic associations from the coastal Barents Sea // *Animals*. 2021. Vol. 11. Article 917.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Renewal of the amateur red king crab fishery in Russian waters of the Barents Sea: Potential benefits and costs // *Marine Policy*. 2022a. Vol. 136. Article 104916.
- Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Ecology and distribution of red king crab larvae in the Barents Sea: a review // *Water*. 2022b. Vol. 14. Article 2328.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epibiotic communities of common crab species in the coastal Barents Sea: biodiversity and infestation patterns // *Diversity*. 2022c. Vol. 14. Article 6.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Shellfish as biosensors in online monitoring of aquatic ecosystems: a review of Russian studies // *Fishes*. 2023a. Vol. 8. Article 102.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epibionts of an introduced king crab in the Barents Sea: a second five-year study // *Diversity*. 2023b. Vol. 15. Article 29.
- Dvoretzky A.G., Plaksina M.P., Dvoretzky V.G. First record of nematode larvae in the amphipod *Ischyrocerus commensalis* colonizing red king crabs in the Barents Sea // *Diversity*. 2023. Vol. 15. Article 40.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Winter epibiotic community of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* in Sayda Bay (Barents Sea) // *Animals*. 2024a. Vol. 15. Article 100.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Impact of biotic and abiotic factors on epibiotic communities of the Barents Sea red king crab // *Biology Bulletin*. 2024b. Vol. 51, № 5. P. 1498–1503.
- Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea – A review // *ICES Journal of Marine Science*. 2011. Vol. 68. P. 479–488.
- Hemmingsen W., Jansen P.A., MacKenzie K. Crabs, leeches and trypanosomes: an unholy trinity? // *Marine Pollution Bulletin*. 2005. Vol. 50. P. 336–339.
- Jansen P.A., Mackenzie K., Hemmingsen W. Some parasites and commensals of red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the Barents Sea // *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*. 1998. Vol. 18. P. 46–49.
- Magurran A.E. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey, Princeton university press, 1988. 185 p.
- McDermott J.J. Parasites of shore crabs in the genus *Hemigrapsus* (Decapoda: Brachyura: Varunidae) and their status in crabs geographically displaced: a review // *Journal of Natural History*. 2011. Vol. 45. P. 2419–2441.
- Oug E., Cochrane S.K.J., Sundet J.H., Norling K., Nilsson H.C. Effects of the invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on soft-bottom fauna in Varangerfjorden, northern Norway // *Marine Biodiversity*. 2011. Vol. 41. P. 467–479.
- Panteleeva N.N., Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. New records of the hydrozoan *Coryne hincksi* Bonnevie, 1898 on red king crabs in the Barents Sea // *Diversity*. 2023. Vol. 15. Article 100.
- Pavlova L.V., Dvoretzky A.G. Prey selectivity in juvenile red king crabs from the coastal Barents Sea // *Diversity*. 2022. Vol. 14. Article 568.
- Steele D.H., Hooper R.G., Keats D. Two corophioid amphipods commensal on spider crabs in Newfoundland // *Journal of Crustacean Biology*. 1986. Vol. 6. P. 19–24.
- Zaklan S.D. Review of the Family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): distribution, biology and fisheries. // *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-02-01*. Anchorage: Anchorage College. 2002. Pp. 751–845.

DYNAMICS OF BIOLOGICAL DIVERSITY IN EPIBIOTIC COMMUNITIES OF THE INTRODUCED RED KING CRAB FROM THE BARENTS SEA

© 2024 Dvoretzky A.G.*, Dvoretzky V.G.**

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183038
e-mail: *ag-dvoretzky@yandex.ru , **v-dvoretzky@yandex.ru

The results of a comparative analysis of epibiotic communities of the introduced Barents Sea red king crabs are presented according to long-term studies carried out in the waters of the Dalnezelenetskaya Bay. There was a two-fold increase in species richness in the period from 2004 to 2013. There was an increase in the prevalence and mean intensity of infestation. The increase in biodiversity indices is explained by the expansion of symbionts due to the appearance of both new rare epibionts and new common symbionts, in particular, copepods. Changes in the structure of epibiotic communities are associated with the ongoing adaptation of the red king crab to the conditions of the Barents Sea, and the dynamics of population indices is associated with the changes in size and age structure of the local crab population and interspecific relationships between symbionts.

Key words: red king crab, Barents Sea, epibionts.

ФАКТОРЫ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ ПОЯВЛЕНИЮ ОЧАГОВ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СОЮЗНОГО КОРОЕДА *IPS AMITINUS* (EICHHOFF) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

© 2024 Демидко Д.А.^{1,2,3}*, Керчев И.А.⁴** , Бисирова Э.М.^{4,5}*** , Кулаков С.С.¹****,
Смирнов Н.А.⁴***** , Чернова Н.А.⁴*****

¹ ФГБОУ ВО Сибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева,
Красноярск 660037, Россия

² Институт леса им. В.Н. Сукачева КНЦ СО РАН, Красноярск 660036, Россия

³ ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск 634050, Россия

⁴ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск 634055, Россия

⁵ Томский филиал Всероссийского центра карантина растений, Томск 634021, Россия

e-mail: *sawer_beetle@mail.ru, **ikea86@mail.ru, ***bissirovaem@mail.ru, ****muscul-kul@yandex.ru,
*****niknov918@gmail.com, *****naitina79@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2024. После доработки 01.01.2025. Принята к публикации 30.01.2025

Исследовано влияние условий местообитания на популяции инвазивного союзного короёда *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) в припоселковых кедровниках Томской области и на жизненное состояние деревьев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour в очагах его массового размножения. На 11 пробных площадях были оценены плотность поселения (семей дм⁻²) союзного короёда и доля повреждённых им деревьев, жизненное состояние кедра, таксационные характеристики древостоев, определена поражённость кедра гнилевыми и раковыми заболеваниями, методами геоботаники дана оценка богатству и увлажнённости почвы, дендрохронологическими методами оценено влияние на кедр погодных условий. С помощью анализа главных компонент для смешанных данных установлена структура связей между признаками лесных сообществ, а с использованием линейного регрессионного анализа и анализа моделей со смешанными эффектами эти связи были описаны количественно. В результате показано, что в очагах массового размножения союзного короёда параллельно развивается несколько процессов, влияющих на состояние популяций *I. amitinus* и его кормовой породы. Долговременное снижение устойчивости древостоев, связанное с их старением и усугубленное бедностью почвы, приводит к возрастанию как доли деревьев с поселениями союзного короёда, так и их плотности его поселения. Возрастает плотность поселения также в результате кратковременных стрессов, связанных с малым количеством осадков в начале вегетационного периода, и в древостоях с высокой дисперсией высот кедра, что создаёт большое количество благоприятных для светлюбивого союзного короёда хорошо освещённых микростадий. Доля деревьев с поселениями *I. amitinus* положительно связана с объёмом его кормовой базы, выраженной через биомассу (м³ га⁻¹) кедра. Анализ особенностей таёжных кедровников, выполненный по литературным данным, позволяет предполагать, что масштабные массовые размножения в них союзного короёда маловероятны. Они значительно отличаются по таксационным и почвенным характеристикам от антропогенно-изменённых припоселковых кедровников в неблагоприятную для *I. amitinus* сторону. Наиболее подходящие условия для формирования очагов его массового размножения в естественных условиях сформированы в редко встречающихся разновозрастных перестойных кедровых древостоях южной и средней тайги на умеренно или недостаточно увлажнённых почвах, длительное время не подвергавшихся сильным нарушениям. Исключения представляют древостои, подвергшиеся сильным стрессам, таким как дефолиация сибирским шелкопрядом или устойчивый низовой пожар, рядом с которыми могут образовываться миграционные очаги союзного короёда.

Ключевые слова: союзный короёд, кедр сибирский, экологические условия, массовые размножения, жизненное состояние, популяционные характеристики, припоселковые кедровники, тайга.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-036-059

Введение

Из чужеродных лесных фитофагов наибольшая вероятность нанесения ущерба во вторичном ареале отмечена для ксилофагов [Aukema et al., 2011]. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichh.) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) хорошо иллюстрирует эту закономерность. Этот вид, изначально распространённый в центрально-европейских горных хвойных лесах, к настоящему времени широко распространился за его пределы [Jeger et al., 2017]. В Европе как в первичном ареале, так и вне его союзный короед практически не наносил заметного ущерба лесам. Единственный известный нам по литературным данным очаг его массового размножения в насаждениях кедра европейского *Pinus cembra* L. имел площадь лишь 25 га [Jurc, Vojovic, 2006]. На северо-западе Европейской части России *I. amitinus* распространился во второй половине XX – начале XXI в. естественным путём и заметного влияния на местные экосистемы не оказал [Mandelstam, Selikhovkin, 2020; Økland et al., 2019].

Восточнее Урала союзный короед впервые был найден в 2019 г. на юго-востоке Западной Сибири. В отличие от Европы здесь он вызвал массовую гибель близко родственному *P. cembra* кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) [Kerchev et al., 2019]. Значительное (почти 4 тыс. км) расстояние места этой находки от западной части ареала делает наиболее вероятным его завоз в Сибирь с изделиями из древесины [Musolin et al., 2022]. Уточнение распространённости здесь *I. amitinus* показало наличие его очагов массового размножения в северной части Кемеровской области, прилегающей к Транссибирской магистрали – предположительному коридору для проникновения сюда этого инвайдера – и смежных с ней районах юга Томской области [Kerchev et al., 2021]. Общая площадь его очагов на момент проведения нашего исследования превышала 3 тыс. га (данные Томского центра защиты леса).

Отдельный повод для беспокойства представляет хорошо известная особенность динамики ущерба, наносимого инвайдерами. В первые годы инвазии, т.е. в период адаптации к новым условиям, чужеродные виды, особенно

скрытноживущие, не оказывают ощутимого воздействия на аборигенные экосистемы. Однако в случае успешного прохождения адаптации и благоприятствующих условий среды весьма вероятен подъём численности выше порога вредоносности [Zhan et al., 2023]. Вероятность подобного сценария ещё более высока при воздействии на экосистемы других негативных факторов, снижающих их устойчивость. В итоге значительность ущерба, причиняемого видом-вселенцем, увеличивается ещё больше, и, как правило, происходит быстрое расширение его вторичного ареала в целом и площади, на которой он может считаться опасным для местных сообществ [Bergman, 1986].

Ощутимый вред от союзного короеда в Сибири на данный момент отмечается только в припоселковых кедровниках [Kerchev et al., 2021]. Эти насаждения отличаются от естественных таёжных лесов с преобладанием кедра сибирского как историей своего развития (они сформированы при участии человека), так и таксационными характеристиками. Для припоселковых кедровников характерны, в частности, относительно низкие полноты и повышенные характеристики производительности: более высокие запасы древесины, диаметр ствола и объём кроны и т.д. [Данченко, Бех, 2010]. В то же время они в значительной степени затронуты процессами деградации [Дюкарев и др., 2009].

Успех лесозащитных мероприятий во многом определяется эффективным прогнозированием роста численности вредителей и своевременным обнаружением очагов их массового размножения [Исаев и др., 1984]. С этой точки зрения важно заранее оценить способность *I. amitinus* наносить ущерб при дальнейшем расширении его ареала на территорию с преобладанием кедровых лесов таёжного типа. Однако значительные различия между припоселковыми кедровниками, где союзный короед ведёт себя как агрессивный ксилофаг, и естественными кедровыми лесами затрудняют прогноз ущерба, который этот инвайдер способен причинить при дальнейшем расширении его вторичного ареала в Сибири. В данной работе мы попытались ответить на два вопроса: 1) какие характеристики лесного сообщества благоприятствуют

появлению очагов массового размножения союзного короеда в припоселковых кедровниках Западной Сибири и 2) насколько в таёжных кедровых древостоях распространены насаждения с аналогичными припоселковым кедровникам характеристиками, уязвимые перед повреждением *I. amitinus*?

Материалы и методы

Регион исследования, пробные площади и их описание. Исследованные древостои находятся в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины в пределах подтаёжной зоны. Два из них расположены в междуречье рек Обь и Томь, остальные – в междуречье рек Томь и Яя. Рельеф равнинный, с абсолютными высотами 100–250 м над уровнем моря. [Евсеева, 2001]. Климат континентальный [Алпатьев и др., 1976], холодный, без сухого сезона и с холодным летом (Dfc) [Peel et al., 2007]. Административно регион исследования относится к Томскому району Томской области (рис. 1).

Полевые исследования были проведены в 2021 году. Перед началом работ в припоселковых кедровниках было проведено предварительное обследование. По его результатам были намечены участки площадью 0.2–1 га (табл. 1) со сформировавшимися популяциями *I. amitinus* и максимально контрастными условиями среды. Таксационные характеристики некоторых из этих участков были описаны ранее [Кривец и др., 2008], другие древостои были изучены впервые.

В основном исследованные кедровники относятся к разнотравному типу леса, характерному для зон южной тайги и мелколиственных лесов. Основным отличием таких лесных экосистем является высокое флористическое разнообразие сообществ (видовая насыщенность составляет в среднем 63 вида высших растений на 400 м²). Значительно реже здесь встречаются мелкотравные кедровники, также отличающиеся повышенным видовым разнообразием травяного покрова и подлеска. На месте насаждений с

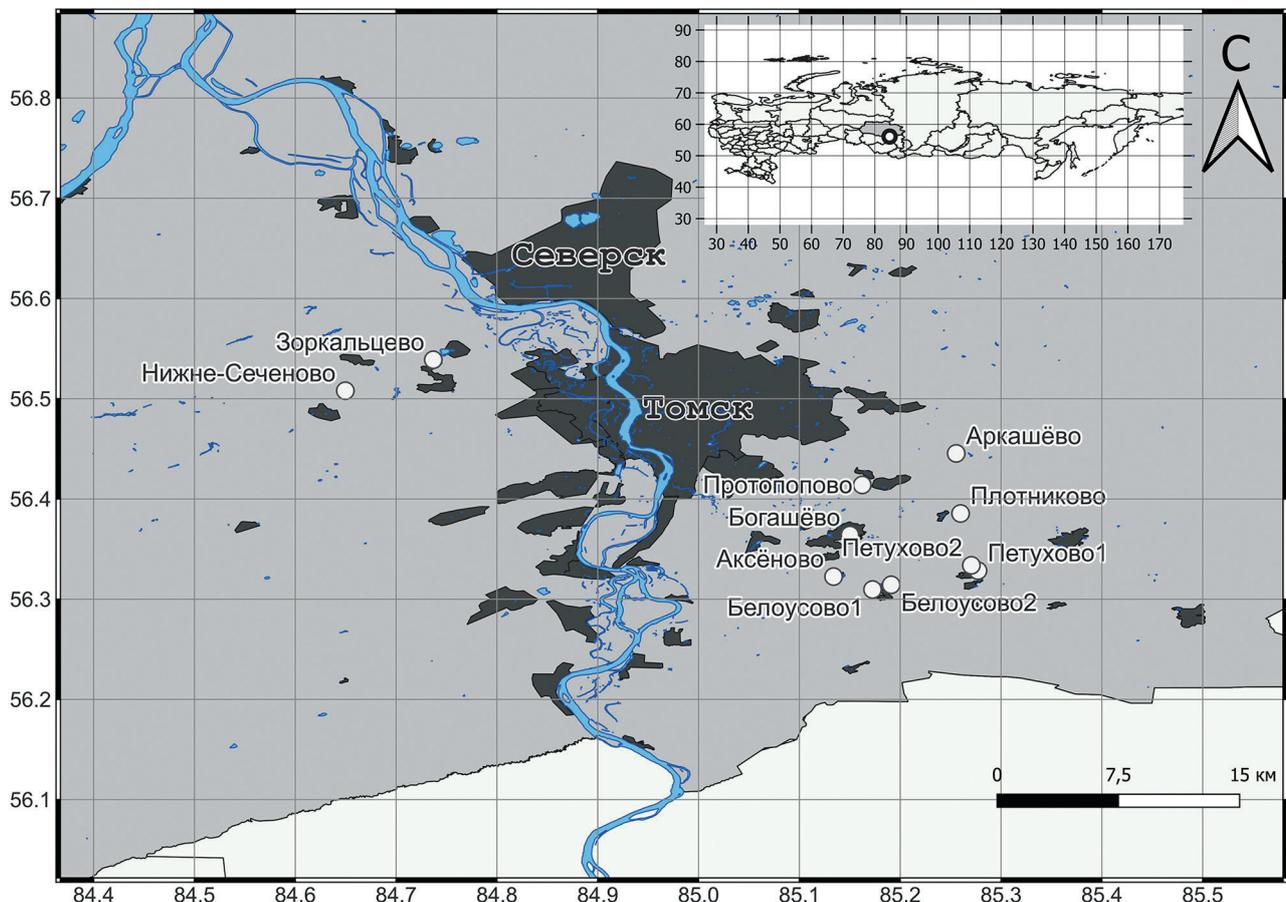


Рис. 1. Регион исследования (круглый маркер на врезке) и положение пробных площадей: светло-серым цветом залита территория Томской области; тёмно-серым – населённые пункты. Карта подготовлена в программе QGIS.

Таблица 1. Координаты исследованных пробных площадей

Пробная площадь	Широта	Долгота
Протопопово	56.414	85.162
Белоусово1	56.310	85.173
Зоркальцево	56.539	84.737
Плотниково	56.386	85.260
Аксёново	56.322	85.134
Богашёво	56.364	85.150
Лучаново	56.333	85.046
Белоусово2	56.314	85.191
Нижне-Сеченово	56.508	84.650
Аркашёво	56.445	85.256
Петухово1	56.328	85.277
Петухово2	56.334	85.271

абсолютным преобладанием сухостоя сформировались крапивные фитоценозы. К небольшим автономным болотным массивам приурочены травяно-моховые кедровники.

Популяционные характеристики союзного короёда. На каждой пробной площади проводили пересчёт деревьев *P. sibirica*, заселённых и незаселённых *I. amitinus*, и отбирали отрезки его ветвей с поселениями короёда, поднимаясь в крону. На основе полученных данных рассчитывали следующие популяционные характеристики: доля деревьев (%) со следами поселения этого вида, плотность поселения – отдельно количество семей и жуков родительского поколения на дм^2 боковой поверхности луба, средняя длина маточных ходов (см).

Таксационные характеристики и жизненное состояние изученных древостоев. Для всех деревьев отмечали породу и диаметр ствола на высоте 1.3 м. Для всех деревьев кедров сибирского оценивали категорию состояния (от I – здоровые деревья до VI – старый сухостой) [Алексеев, 1989; Демидко, 2003]. Высоту на каждой пробной площади измеряли у 40–50% деревьев кедров. На основе измерений рассчитывали запас стволовой древесины всех пород на 1 га и долю в нём кедров сибирского, средний возраст, диаметр и высоту *P. sibirica*, а также их стандартные отклонения. Кроме того, вычисляли полноту древостоя.

Фитопатологические характеристики изученных древостоев. Количественное измерение влияния отдельных видов возбудителей болезней деревьев на состояние дре-

востоя крайне трудоёмко. Поэтому их связь с ослаблением древостоя оценивали по присутствию их плодовых тел. При обследовании пробных площадей были обнаружены плодовые тела следующих видов фитопатогенов кедров сибирского: трутовики Швейница (*Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.), розовый (*Fomitopsis rosea* (Alb. et Schwein.) P. Karst), серно-жёлтый (*Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill), заборный (*Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst.), сосновая (*Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst.), корневая (*Heterobasidion annosum* s. str.), еловая (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk) губки, опёнок (*Armillaria* spp.) и нектрия (*Nectria* sp.), а также некрозы неясной этиологии.

В качестве одного из факторов ослабления припоселковых кедровников рассматривают комлевую гниль [Дюкарев и др., 2009], которая может быть вызвана рядом перечисленных выше патогенов. Развитие комлевой гнили оценивали как занимаемую ей долю площади поперечного сечения ствола:

$$rot = \pi r_{tree}^2 / \pi r_{rot}^2,$$

где rot – занимаемая гнилью доля, r_{tree} – радиус ствола, r_{rot} – радиус гнили, определённый как разность между протяжённостью части керна без признаков гнили и r_{tree} .

Геоботанические оценки местопрорастания. Для оценки растительного покрова исследуемых кедровых лесов, выявления флористического состава, количественных и качественных соотношений видов, определяемых их ценотической значимостью и варьированием обилия, на каждой пробной площади были

сделаны полные геоботанические описания (до 8 описаний на пробную площадь). Описания выполняли по общепринятой методике [Полевая геоботаника, 1976; Ипатов, Мирин, 2008] на пробных площадях 20×20 м.

Для описания лесорастительных условий и комплексной характеристики экотопов, отражающей результат сочетания различных экологических факторов в виде экологического режима местообитания, была проведена фитоиндикационная оценка условий местообитаний на основе амплитудных экологических шкал Л.Г. Раменского с соавт. [Раменский и др., 1956] и И.А. Цаценкина с соавт. [Цаценкин и др., 1978] по наиболее значимым для лесных сообществ экологическим факторам – увлажнению и богатству-засолению почв [Королюк, 2007; Нешатаев и др., 2002; Прокопьев, 2012]. Статусы местообитаний по этим экологическим факторам, выраженные в относительных единицах меры напряженности экологических факторов «ступенях», определялись по полному флористическому составу фитоценозов, отражающему среднесуточные экологические условия и потому являющимся достаточно надежным показателем экологических параметров среды [Королюк и др., 2005].

Радиальный прирост изученных древостоев. На каждой пробной площади было взято по одному керну с 15–20 живых деревьев кедра, в Протопоповском припоселковом кедровнике также было добавлено 42 керна, собранных в 2006 году. Керны были высушены, наклеены на деревянные подложки и отшлифованы наждачной шкуркой с размером зерна, постепенно уменьшающимся до 1000. Отшлифованные керны сканировали с разрешением 1200 или 2400 dpi. На отсканированных изображениях в программе Coorecorder [Cybis, 2024] была измерена ширина годовых колец. Перекрёстное датирование проводили в программе CDendro [Cybis, 2024]. Для дальнейшей обработки оставляли только те ряды, коэффициент корреляции которых с мастер-хронологией, построенной по методу исключения отдельных объектов (leave-one-out), был не менее 0.4. Древесно-кольцевые статистики вычисляли с помощью пакета dplR [Bunn, 2008].

Наличие тенденции к спаду или увеличению радиального прироста до и после инвазии союзного короеда исследовали на рядах с трендом, удалённым сначала негэксponentialной функцией, а затем сглаженными сплайнами. Параметры негэксponentialные хронологии древостоев строили в dplR, усредняя годовые значения радиального прироста с помощью робастной средней. Тренд радиального прироста до и после инвазии союзного короеда оценивали как коэффициент линейного уравнения, полученный для обобщённой хронологии.

Связь радиального прироста и погодных условий. Для исследования влияния погодных условий на радиальный прирост древесно-кольцевые ряды последовательно подвергали процедуре удаления тренда в dplR с использованием негэксponentialной функции и сглаженных сплайнов, а затем из них удаляли авторегрессионную компоненту [Carrer, 2011]. При моделировании рядов сплайнами использовали 50% порог отсечения и 67% длину фильтра, так как предварительный анализ показал, что при этих значениях результаты анализа интерпретируются наилучшим образом. Обобщённую хронологию строили так же, как при исследовании тренда.

Для исследования зависимости радиального прироста от погодных условий рассчитывали коэффициент корреляции между ними в пакете bootRes [Biondi, 1997; Zang, Biondi, 2013]. В качестве характеристик погоды использовали среднемесячные температуры воздуха и месячные суммы осадков для интервала от января года, предшествующего формированию кольца, до октября в год его формирования. Данные о погоде были взяты по метеостанции Томск (максимальное расстояние до древостоя 43 км) с 1840 г. для температур и с 1936 г. для осадков [ВНИИГ-МИ-МЦД, 2024]. После расчётов в дальнейшей работе использовали только те месяцы, для которых было показано существование различий между древостоями по реакции радиального прироста на погоду.

Статистическая обработка. Всего было рассмотрено 67 признаков, характеризующих

каждый древостой (табл. 2). Такое большое их количество затрудняет анализ связей между ними [Husson et al., 2011], и для установления их структуры было принято решение использовать метод главных компонент для смешанных данных (функция PCA из пакета FactoMineR 2.9 [Lê et al., 2008]). Нами принято допущение, что вклад количественного признака в n -ую главную компоненту (ГК) достаточно велик, если величина нагрузки (contribution) превышала медианную. Для качественных признаков вклад не рассчитывается, поэтому мы руководствовались величиной коэффициента η^2 , сравнивая её с коэффициентами корреляции ранее выбранных количественных признаков с осью главной компоненты. Качественный признак включали в дальнейшее рассмотрение, если его η^2 превышала минимальное по модулю значение коэффициента корреляции.

Для выделенных ГК исследовали структуру связи признаков, вклад которых на пре-

дыдущем этапе был расценен как достаточно значительный. Поскольку мы исследовали как количественные, так и качественные признаки, возможности оценить силу их связи в сравнимых показателях не было. Мы лишь констатировали наличие статистически значимых на уровне 0.05 коэффициента корреляции Спирмена (если оба признака количественные), χ^2 (оба признака качественные) или различий по критерию Краскала – Уоллиса (качественный и количественный признаки). Для графической интерпретации полученной структуры связи мы использовали пакет igraph 1.6.0 [Csardi, Nepusz, 2006].

Связь популяционных характеристик союзного короёда и поражённости им древостоя с одной стороны и прочих исследованных нами признаков с другой мы моделировали линейными уравнениями без (функция lm пакета base) или со смешанными эффектами (функция lmer пакета lme4 1.1-35.1 [Bates и др., 2015]). Наилучшую модель

Таблица 2. Признаки, использованные для описания компонентов лесных сообществ

Группа признаков	Признаки	Шкала измерений
Популяционные характеристики короёда	Плотность поселения союзного короёда, семей и жуков родительского поколения, длина маточных ходов, доля деревьев со следами поселения союзного короёда	Количественные
Таксационные характеристики кедра	Доля стволовой древесины в её запасе для насаждения в целом, средние возраст, диаметр и высота, стандартные отклонения возраста, диаметра и высоты, запас стволовой древесины на 1 га	Количественные
Прочие характеристики древостоя	Общий запас стволовой древесины на 1 га, полнота древостоя	Количественные
Распределение по категориям состояния	Доли деревьев категорий состояния: здоровых (категория состояния I), ослабленных (II), сильно ослабленных (III), усыхающих (IV), свежего (V) и старого (VI) сухостоя	Количественные
Фитопатологические характеристики	Развитие комлевой гнили, поражение древостоя трутовиками Швейница, розовым, серно-жёлтым, заборным; сосновой, корневой, еловой губками; опёнком; нектрией; некрозами	Развитие комлевой гнили – количественный, прочие – качественные
Геоботанические характеристики	Тип леса, баллы увлажнённости и богатства-засоления по шкалам Раменского и Цаценкина	Тип леса – качественный, прочие – количественные
Древесно-кольцевые характеристики	Средняя ширина годовичного кольца до и после начала инвазии, тренд радиального прироста до и после неё же	Количественные
Связь радиального прироста и погоды	Наличие статистически значимой реакции радиального прироста на температуру и осадки с мая по ноябрь предыдущего и текущего года	Качественные
Географические координаты	Широта и долгота	Количественные

выбирали, минимизируя значение критерия Акаике (функция `steAIC` пакета MASS 7.3-60 [Venables, Ripley, 2002]) и максимизируя коэффициент детерминации R^2 . Для расчёта R^2 линейных моделей со смешанными эффектами использовали функцию `r.squaredGLMM` пакета MuMIn 1.47.5 [Bartoń, 2023].

Для выявления закономерностей в распределении деревьев по категориям состояния в изученных древостоях мы разбили их на однородные группы, рассчитав евклидово расстояние между их виталитетными спектрами и применив к полученной матрице алгоритм Варда (функции `dist` и `hclust` пакета `base`).

Статистический анализ данных был выполнен в R 4.3.2 [R Core Team, 2021].

Результаты

Характеристики изученных сообществ.

Типичный изученный нами древостой имеет большие запасы стволовой древесины, высокую полноту и содержит в составе не менее 50% кедра сибирского. Большинство древостоев приспевающие, меньшее количество относится к средневозрастным. Значения стандартных отклонений для возрастов, высот и диаметров (табл. 3) соответствуют одновозрастным или условно-разновозрастным древостоям [Семечкин, 2002].

Тип леса большинства древостоев разнотравный; мелкотравный, крапивный и травяно-моховой, типы представлены одной пробной площадью каждый. Исследован-

ные лесные сообщества сформировались в мезотрофных влажных автоморфных местообитаниях, кроме сырого травяно-мохового кедровника небольшого болота. Так, увлажнённость местообитаний, рассчитанная по шкале Л.Г. Раменского с соавт. [Раменский и др., 1956] изменяется от 70.5 до 77.2 ступени, но обычно не превышает 72.0, а богатство-засоление почв изменяется от 7.8 до 9.0 ступени. Оценка тех же экологических факторов, полученная по шкалам И.А. Цаценкина с соавт. [Цаценкин и др., 1978], в целом повторяет эти результаты (коэффициент корреляции Пирсона для увлажнения местообитаний 0.907, для богатства-засоленности почв 0.692).

Наблюдаемая нами плотность поселения *I. amitinus* несколько ниже, а длина маточных ходов больше по сравнению с ранее опубликованными значениями [Керчев и др., 2020]. Доля деревьев с его поселениями или их следами в большинстве случаев на момент проведения исследования была невысока, но в некоторых древостоях превышала 50% (рис. 2).

Изученные древостои значительно различаются по степени нарушенности (рис. 3). В сочетании с высокой изменчивостью встречаемости союзного короеда это указывает на разную степень развития его очагов.

Отдельно следует описать результаты для Лучаново-Ипатовского кедровника, который был исследован, но полученные результаты не вошли в анализ из-за того, что

Таблица 3. Таксационные характеристики изученных древостоев (Min – минимум, Q_{75} и Q_{25} – соответственно верхний и нижний квартили, Med – медиана, Max – максимум.)

Статистические характеристики	Доля стволовой древесины кедра в общем запасе	Средний возраст кедра	Стандартное отклонение среднего возраста кедра	Средний диаметр кедра	Стандартное отклонение среднего диаметра кедра	Средняя высота кедра	Стандартное отклонение средней высоты кедра	Запас стволовой древесины кедра на 1 га	Общий запас стволовой древесины на 1 га	Полнога древостоя
Max	100	190.4	40.6	65.8	21.6	29.1	4.1	654	654	1.09
Q_{75}	100	163.2	21.3	54.8	15.6	27.1	3.7	504	569	0.91
Med	91	137.5	12.5	49.4	12.3	25.0	2.9	351	462	0.83
Q_{25}	52	125.2	8.4	47.8	10.5	24.2	2.6	232	380	0.72
Min	50	109.1	5.0	31.9	9.8	22.7	2.4	146	292	0.56

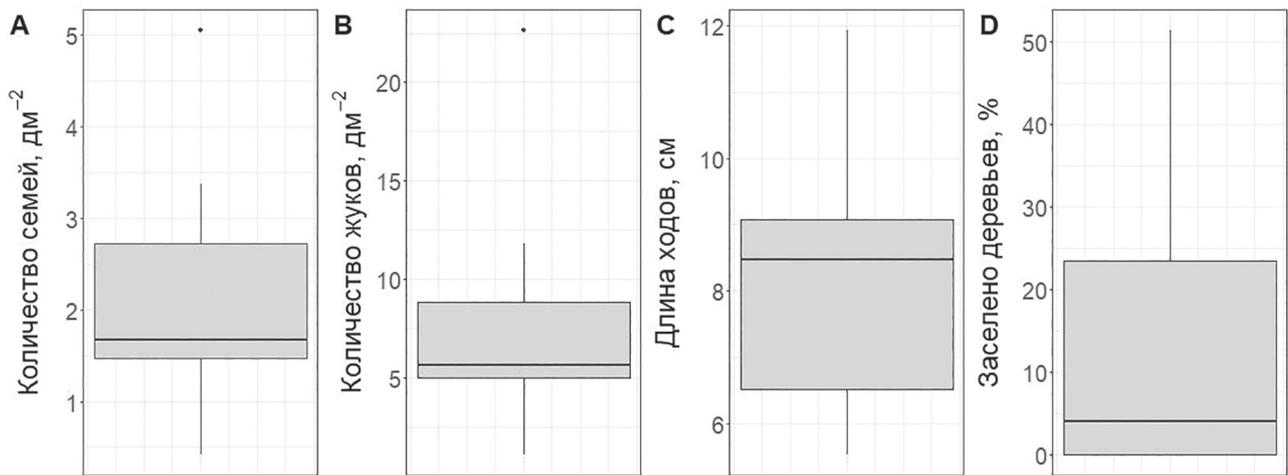


Рис. 2. Популяционные характеристики союзного короеда в изученных древостоях: горизонтальная линия – медиана; прямоугольник с серой заливкой – область между верхним и нижним квартилями; вертикальные линии – расстояние до минимального и максимального значений.

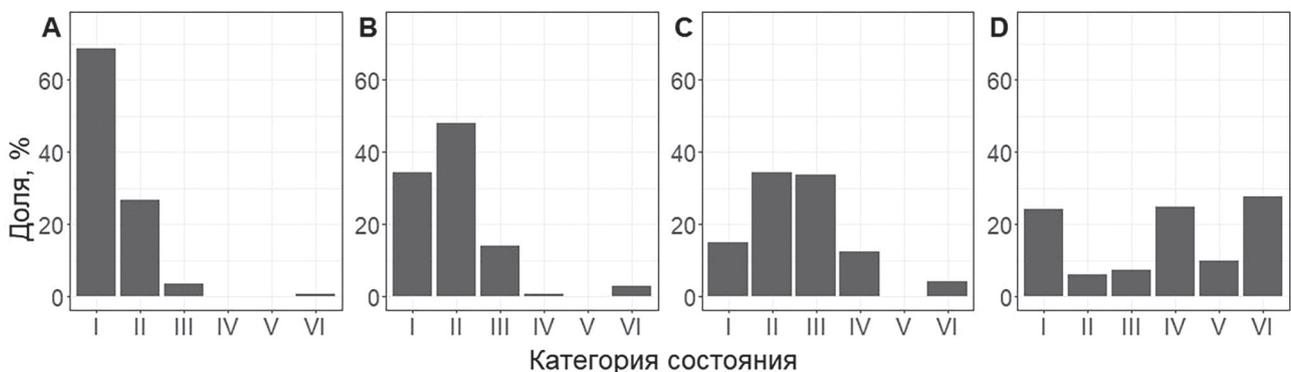


Рис. 3. Усреднённые по кластерам распределения деревьев по категориям состояния.

он резко отличается от остальных объектов. Эти различия связаны с тем, что очаг массового размножения *I. amitinus* в нём развился после дефолиации сибирским шелкопрядом *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. Как следствие, на момент обследования встречаемость союзного короеда в нём достигла 95%, около 85% деревьев погибло, а почти все оставшиеся были усыхающими. Единичные живые деревья в нём были сильно ослаблены.

Достаточно сильно кедр повреждён стволовыми гнилями. Квартильный размах степени развития гнили составляет 31.3–41.9%, максимум равен 67.1%. Из возбудителей болезней чаще всего встречаются нектрия, трутовик Швейница, опёнок, сосновая и еловая губки (63.6%) и корневая губка (36.3%).

Кедр сибирский в изученных древостоях характеризуется высокими значениями радиального прироста. Минимальная ширина годичного кольца до начала инвазии

I. amitinus была равна 0.555 мм, после – 0.795 мм. Тренд радиального прироста в разных древостоях изначально был разнонаправленным (линейный коэффициент от –0.075 до 0.057), но после формирования очагов союзного короеда почти везде у живых деревьев он сменился на восходящий. Радиальный прирост наиболее чувствителен к осадкам февраля (в семи древостоях), мая (в пяти) и июня (в трёх) текущего года. Во всех случаях связь между ним и количеством осадков была положительной.

Анализ главных компонент. Исследование результатов анализа главных компонент показало, что хорошо интерпретируются только первые четыре из них (табл. 4), суммарно объясняющие 69.8% общей дисперсии (доля объяснённой дисперсии для отдельных компонент составляет от 22.4 до 11.7%).

Тесная связь с этими компонентами, согласно принятым нами критериям, была пока-

Таблица 4. Признаки древостоев, наиболее тесно связанные с главными компонентами (ГК) 1–4 (Для количественных признаков приведены значения коэффициентов корреляции, для качественных – η^2 .)

ГК	Признаки и меры их связи с главными компонентами
1	Доля деревьев категории состояния III (0.789); развитие комлевой гнили (0.707); богатство-засоление по шкалам Раменского (0.689) и Цаценкина (0.678); длина маточных ходов (0.659); средний возраст кедр (0.400); тренд радиального прироста до начала инвазии (–0.444); полнота древостоя (–0.478); средняя ширина годичного кольца после (–0.486) и до (–0.491) начала инвазии; плотность поселения союзного короёда, жуков (–0.540) и семей (–0.551) родительского поколения; увлажнённость по шкалам Цаценкина (–0.734) и Раменского (–0.787); доля деревьев категории состояния I (–0.845)
2	Запас стволовой древесины кедр на 1 га (0.907) и её доля в запасе для насаждения в целом (0.866); доля деревьев со следами поселений союзного короёда (0.778); общий запас стволовой древесины на 1 га (0.687); доля деревьев IV (0.683) и V (0.585) категорий состояния; стандартное отклонение возраста кедр (0.510); средний диаметр кедр (0.438); доля деревьев VI категории состояния (0.402); тренд радиального прироста после начала инвазии (0.402); увлажнённость по шкале Раменского (–0.418); доля деревьев II категории состояния (–0.435); средняя ширина годичного кольца после начала инвазии (–0.513); увлажнённость по шкале Цаценкина (–0.621); средняя ширина годичного кольца до начала инвазии (–0.633)
3	Широта (0.701); доля деревьев II категории состояния (0.680), средняя высота кедр (0.626); стандартные отклонения возраста (0.458), диаметра (0.413) и высоты (0.404) кедр; средняя ширина годичного кольца до начала инвазии (0.379); поражение древостоя заборным трутовиком (0.377); средняя ширина годичного кольца после начала инвазии (0.373); общий запас стволовой древесины на 1 га (0.369); богатство-засоление по шкале Цаценкина (–0.331); доля деревьев со следами поселений союзного короёда (–0.483); доли деревьев категорий состояния V (–0.488) и VI (–0.602); долготы (–0.610)
4	Стандартное отклонение высоты (0.663) кедр; полнота (0.594); плотность поселения союзного короёда, семей (0.579) и жуков (0.524) родительского поколения; стандартное отклонение возраста кедр (0.480); доля деревьев III категории состояния (0.457); увлажнённость по шкале Раменского (0.403); стандартное отклонение диаметра кедр (0.339); наличие статистически значимой реакции радиального прироста на температуру ноября предыдущего сезона (0.325); поражение древостоя заборным трутовиком (0.275); наличие статистически значимой реакции радиального прироста на осадки мая (0.249) и июля (0.238) текущего сезона; тип леса (0.229); богатство-засоление по шкале Цаценкина (–0.196); доли деревьев II категории состояния (–0.222); доля стволовой древесины кедр в её запасе для насаждения в целом (–0.243); доля деревьев VI категории состояния (–0.392); богатство-засоление по шкале Раменского (–0.464); средняя высота (–0.563) и диаметр (–0.646) кедр

зана для 37 характеристик (см. табл. 4). Среди них хорошо представлены признаки, описывающие состояние популяции союзного короёда, характеризующие благоприятность местообитания геоботанические индексы, древесно-кольцевые и таксационные характеристики, доли деревьев разных категорий состояния. Также на результаты оказывают влияние географические координаты. Почти не связаны с этими компонентами фитопатологические характеристики и переменные, описывающие зависимость роста кедр от погодных условий. Результаты анализа попарных связей между признаками представлены в Приложении.

Регрессионный анализ. Большое количество проанализированных признаков затрудняет выбор потенциальных предикторов с помощью анализа полной матрицы связей. Поэтому предикторы были выбраны по результатам такого анализа внутри при-

знаков, связанных с первыми четырьмя ГК (см. табл. 4).

Лучшая модель доли деревьев, заселённых союзным короёдом, построенная на основе анализа структуры признаков ГК2, включала долю кедр в запасе насаждения в качестве единственного предиктора (табл. 5; рис. 4). Тесно связан с этой характеристикой (коэффициент корреляции Спирмена 0.813, уровень значимости 0.002) запас стволовой древесины кедр на 1 га, но основанная на нём модель показывает несколько худшие результаты.

Довольно хорошие результаты показала модель доли деревьев со следами поселения союзного короёда, основанная на связанной с ГК1 ширине годичного кольца до начала инвазии (см. табл. 5; рис. 4). В значительной мере этот признак отражает возрастные изменения (коэффициент его корреляции с возрастом кедр

Таблица 5. Результаты линейного моделирования популяционных характеристик *I. amitinus*: доли деревьев со следами его поселения и плотности его поселения (семей дм^{-2})

Зависимые переменные	Предикторы	Коэффициенты	AIC	R^2
Доля деревьев со следами поселения <i>I. amitinus</i>	Свободный член	124.739	92.27	0.413
	Ширина годовичного кольца до начала инвазии	-51.198		
Доля деревьев со следами поселения <i>I. amitinus</i>	Свободный член	-19.610	92.13	0.305
	Доля кедра в запасе насаждения	0.399		
Плотность поселения <i>I. amitinus</i> без учёта вклада погоды	Свободный член	-2.267	35.39	0.434
	Стандартное отклонение высоты кедра	1.417		
Плотность поселения <i>I. amitinus</i> с учётом влияния осадков мая текущего года (+) и его отсутствия (0)	Свободный член (0)	-1.061	40.00	0.592
	Стандартное отклонение высоты кедра (0)	0.817		
	Свободный член (+)	-1.573		
	Стандартное отклонение высоты кедра (+)	1.297		

-0.545, уровень значимости 0.087), но эта связь недостаточно тесна, чтобы связывать радиальный прирост с возрастом непосредственно.

Плотность поселения союзного короеда для жуков родительского поколения и семей

тесно связаны друг с другом (коэффициент корреляции Пирсона 0.982, уровень значимости 6.29×10^{-7}), поэтому модель была построена только для второй популяционной характеристики. Анализ её связей с други-

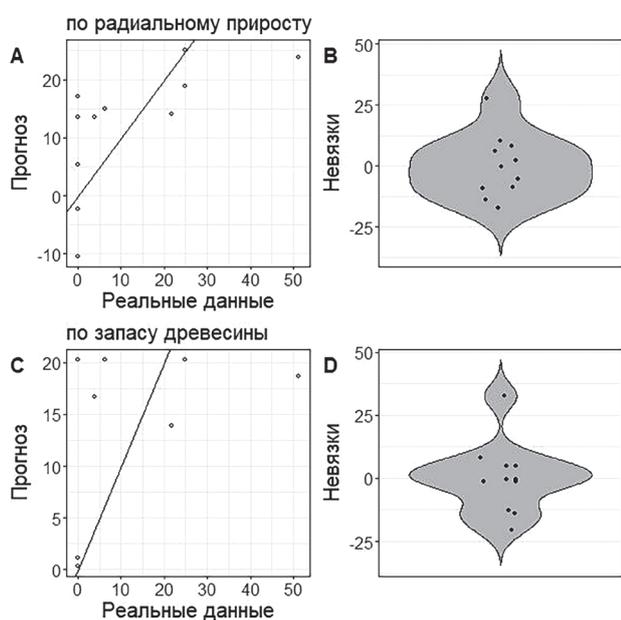


Рис. 4. Точность моделей доли деревьев со следами поселения *I. amitinus* (%) с шириной годовичного кольца до начала инвазии (А, В) и долей кедра в запасе насаждения (С, D) в качестве предикторов: А, С – графики совпадения реальных и прогнозных значений; прямой обозначено местонахождение точек при абсолютно точном прогнозе; В, D – графики, иллюстрирующие дисперсию отклонений предсказанных значений от реальных (невязок); точками обозначены значения невязок; областью с серой заливкой – плотность вероятности их распределения.

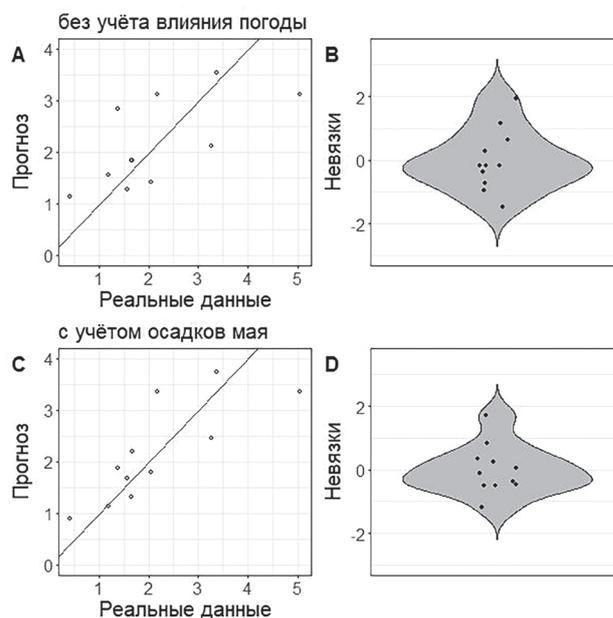


Рис. 5. Точность моделей плотности поселения *I. amitinus* (семей дм^{-2}) с дисперсией высоты деревьев кедр в качестве предиктора, не учитывающих (А, В) и учитывающих (С, D) влияние недостатка влаги в мае: А, С – графики совпадения реальных и прогнозных значений; прямой обозначено местонахождение точек при абсолютно точном прогнозе; В, D – графики, иллюстрирующие дисперсию невязок; точками обозначены значения невязок; областью с серой заливкой – плотность вероятности их распределения.

ми признаками сообществ показал наличие связи со стандартным отклонением деревьев кедра по высоте и с чувствительностью его прироста к осадкам мая и июля текущего года. Поскольку два из трёх признаков качественные, помимо обычной линейной модели тестировали также модели со смешанными эффектами.

По критерию минимизации АИС наилучший результат был показан моделью, где единственным предиктором выступала дисперсия высоты кедра. Однако точность прогноза для модели, в которую в качестве предиктора была включена чувствительность к осадкам мая текущего года, была значительно выше (см. табл. 5; рис. 5). Эта модель учитывает, что зависимость плотности поселения союзного короеда от разброса высот деревьев различается в древостоях, реагирующих на колебания майских осадков и индифферентных к ним.

Обсуждение

Интерпретация главных компонент. Из 15 признаков, связанных с ГК1 (см. табл. 3), есть как популяционные характеристики союзного короеда (плотность поселения для семей и для жуков родительского поколения), так и признаки, описывающие состояние древостоя (доля деревьев I и III категорий состояния). Некоторые другие характеристики так или иначе связаны с возрастными изменениями и долговечностью деревьев. С возрастом происходит развитие комлевой гнили [Стороженко, 2004; Стороженко, 2008; Liepiņš et al., 2023], снижается ширина годичных колец, направление тренда радиального прироста меняется с восходящего на нисходящий [Speer, 2011]. Негативно влияет на долговечность деревьев увеличение плодородия почвы из-за перераспределения ресурсов от защитных механизмов в пользу ростовых [Piovesan, Biondi, 2021].

Связь доли деревьев I и III категорий состояния с ГК1 имеет противоположный знак. С долей ослабленных деревьев по знаку совпадают такие характеристики пробных площадей, как плотность поселения *I. amitinus*, развитие комлевой гнили, показатели богатства-засоления и средний возраст кедра. От-

личаются по знаку от доли деревьев этой категории состояния ширина годичных колец и увлажнённость почвы (см. табл. 4). Учитывая это, ГК1 можно интерпретировать как ухудшение жизненного состояния кедра, которое обусловлено комплексом процессов, связанных с возрастными изменениями, и ведёт к снижению устойчивости отдельных деревьев к атакам ксилофагов [Lexner, 1997; Peltonen et al., 1997].

Парадоксальной выглядит отрицательная связь плотности поселения короеда с ГК1 (см. табл. 4): ослабление кедра, таким образом, ведёт к менее эффективному освоению кормовой базы, если оценивать её через площадь боковой поверхности луба на семью. Это может быть интерпретировано как снижение конкуренции между особями *I. amitinus* при ослаблении древостоев из-за возрастания количества доступных для заселения деревьев [Мозолевская, 1982]. На справедливость последнего предположения косвенно указывает [Маслов, 2010] положительная связь длины маточных ходов и ГК1 (см. табл. 4).

Положительная связь с ГК2 показана для доли деревьев со следами поселения союзного короеда и для доли отмирающих и погибших деревьев в древостое. Отрицательно с ГК2 связана доля ослабленных деревьев. Однако наибольшее значение при интерпретации этой компоненты мы придаём характеристикам, так или иначе описывающим биомассу *P. sibirica* (объём его стволовой древесины и диаметр). Обе эти таксационные характеристики в условиях южной тайги Западной Сибири имеют прямую линейную связь с биомассой ветвей [Усольцев, 2010], которые союзный короед заселяет в первую очередь [Керчев и др., 2019]. Противоположный знак с объёмом стволовой древесины кедра на 1 га и его диаметром имеют ширина годичного кольца и увлажнённость (см. табл. 4). Ширина годичного кольца снижается из-за усиления конкуренции между деревьями [Von Oheimb et al., 2011; Zhang et al., 2009] при росте биомассы на единицу площади древостоя. Значения индексов увлажнённости местообитания в условиях региона исследований растут параллельно снижению биомассы древесного яруса [Пологова и др., 2013].

Согласно нашей интерпретации, отмирание деревьев кедров сибирского в очагах *I. amitinus* усиливается при увеличении его кормовой базы, выраженной через запас стволовой древесины кедров на 1 га, что в целом типично для агрессивных видов ксилофагов [Исаев и др., 1988; Маслов, 2010; Lexer, 1997; Negrón et al., 2009; Reed, Hood, 2021]. С отмиранием части деревьев связан положительный тренд радиального прироста живых деревьев после начала инвазии (см. табл. 4). Увеличение ширины годичного кольца типично для деревьев, часть окружения которых пострадала или погибла из-за атак короедов [Eisenhart, Veblen, 2000; Svoboda et al., 2012]. Таким образом, ГК2 может быть рассмотрена как величина кормовой базы союзного короеда, увеличение которой способствует развитию его очагов.

Интерпретация ГК3 и ГК4 по сравнению с первыми двумя главными компонентами менее очевидна. Наиболее тесная положительная связь с ГК3 найдена для значений высоты и диаметра кедров сибирского, величины стандартных отклонений его возраста, отрицательная – для доли сухостойных деревьев (V и VI категории) и доли деревьев со следами поселения союзного короеда (см. табл. 4). Связь ГК3 с разновозрастностью древостоев (см. табл. 3) подтверждает то, что устойчивые к *I. amitinus* древостои схожи с таёжными [Дюкарев и др., 2009]. В последних типично присутствие нескольких поколений кедров, что обеспечивает значительную изменчивость возраста, диаметра и высоты [Семечкин, 2002]. ГК3 мы рассматриваем как меру сходства припоселковых кедровников с таёжными. Последние имеют менее однородные таксационные характеристики, что, видимо, увеличивает их устойчивость к атакам союзного короеда.

Тесная связь ГК3 с широтой и долготой (см. табл. 4) обусловлена выбором объектов: древостои, обладающие низкой нагрузкой на эту компоненту, тяготеют к водоразделу рек Томь и Яя, имеющие высокую нагрузку находятся на водоразделе рек Томь и Обь. Различия по этой компоненте между исследованными древостоями объясняются либо разным уровнем антропогенного изменения [Данчен-

ко, Бех, 2010], либо влиянием почв, на которых они сформированы [Дюкарев, Пологова, 2013].

Список признаков, связанных с ГК4, в значительной степени пересекается с таковым для ГК3 (см. табл. 4). Значителен вклад в ГК4 полноты древостоя, доли стволовой древесины кедров сибирского в общем запасе, стандартного отклонения его возраста, диаметра и, особенно, высоты (см. табл. 4). Как было указано выше, мы рассматриваем признаки, описывающие изменчивость таксационных характеристик, как меру сходства исследованных насаждений с древостоями кедров таёжного типа [Данченко, Бех, 2010; Дюкарев и др., 2009; Семечкин, 2002]. Положительная связь с ГК4 также отмечена для увлажнённости, а отрицательная – для богатства-засоления почв, средних высоты и диаметра кедров (см. табл. 4). Ранее было указано, что припоселковые кедровники отличаются лучшими почвенными условиями [Данченко, Бех, 2010; Пологова и др., 2013], а деревья в них имеют больший диаметр по сравнению с таёжными [Данченко, Бех, 2010]. Эти факты также подчёркивают значимость ГК4 как меры сходства с таёжными древостоями. Также следует упомянуть связь четвёртой главной компоненты с чувствительностью радиального прироста к количеству осадков (см. табл. 4), что у хвойных говорит о недостатке увлажнения древостоев [Babushkina et al., 2018; Pichler, Oberhuber, 2007].

Однако интерпретировать ГК4 только как степень сходства с таёжными кедровыми древостоями не позволяют высокие нагрузки на неё со стороны плотности поселения союзного короеда (см. табл. 4). Положительная связь этого признака с изменчивостью кедров по высоте мы связываем с экологическими предпочтениями союзного короеда. Наблюдения в припоселковых кедровниках показали, что этот вид заселяет в первую очередь хорошо освещённые станции (И.А. Керчев, личное сообщение), что типично для ряда других светлюбивых видов короедов [Aukema et al., 2010; Müller et al., 2022; Peltonen et al., 1997]. В качестве таких станций можно рассматривать и кроны деревьев, значительно превышающие среднюю высоту верхнего яруса древостоя.

Сильнее на таких деревьях сказывается и недостаток осадков [Leuschner, 2020], что ведёт к снижению их устойчивости к короедам [Lexner, 1997; Reed, Hood, 2021]. Возрастание значений ГК4 для древостоя указывает, таким образом, на появление в нём значительного количества деревьев, благоприятных с точки зрения поселения на них *I. amitinus*. Сама же ГК4 может быть рассмотрена как мера влияния влагообеспеченности на устойчивость к союзному короеду.

Вероятный сценарий развития вспышек союзного короеда в таёжных кедровниках. Старение древостоев кедровника приводит к появлению в них деревьев, неспособных противостоять поселению на них союзного короеда (ГК1). Непосредственно возраст в наших исследованиях не показал наличия связи с долей заселённых союзным короедом деревьев (коэффициент корреляции Пирсона 0.051). Но при этом её тесная связь отмечена с шириной годичных колец (см. табл. 5), которую можно рассматривать как интегральный показатель состояния деревьев [Jevsenak, Levanic, 2015; Wargo et al., 2002], обусловленный в том числе их возрастом [Methods of Dendrochronology, 1990]. В целом снижение устойчивости стареющих деревьев [Reed, Hood, 2021] и древостоев к короедам вполне типично [Маслов, 2010; Bleiker et al., 2003; Fettig et al., 2007]. Учитывая, что древостой современных припоселковых кедровников деградируют раньше наступления возраста спелости [Данченко, Бех, 2010; Дюкарев и др., 2009], можно предполагать, что благоприятные условия для формирования очагов *I. amitinus* из-за накопления ослабленных деревьев в таёжных кедровниках будут складываться при достижении ими этого возраста (~160 лет). Однако влияние возрастных изменений на устойчивость к короедам следует рассмотреть в связи с другими характеристиками биогеоценозов [Маслов, 2010; Fettig et al., 2007].

Из характеристик исследованных нами сообществ влияние на устойчивость древостоев к союзному короеду было показано для биомассы кедровника (ГК2), выраженной с помощью доли кедровника в древостое (см. табл. 5). Хотя эта зависимость не очень тесна (см. рис.

4), влияние объёма кормовой базы на степень повреждения древостоя короедами представляется бесспорным [Fettig et al., 2007; Hilszczanski et al., 2006; Klutsch et al., 2009; Negrón et al., 2009; Reed, Hood, 2021]. Как и возраст, доля кормовой породы как предиктор угрозы формирования очагов союзного короеда должна быть рассмотрена в совокупности с другими факторами [Маслов, 2010; Fettig et al., 2007; Hilszczanski et al., 2006].

Кроме старения, снижение устойчивости деревьев кедровника к атакам союзного короеда в исследованных древостоях активизируется при сочетании двух факторов. Первый из них – повышенная освещённость кроны вследствие неоднородности распределения высот деревьев. Второй – это недостаток влаги в конце весны и в середине лета, на роль которого указывает повышенная чувствительность радиального прироста к количеству осадков (ГК4) (см. табл. 5). То, что сильное влияние условий увлажнения на ширину годичного кольца указывает на пониженную способность противостоять атакам короедов, указывали и ранее [Reed, Hood, 2021].

Влияние недостатка влаги на массовые размножения короедов – хорошо известный факт [Маслов, 2010; Aukema et al., 2010; Hansen et al., 2023; Kolb et al., 2016; Solberg, 2004]. Степень повреждения лесов короедами или вероятность появления их очагов в ряде случаев возрастает на дренированных участках или на почвах с низкой водоудерживающей способностью [Маслов, 2010; Lexner, 1997; Müller et al., 2022]. Деревья, высота которых значительно превышает среднюю для верхнего яруса, во-первых, дополнительно страдают от недостатка влаги весной [Leuschner, 2020], во-вторых, температурный режим в верхней части их крон будет наиболее благоприятен для развития теплолюбивого союзного короеда [Смирнов, Керчев, 2023; Burdina et al., 2022]. Такие деревья, расположенные на дренированных участках и имеющие крону, хорошо освещённую в верхней части, являются наиболее привлекательными для *I. amitinus*, и плотность поселения на них достигает ранее установленных [Керчев и др., 2020] значений среднего уровня или превышает его (см. рис. 2).

Наибольшая вероятность появления очагов массового размножения союзного короеда за пределами припоселковых кедровников ожидается, таким образом, при сочетании двух условий. Первое из них – это потеря биологической устойчивости древостоев с преобладанием кедра в связи с их старением и сопровождающимися его процессами. Второе условие – значительная биомасса кедров на единицу площади. Также возможно, что на развитие вспышки *I. amitinus* положительно влияет наличие в древостое достаточного количества деревьев, подвергающихся стрессу в годы с недостаточным весенним увлажнением. Этим условиям лучше всего соответствуют высокопродуктивные разновозрастные древостои в возрасте 160 лет и более, растущие на недостаточно или умеренно увлажнённых почвах.

Под угрозой формирования очагов массового размножения союзного короеда находятся и древостои, ранее пострадавшие от другого сильного стресса. В случае если интенсивность стрессового воздействия оказалась достаточной для истощения пула запасующих углеводов, деревья в массе теряют устойчивость [Niinemets, 2010] и нередко оказываются неспособными противостоять атакам союзного короеда. Наиболее вероятным в условиях Томской области является массовое размножение в результате повреждения кедровых лесов сибирским шелкопрядом [Кондаков, 1974; Kharuk et al., 2017] и пожарами [Зубарева, Перминов, 2014; Gorbatenko et al., 2015].

Ранее проведённое исследование климатического преферендума *I. amitinus* показало [Økland и др., 2019], что наилучшим образом его требованиям соответствует территория, согласно [Исаченко, Шляпников, 1989] находящаяся в пределах средней тайги и южнее. Более половины площади кедровых лесов на этой территории относятся к спелым и перестойным [Данченко, Бех, 2010; Семечкин и др., 1985], что увеличивает риск формирования очагов союзного короеда из-за ухудшения их состояния с возрастом. Способствует формированию очагов и то, что большая их часть растёт на подзолистых и дерново-подзолистых почвах [Данченко, Бех, 2010; Семечкин и др., 1985]. Условиям увлажнения, в которых находятся изученные нами припоселко-

вые кедровники, соответствуют, в частности, наименее влажные варианты темнохвойных таёжных лесов широко распространённой [Данченко, Бех, 2010; Семечкин и др., 1985] зеленомошной группы [Пологова и др., 2013]. Леса в таких условиях, видимо, подвергаются периодически возникающему дефициту влаги в начале вегетационного периода, поскольку для этих почв характерен хороший дренаж [Гаджиев, 1976].

Какова среди южно- и среднетаёжных кедровников Западно-Сибирской равнины доля разновозрастных, сказать сложно. С одной стороны, формирование разновозрастных древостоев характерно для кедровых лесов исследованной территории [Седых, 1979]. С другой – этому препятствуют пожары [Семечкин и др., 1985], которые с конца XIX века, а возможно и ранее, проходили значительную часть лесов [Зубарева, Перминов, 2014; Лактионов, 1979; Gorbatenko et al., 2015]. Тем не менее значительная часть кедровников Западно-Сибирской равнины имеет условно-разновозрастный, меньше – абсолютно-разновозрастный тип возрастной структуры. Изменчивость деревьев по высоте в таких древостоях [Семечкин и др., 1985] сопоставима с теми значениями, которые мы наблюдали в изученных нами (см. табл. 3) или превышает её.

Ключевым препятствием для формирования очагов массового размножения *I. amitinus* в средней и южной тайге Западно-Сибирской равнины являются недостаточные запасы кормового субстрата в них. В среднем запасы древесины кедров для этого региона составляют 130–150 м³ га⁻¹ [Семечкин и др., 1985], причём для кедровников характерно значительное участие в древостое других видов [Данченко, Бех, 2010; Рысин, 2011; Семечкин и др., 1985]. Может в таёжных лесах накапливаться и сопоставимый с припоселковыми кедровниками (см. табл. 3) запас древесины (общий до 490, кедров до 300 м³ га⁻¹) [Пологова и др., 2013], но возраст и породный состав таких насаждений указывает на длительное их развитие без влияния пожаров [Седых, 1979], что для территории Томской области нетипично [Зубарева, Перминов, 2014; Лактионов, 1979; Gorbatenko et al., 2015]. К на-

стоящему же моменту леса большей частью или сформированы на горях, возникших не позднее конца XIX века, или пройдены пожарами, или с высокой вероятностью будут пройдены ими в средне- и долгосрочной перспективе [Зубарева, Перминов, 2014; Лактионов, 1979; Gorbatenko et al., 2015].

До некоторой степени потенциал угрозы таёжным кедровникам со стороны союзного короеда может быть рассмотрен с помощью аналогии со вспышками массового размножения рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* Geoffr. Томская область относится к числу регионов, в которых велики как площадь его очагов, так и их встречаемость по годам [Лямцев, 2012]. В отличие от большей части ареала, в Томской области этот вид дефолирует не сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.), а кедр сибирский [Коломиец и др., 1972]. Но при этом, согласно архивным данным Томского центра защиты леса и Томского управления лесами, наносимый им ущерб сосредоточен практически исключительно в припоселковых кедровниках. По этим же данным, единственным исключением является вспышка его массового размножения начала 1990х гг. в таёжных кедровниках бассейнов рек Парбиг и Кёнга. По-видимому, из-за особенностей припоселковых кедровников, сильно отличающих их от естественных древостоев [Данченко, Бех, 2010], в них складываются особенно благоприятные условия для формирования очагов массового размножения *N. sertifer*. Аналогичную ситуацию мы предполагаем и для *I. amitinus*.

Заключение

Степень угрозы массовых размножений союзного короеда для таёжных древостоев на основе анализа данных, полученных в его очагах, которые сформированы в припоселковых кедровниках, невозможно оценить напрямую из-за резких отличий между ними. Поэтому для решения этой задачи мы прибегли к выделению тех условий, в которых развивается массовое размножение этого вида. Сочетание многомерных статистических методов с корреляционным анализом и

проверкой статистических гипотез показало, что массовому размножению союзного короеда способствует периодический недостаток влаги весной и комплекс таксационных характеристик, развивающийся на поздних стадиях сукцессии кедровых лесов. В качестве последних выступают большие запасы древесины кедра, высокая дисперсия его деревьев по высоте, связанное со старением снижение их биологической устойчивости.

Ранее проведённое исследование климатического преферендума союзного короеда показало, что для него благоприятны условия средней и южной тайги. Экстраполяция полученных нами результатов на кедровники таёжного типа в средне- и южнотаёжной частях Западно-Сибирской равнины показала, что единственным обстоятельством, которое препятствует масштабному их повреждению союзным короедом, является недостаточный запас древесины кедра в расчёте на 1 га. Древостои, кормовая база в которых достаточна для формирования очагов *I. amitinus*, развились в результате длительного развития без воздействия пожаров, что в настоящее время является исключением. В силу этого обстоятельства условия для массового размножения союзного короеда в таёжных кедровниках в обозримом будущем будут оставаться неблагоприятными. Исключение представляют древостои, подвергшиеся сильным стрессам, таким как дефолиация сибирским шелкопрядом или устойчивый низовой пожар. После миграции оттуда короедов очаги могут образовываться в участках, не затронутых этими и другими неблагоприятными воздействиями.

Финансирование работы

Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (проект «Методологические основы оценки лесопатологических рисков в насаждениях юга Средней Сибири» FEFE-2024-0016, проект «Потоки и баланс углерода в лесных и болотных экосистемах юга таежной зоны Западной Сибири: комплексный мониторинг, анализ и прогноз» FWRG-2025-0002).

Приложение

В приложении представлены графы, построенные с помощью функции `igraph` пакета `igraph 1.6.0`¹. Каждый граф описывает структуру парных связей между признаками, имеющими наиболее высокую нагрузку на данную главную компоненту (РС; от первой до четвертой). Каждая вершина графа – определённый признак, цвет и толщина ребра (линии, связывающей вершины) описывает характер и силу связи между признаками.

Для удобства чтения и интерпретации графов показаны только рёбра, соединяющие наиболее тесно связанные между собой признаки, то есть уровень значимости статистики, описывающей связь между ними, должен быть $\leq 0,05$.

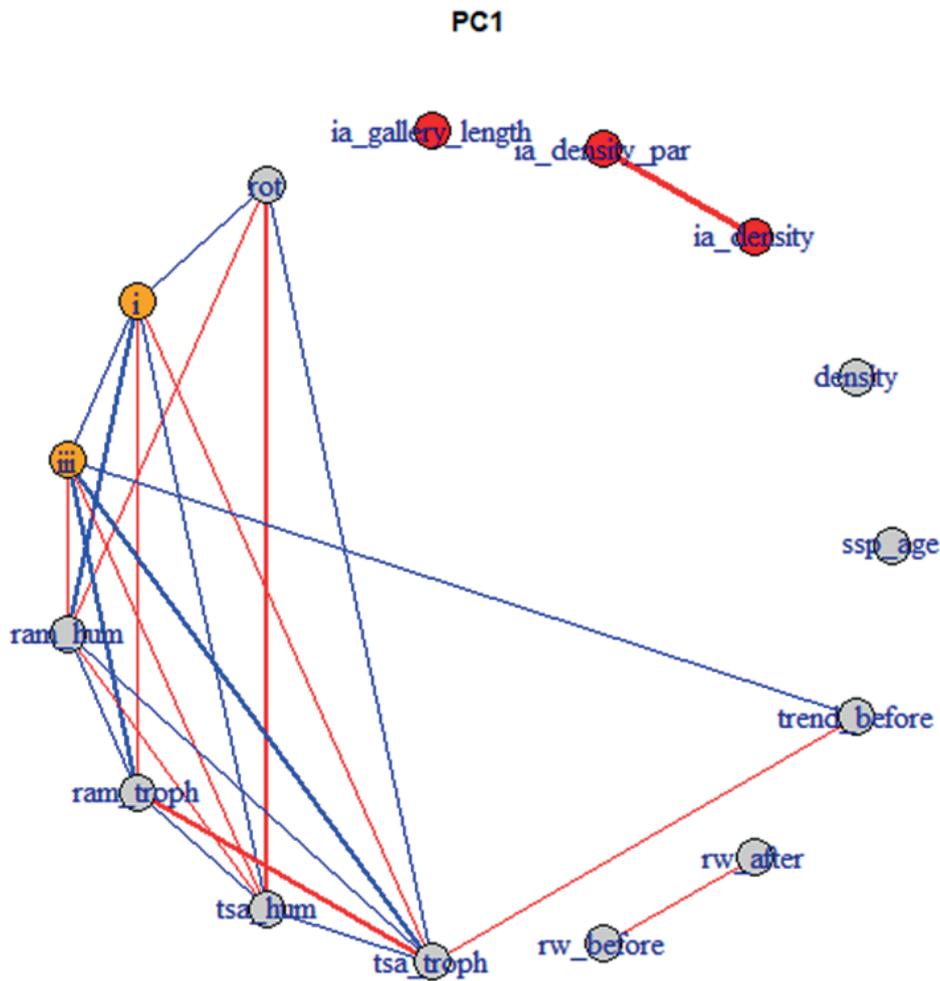
¹ Csardi G., Nepusz T. The Igraph Software Package for Complex Network Research // *Complex Systems*. 2006. Iss. 1695. P. 1695. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7682609>

В зависимости от шкалы измерения признаков, связь описана следующими статистиками:

- для двух количественных признаков – коэффициент корреляции Спирмена,
- для количественного и качественного признака – критерий Краскала – Уоллиса,
- для двух качественных признаков – критерий хи-квадрат.

Вершины, обозначающие характеристики популяций короеда, выделены красным цветом, категории состояния – оранжевым, прочие характеристики древостоев – серым.

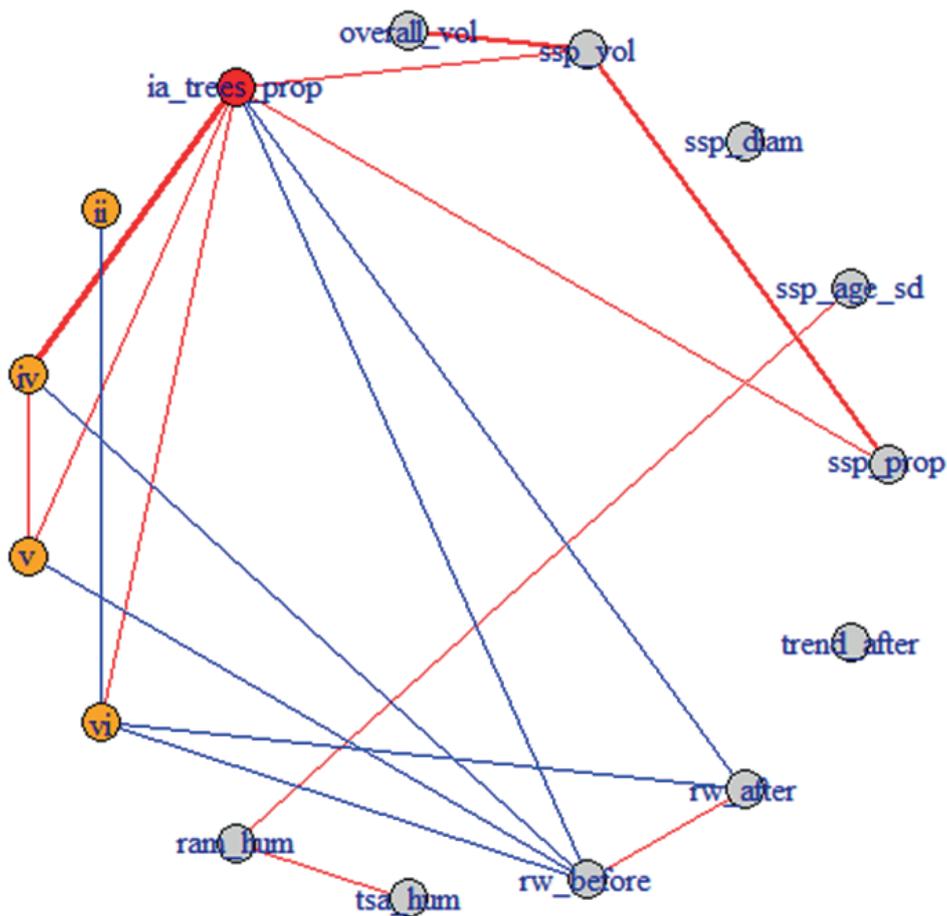
Толщина рёбер графа соответствует силе связи между признаками (чем толще, тем сильнее). Синий цвет означает отрицательную корреляцию, красный – положительную корреляцию, зелёный – статистически значимую на уровне $\leq 0,05$ связь качественного признака с количественным или с другим качественным.



Расшифровка признаков:

- ia_gallery_length: средняя длина маточных ходов, см;
- ia_density_par: плотность поселения союзного короледа, жуков родительского поколения дм^{-2} ;
- ia_density: плотность поселения союзного короледа, семей дм^{-2} ;
- density: полнота древостоя;
- ssp_age: средний возраст кедра, лет;
- trend_before: линейный коэффициент тренда радиального прироста до начала инвазии союзного короледа;
- rw_after: средняя ширина годичных колец (мм) после начала инвазии союзного короледа;
- rw_before: средняя ширина годичных колец (мм) до начала инвазии союзного короледа;
- tsa_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Цаценкина с соавт.;
- tsa_hum: уровень влажности почвы по шкале Цаценкина с соавт.;
- ram_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Раменского с соавт.;
- ram_hum: уровень влажности почвы по шкале Раменского с соавт.;
- iii: доля сильно ослабленных деревьев кедра;
- i: доля здоровых деревьев кедра;
- rot: средняя степень поражённости деревьев гнилью, % от площади поперечного сечения ствола.

PC2



Расшифровка признаков:

overall_vol: общий запас древостоя, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$;

ssp_vol: запас древостоя кедра, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$;

ssp_diam: средний диаметр кедра, см;

ssp_age_sd: стандартное отклонение возраста кедра;

ssp_prop: доля кедра в древостое по запасу древесины;

trend_after: линейный коэффициент тренда радиального прироста после начала инвазии союзного короеда;

rw_after: средняя ширина годичных колец (мм) после начала инвазии союзного короеда;

rw_before: средняя ширина годичных колец (мм) до начала инвазии союзного короеда;

tsa_hum: уровень влажности почвы по шкале Цаценкина с соавт.;

ram_hum: уровень влажности почвы по шкале Раменского с соавт.;

vi: доля старого сухостоя кедра;

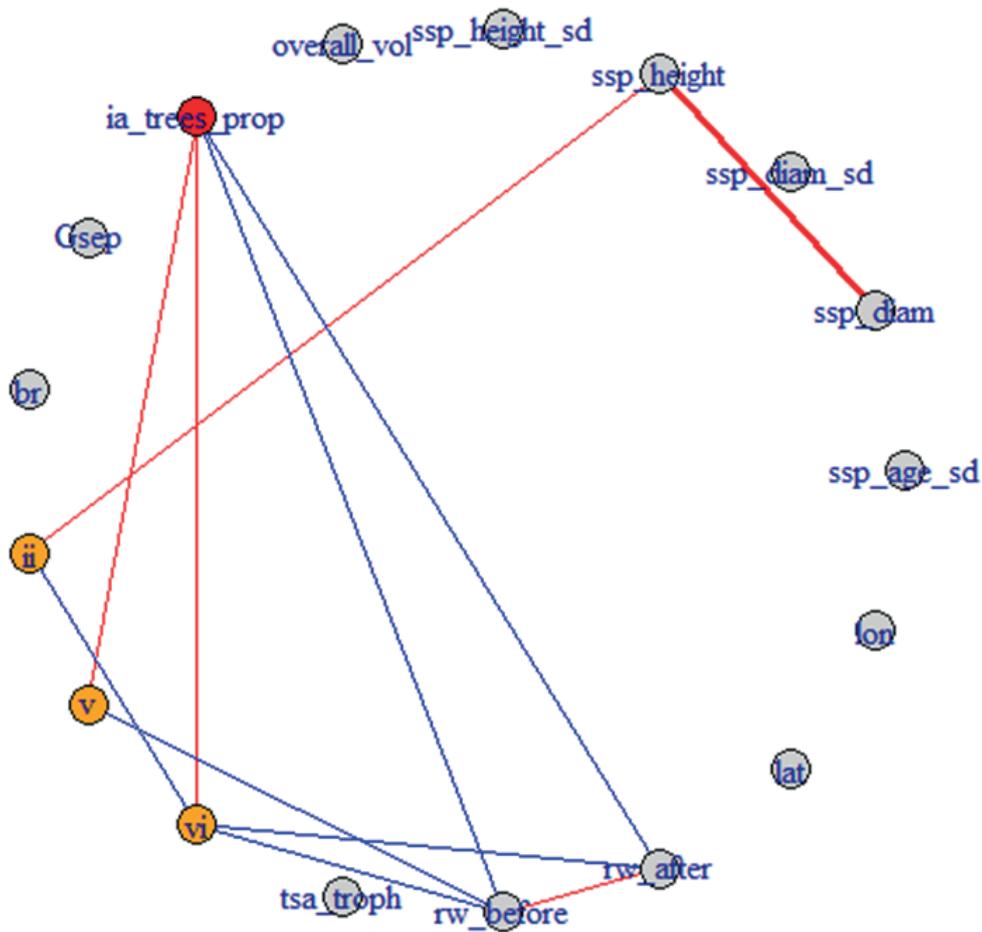
v: доля свежего сухостоя кедра;

iv: доля отмирающих деревьев кедра;

ii: доля ослабленных деревьев кедра;

ia_trees_prop: доля деревьев кедра с признаками поселения союзного короеда.

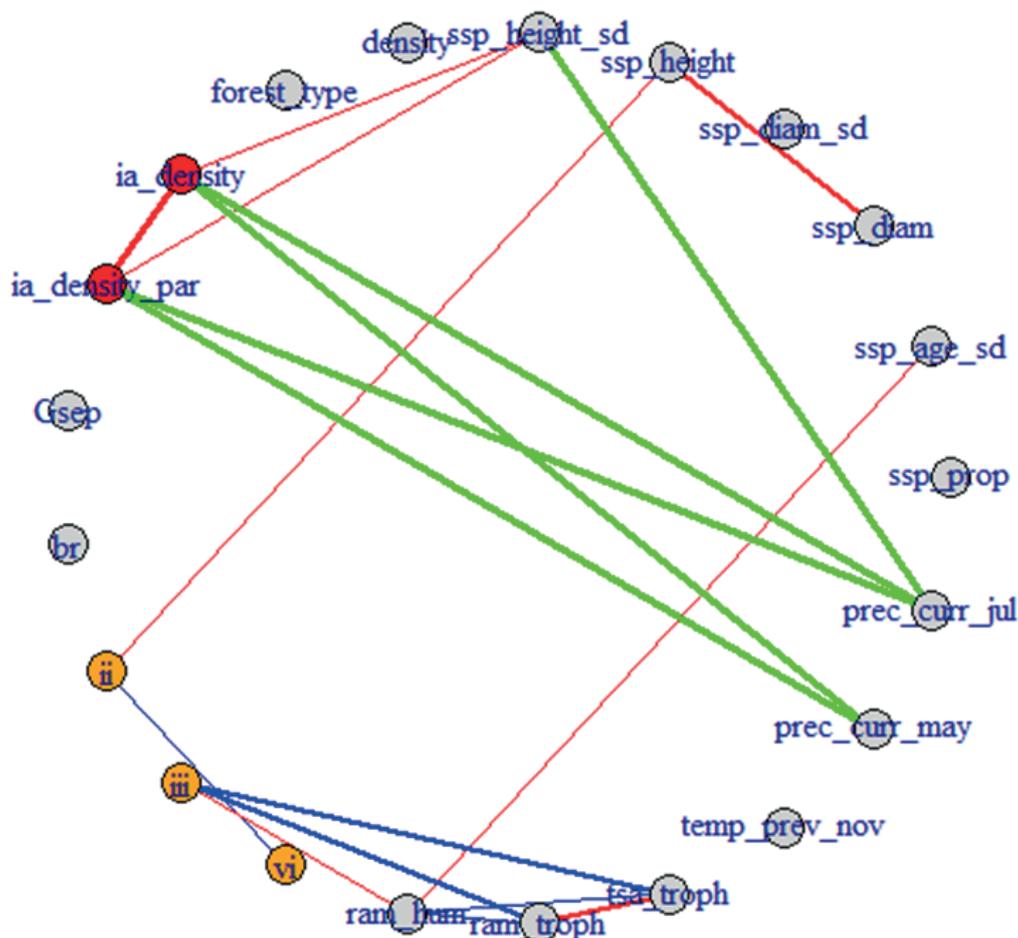
PC3



Расшифровка признаков:

- ssp_height_sd: стандартное отклонение высоты кедра;
- ssp_height: средняя высота кедра, м;
- ssp_diam_sd: стандартное отклонение диаметра кедра;
- ssp_diam: средний диаметр кедра, см;
- ssp_age_sd: стандартное отклонение возраста кедра;
- lon: долгота пробной площади;
- lat: широта пробной площади;
- rw_after: средняя ширина годичных колец (мм) после начала инвазии союзного короеда;
- rw_before: средняя ширина годичных колец (мм) до начала инвазии союзного короеда;
- tsa_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Цаценкина с соавт.;
- vi: доля старого сухостоя кедра;
- v: доля свежего сухостоя кедра;
- ii: доля ослабленных деревьев кедра;
- br: доля деревьев с ведьмиными метлами;
- Gsep: наличие на пробной площади заборного трутовика;
- ia_trees_prop: доля деревьев кедра с признаками поселения союзного короеда;
- overall_vol: общий запас древостоя, м³ га⁻¹.

PC4



Расшифровка признаков

ssp_height_sd: стандартное отклонение высоты кедр;

ssp_height: средняя высота кедр, м;

ssp_diam_sd: стандартное отклонение диаметра кедр;

ssp_diam: средний диаметр кедр, см;

ssp_age_sd: стандартное отклонение возраста кедр;

ssp_prop: доля кедр в древостое по запасу древесины;

prec_curr_jul: коэффициент корреляции ширины годичного кольца кедр с количеством осадков июля текущего года;

prec_curr_may: коэффициент корреляции ширины годичного кольца кедр с количеством осадков мая текущего года;

temp_prev_nov: коэффициент корреляции ширины годичного кольца кедр с температурой ноября предыдущего года;

tsa_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Цаценкина с соавт.;

ram_troph: уровень богатства-засоления почвы по шкале Раменского с соавт.;

ram_hum: уровень влажности почвы по шкале Раменского с соавт.;

vi: доля старого сухостоя кедр;

iii: доля сильно ослабленных деревьев кедр;

ii: доля ослабленных деревьев кедр;

br: доля деревьев с ведьмиными метлами;

Gsep: наличие на пробной площади заборного трутовика;

ia_density_par: плотность поселения союзного короеда, жуков родительского поколения дм^{-2} ;

ia_density: плотность поселения союзного короеда, семей дм^{-2} ;

forest_type: тип леса;

density: полнота древостоя.

Литература

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Алпатьев А.М., Архангельский А.М., Подоплелов Н.Я., Степанов А.Я. Физическая география СССР (Азиатская часть). М.: Высшая школа, 1976. 360 с.
- ВНИИГМИ-МЦД: база данных. URL: <http://aisori-meteo.ru/waisori/index0.xhtml> (дата обращения: 01.07.2024).
- Гаджиев И.М. Почвы бассейна реки Васюган. Новосибирск: Наука, 1976. 152 с.
- Данченко А.М., Бех И.А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Томский государственный университет, 2010. 424 с.
- Демидко Д.А. Шкала оценки состояния деревьев кедрового в ненарушенных древостоях Горного Алтая // Проблемы кедрового. 2003. № 7. С. 56–61.
- Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Кривец С.А., Бисирова Э.М. Припоселковые кедровники как объект охраны и реконструкции // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2 (6). С. 75–83.
- Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Почвы припоселковых кедровников // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 7–22.
- Евсеева Н.С. География Томской области (природные условия и ресурсы). Томск: Изд-во Томского университета, 2001. 223 с.
- Зубарева А.Е., Перминов В.А. Анализ статистических данных по лесным пожарам в Томской области // Вестник науки Сибири. 2014. № 1 (11). С. 25–33.
- Ипатов В.С., Мишин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб, 2008. 71 с.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.Н. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
- Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. Черный пихтовый усач *Monochamus urussovii* (Fisch.). Новосибирск: Наука, 1988. 263 с.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.
- Керчев И.А., Кривец С.А., Смирнов Н.А. Анализ популяционных характеристик союзного короеда *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в районах инвазии в Западной Сибири // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева) / под ред. Д.Л. Мусолина, Н.И. Кириченко и А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 170–171.
- Керчев И.А., Мандельштам М.Ю., Кривец С.А., Илинский Ю.Ю. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) – новый чужеродный вид в Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98, № 3. С. 592–599.
- Коломиец Н.Г., Стадницкий Г.В., Воронцов А.И. Рыжий сосновый пилильщик: Распространение, биология, вред, естеств. враги, меры борьбы. Новосибирск: Наука, 1972. 148 с.
- Кондаков Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206–265.
- Королук А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., Захарова В.И., Гоголева П.А., Миронова С.И. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 107 с.
- Королук А.Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 176–197.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Виталитетная структура древостоев кедрового сибирского *Pinus sibirica* Du Tour на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 225–231.
- Лактионов А.Н. Исторический обзор лесных пожаров в Томской области, их причин и последствий // Вопросы географии Сибири. Вып. 12. Томск: Изд-во Томского университета, 1979. С. 127–130.
- Лямцев Н.И. Очаги массового размножения и вредоносность хвоегрызущих насекомых в сосновых лесах России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической Академии. 2012. № 200. С. 51–60.
- Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
- Мозолевская Е.Г. Влияние состояния насаждений на динамику численности короедов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Доклады на 34-м ежегодном чтении 3 апреля 1981 г. Л.: Наука, 1982. С. 3–24.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А., Добрыш А.А., Чернядьева И.Ф., Потемкин А.Д. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб.: ИПО СПбЛТА, 2002. 153 с.
- Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с.
- Пологова Н.Н., Чернова Н.А., Климова Н.В., Дюкарев А.Г. Разнообразие кедровых лесов в связи с условиями местообитания // Лесоведение. 2013. № 4. С. 32–42.
- Прокопьев Е.П. Растительный покров поймы Иртыша. Томск: Изд-во Томского университета, 2012. 560 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Рысин Л.П. Кедровые леса России. М.: КМК, 2011. 240 с.
- Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья / ред. В.Н. Габеев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 110 с.
- Семечкин И.В. и др. Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 258 с.
- Семечкин И.В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
- Смирнов Н.А., Керчев И.А. Зависимость сезонного развития союзного короеда *Ips amitinus* Eichh. от температурных условий окружающей среды // XV Сибирское совещание и школа молодых учёных по климато-экологическому мониторингу. Томск, 2023. С. 262–264.

- Стороженко В.Г. Сравнительная оценка структур и гнилевого поражения коренных ельников таёжной зоны // Лесоведение. 2004. № 1. С. 23–30.
- Стороженко В.Г. Роль биотрофных грибов в формировании структуры коренных лесов Русской равнины // Лесоведение. 2008. № 5. С. 61–75.
- Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.
- Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1978. 301 с.
- Aukema B.H., Zhu J., Møller J., Rasmussen J.G., Raffa K.F. Predisposition to bark beetle attack by root herbivores and associated pathogens: Roles in forest decline, gap formation, and persistence of endemic bark beetle populations // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259, Iss. 3. P. 374–382. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.032>
- Aukema J.E., Leung B., Kovacs K., Chivers C., Britton K.O., Englin J., Frankel S.J., Haight R.G., Holmes T.P., Liebhold A.M. Economic Impacts of Non-Native Forest Insects in the Continental United States // *PLoS ONE*. 2011. V. 6, Iss. 9. P. e24587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587>
- Babushkina E.A., Belokopytova L.V., Kostyakova T.V., Kokova V.I. Earlywood and Latewood Features of *Pinus sylvestris* in Semiarid Natural Zones of South Siberia // *Russian Journal of Ecology*. 2018. T. 49, № 3. С. 209–217. <https://doi.org/10.1134/S1067413618030013>
- Bartoń K. MuMIn: Multi-Model Inference: программа / 2023. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 // *Journal of Statistical Software*. 2015. V. 67. P. 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Berryman A.A. *Forest Insects: Principles and Practice of Population Management*. Boston, MA: Springer US, 1986. 294 p.
- Biondi F. Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology // *Dendrochronologia*. 1997. V. 15. P. 139–150.
- Bleiker K.P., Lindgren B.S., Maclauchlan L.E. Characteristics of subalpine fir susceptible to attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) // *Can. J. For. Res.* 2003. V. 33, Iss. 8. P. 1538–1543. <https://doi.org/10.1139/x03-071>
- Bunn A.A dendrochronology program library in R (dplR) // *Dendrochronologia*. 2008. V. 26. P. 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
- Burdina E. V., Kerchev I.A., Smirnov N.A., Gruntenko N.E. Effect of heat stress on alkaline phosphatase activity in bark beetles *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) and *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // *Euroasian Entomological Journal*. 2022. V. 21, Iss. 5. P. 258–264.
- Carrer M. Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity // *PLoS ONE*. 2011. V. 6, Iss. 7. P. e22813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022813>
- Csardi G., Nepusz T. The Igraph Software Package for Complex Network Research // *Complex Systems*. 2006. Iss. 1695. P. 1695. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7682609>
- Cybis.se: Technical writing, software development, dendrochronology: программа / Cybis Elektronik & Data AB. Stockholm, Sweden. URL: <https://cybis.se/> (дата обращения: 01.07.2024).
- Eisenhart K.S., Veblen T.T. Dendroecological detection of spruce bark beetle outbreaks in northwestern Colorado // *Can. J. For. Res.* 2000. V. 30, Iss. 11. P. 1788–1798. <https://doi.org/10.1139/x00-104>
- Fettig C.J., Klepzig K.D., Billings R.F., Munson A.S., Nebeker T.E., Negrón J.F., Nowak J.T. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 238, Iss. 1. P. 24–53. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.10.011>
- Gorbatenko V.P., Gromnitskaya A.A., Konstantinova D.A., Ershova T.V., Nechepurenko O.Ye. Assessing the role of climatic factors in the formation and spread of forest fires in Tomsk Oblast // *Tomsk State University Journal*. 2015. Iss. 395. P. 233–243. DOI:10.17223/15617793/395/38
- Hansen M.E., Bentz B.J., Vandygriff J.C., Garza C. Factors associated with bark beetle infestations of Colorado Plateau ponderosa pine using repeatedly-measured field plots // *Forest Ecology and Management*. 2023. V. 545. P. 121307. DOI:10.1016/j.foreco.2023.121307
- Hilszczanski J., Janiszewski W., Negron J., Munson A.S. Stand characteristics and *Ips typographus* (L.) (Col., Curculionidae, Scolytinae) infestation during outbreak in northeastern Poland // *Folia Forestalia Polonica. Series A – Forestry*. 2006. V. 48. P. 53–69.
- Husson F., Lê S., Pagès J. *Exploratory multivariate analysis by example using R*. Boca Raton, FL: CRC Press, 2011. 228 p.
- Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Jaques J., Macleod A., Navajas M., Nierne B., Parnell S., Potting R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., van Burg A., Van der Werf W., West J., Grégoire J.-C. Pest categorisation of *Ips amitinus* // *EFSA Journal*. 2017. V. 15. P. 1–26. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.5038>
- Jevsenak J., Levanic T. Dendrochronological and wood-anatomical features of differently vital pedunculate oak (*Quercus robur* L.) stands and their response to climate // *Topola*. 2015. V. 195/196. C. 85–96.
- Jurc M., Bojovic S. Bark beetle outbreaks during the last decade with special regard to the eight-toothed bark beetle (*Ips amitinus* Eichh.) outbreak in the Alpine region of Slovenia. // *Biotic damage in forests. Mátrafüred, Hungary: Hungarian Forest Research Institute*, 2006. P. 85–95.
- Kerchev I.A., Mandelshtam M.Y., Krivets S.A., Ilinsky Y.Y. Small Spruce Bark Beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a New Alien Species in West Siberia // *Entomological Review*. 2019. V. 99. P. 639–644. <https://doi.org/10.1134/S0013873819050075>

- Kerchev I.A., Krivets S.A., Bisirova E.M., Smirnov N.A. Distribution of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) in Western Siberia // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. V. 14, Iss. 4. P. 77–84. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-77-84>
- Kharuk V.I., Im S.T., Ranson K.J., Yagunov M.N. Climate-Induced Northerly Expansion of Siberian Silkmoth Range // Forests. 2017. V. 8, Iss. 8. C. 301. <https://doi.org/10.3390/f8080301>
- Klutsch J. G., Negrón J.F., Costello S.L., Rhoades C.C., West D.R., Popp J., Caissie R. Stand characteristics and downed woody debris accumulations associated with a mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) outbreak in Colorado // Forest Ecology and Management. 2009. V. 258, Iss. 5. P. 641–649. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.034>
- Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M.P., Bentz B.J., Hicke J.A., Mathiasen R., Stewart J.E., Weed A.S. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States // Forest Ecology and Management. 2016. V. 380. P. 321–334. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.051>
- Lê S., Josse J., Husson F. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis // Journal of Statistical Software. 2008. V. 25. P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leuschner C. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2020. V. 47. P. 125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>
- Lexer M.J. Risikoanalyse und Ableitung waldbaulicher Massnahmen zur Beeinflussung des Borkenkaferrisikos in Fichtenbeständen // FBVA Berichte. 1997. Iss. 95. P. 79–89.
- Liepiņš J., Liepiņš K., Lazdiņš A., Matisons R., Jansons Ā. A Comparative Study of Stem Rot Severity in Mature Deciduous Trees in Latvia // Sustainability. 2023. V. 16, Iss. 1. P. 144. <https://doi.org/10.3390/su16010144>
- Mandelstam M., Selikhovkin A. Bark and Ambrosia Beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) of Northwest Russia: History of the Study, Composition and Genesis of the Fauna // Entomological Review. 2020. V. 100. P. 800–826. <https://doi.org/10.1134/S0013873820060093>
- Methods of Dendrochronology / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dordrecht: Springer Netherlands, 1990. 394 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0>
- Müller M., Olsson P.-O., Eklundh L., Jamali S., Ardö J. Features predisposing forest to bark beetle outbreaks and their dynamics during drought // Forest Ecology and Management. 2022. V. 523. P. 120480. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120480>
- Musolin D., Kirichenko N., Karpun N., Aksenenko E., Golub V., Kerchev I., Mandelstam M., Vasaitis R., Volkovitch M., Zhuravleva E., Selikhovkin A. Invasive Insect Pests of Forests and Urban Trees in Russia: Origin, Pathways, Damage, and Management // Forests. 2022. V. 13. P. 521. <https://doi.org/10.3390/f13040521>
- Negrón J.F., McMillin J.D., Anhold J.A., Coulson D. Bark beetle-caused mortality in a drought-affected ponderosa pine landscape in Arizona, USA // Forest Ecology and Management. 2009. V. 257, Iss. 4. P. 1353–1362. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.002>
- Niinemets Ü. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation // Forest Ecology and Management. 2010. V. 260, Iss. 10. P. 1623–1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Økland B., Flø D., Schroeder M., Zach P., Cocos D., Martikainen P., Siitonen J., Mandelshtam M.Y., Musolin D.L., Neuvonen S., Vakula J., Nikolov C., Lindelöw Å., Voolma K. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe // Agricultural and Forest Entomology. 2019. V. 21, Iss. 3. P. 286–298. <https://doi.org/10.1111/afe.12331>
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // Hydrol. Earth Syst. Sci. 2007. V. 11, Iss. 5. P. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peltonen M., Heliovaara K., Vaisanen R. Forest insects and environmental variation in stand edges // Silva Fennica. 1997. V. 31, Iss. 2. P. 129–141. <https://doi.org/10.14214/sf.a8514>
- Pichler P., Oberhuber W. Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003 // Forest Ecology and Management. 2007. V. 242, Iss. 2–3. P. 688–699. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.007>
- Piovesan G., Biondi F. On tree longevity // New Phytologist. 2021. T. 231, № 4. C. 1318–1337.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing: программа / R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2021. URL: <https://www.R-project.org/>
- Reed C.C., Hood S.M. Few generalizable patterns of tree-level mortality during extreme drought and concurrent bark beetle outbreaks // Science of The Total Environment. 2021. V. 750. P. 141306. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141306>
- Solberg S. Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway // Forest Pathology. 2004. V. 34, Iss. 2. P. 93–104. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x>
- Speer J. H. Fundamentals of tree-ring research. Tucson: University of Arizona Press, 2011. 333 p.
- Svoboda M., Janda P., Nagel T.A., Fraver S., Rejzek J., Bače R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic // Journal of Vegetation Science. 2012. V. 23, Iss. 1. P. 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- Venables W.N., Ripley B.D. Modern applied statistics with S. 4th ed. New York: Springer, 2002. 495 c.
- Von Oheimb G., Lang A.C., Bruelheide H., Forrester D.I., Wäsche I., Yu M., Härdtle W. Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: The role of local neighbourhood competition // Forest Ecology and Management. 2011. V. 261, Iss. 3. P. 499–507. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.035>
- Wargo P.M., Minocha R., Wong B.L., Long R.P., Horsley S.B., Hall T.J. Measuring changes in stress and vitality

indicators in limed sugar maple on the Allegheny Plateau in north-central Pennsylvania // Canadian Journal of Forest Research. 2002. V. 32, Iss. 4. P. 629–641. <https://doi.org/10.1139/x02-008>

Zang C., Biondi F. Dendroclimatic calibration in R: The bootRes package for response and correlation function analysis // Dendrochronologia. 2013. V. 31, Iss. 1. P. 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.001>

Zhan Z., Yu L., Ren L., Gao B., Li H., Wang L., Luo Y. The association between stand and landscape level

factors and red turpentine beetle damage in different infestation stages // Forest Ecology and Management. 2023. V. 531. P. 120790. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120790>

Zhang C., Zhao X., Gao L., Gadow K.V. Gender, neighboring competition and habitat effects on the stem growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees in a northern temperate forest // Annals of Forest Science. 2009. V. 66, Iss. 8. P. 812–812. <https://doi.org/10.1051/forest/2009068>

FACTORS CONTRIBUTED TO THE OUTBREAKS OF SMALL SPRUCE BARK BEETLE *IPS AMITINUS* (EICHHOFF) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) IN SIBERIAN STONE PINE FORESTS OF WEST SIBERIAN PLANE

Demidko D.A.^{1,2,3 *}, Kerchev I.A.^{4 **}, Bisirova E.M.^{4 ***}, Kulakov S.S.^{1 ****}, Smirnov N.A.^{4 *****}, Chernova N.A.^{4 *****}

¹ M.F. Reshetnev Siberian State University of Science and Technologies, Krasnoyarsk 660037, Russia

² V.N. Sukachev Forest Institute of KSC of SB of the RAS, Krasnoyarsk 660036, Russia

³ National Research Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia

⁴ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB of the RAS, Tomsk 634055, Russia

e-mail: *sawer_beetle@mail.ru, **ikea86@mail.ru, ***bisirovaem@mail.ru, ****muscul-kul@yandex.ru, *****niknov918@gmail.com, *****naitina79@mail.ru

The influence of the local conditions on invasive small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) populations and on Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees vitality have been investigated. The field works were carried out in the Siberian stone pine forests near settlements (semi-artificial high-productive stands) of Tomsk oblast damaged by *I. amitinus* outbreak. On eleven plots the population characteristics and reproductive success of the bark beetle, Siberian stone pine vitality, stand attributes (e.g. age, height and diameter), presence of rot and canker diseases, phytosociological characteristics (as a proxy of soil moisture and fertility), dendrochronological features (as a proxy of weather impact) were measured. By principal component analysis for mixed data and by linear regression with or without mixed effects, we have analyzed the relationships structure between measured features. It was obtained that *I. amitinus* populations and Siberian stone pine vitality during the bark beetle outbreak influenced by several parallel processes. The long-term decrease of Siberian stone pine stands resistance is provoked by aging and low soil fertility. This decrease leads both to more frequent small spruce bark beetles attacks and to higher population density (harems per dm⁻²). Another cause of population density increasing is high variance of Siberian stone pine height along with short-term stresses triggered by shortage of precipitation in early growing season. In such a situation the number of suitable microstations of *I. amitinus*, i.e., stressed trees with well-lit crone, increased. The frequency of the trees attacked by small spruce bark beetle (m³ ha⁻¹) positively related with Siberian stone pine total volume per hectare. The review of literature about natural Siberian stone pine forests in taiga zone allow us to propose low likelihood of *I. amitinus* outbreaks under these conditions. Such forests in taiga have a lot of differences from *P. sibirica* semi-artificial forests near settlements, and these differences are unfavorable for the small spruce bark beetle. In the native south- and middle-taiga forests the risk of the bark beetle outbreaks is high with the correspondence of several criteria. First, the Siberian stone pine stands must be old-grown with a high variance of age. It is only possible if the stand is undisturbed. Second, the soil must be moderately dry. The possible exception is forests under acute stress, like defoliation or fire. *I. amitinus* may impact the undisturbed Siberian stone pine stands as a consequence of migration from such stressed forests.

Keywords: small spruce bark beetle, Siberian stone pine, environmental conditions, outbreaks, vitality, population characteristics, Siberian stone pine forests near settlements, taiga.

ВЛИЯНИЕ *AMELANCHIER SPICATA* (ROSACEAE) НА ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СОСНЯКОВ В УСЛОВИЯХ ОРЕХОВО-ЗУЕВСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 Захаров В.П.

ГАУ МО «Мособллес», 143082, Московская область, Одинцовский городской округ, д. Раздоры,
Рублево-Успенское шоссе, 1-й километр, д. 1А
e-mail: vz_forest@mail.ru

Поступила в редакцию 26.09.2024. После доработки 07.01.2025. Принята к публикации 24.01.2025

Естественное возобновление лесных насаждений зависит от состава, сомкнутости и других параметров нижних ярусов. На молодое поколение древесных растений также оказывают влияние инвазионные виды, натурализующиеся в естественных экосистемах. В ходе работ по учёту возобновления, проведённых в Орехово-Зуевском лесничестве Московской области, на пробных площадях отмечена натурализация *Amelanchier* × *spicata* в структуре сосновых насаждений с формированием густого и труднопроходимого подлеска. Сформулированы предположения о причинах данного явления, вызванного совместным воздействием климатических изменений и влиянием хозяйственной деятельности на структуру лесных насаждений. Получены данные, свидетельствующие о том, что разрастание *Amelanchier* × *spicata* под пологом древостоя оказывает негативное влияние как на появление новых поколений соснового возобновления, так и на развитие имеющегося мелкого и среднего подроста. Отмечено, что на участках лесных культур, несмотря на благоприятные условия, распространение и негативное влияние *Amelanchier* × *spicata* сдерживаются регулярными мероприятиями по уходу за лесными культурами. Сделан вывод о необходимости дополнительного изучения процессов натурализации *Amelanchier* × *spicata* в сосновых и производных насаждениях на бедных почвах на фоне климатических изменений с целью определения оптимальных хозяйственных приемов, обеспечивающих естественную смену поколений древесного яруса и сохранность лесных культур.

Ключевые слова: возобновление леса, структура леса, инвазионные виды растений, подлесок, Московская область, ирга.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-060-069

Введение

Естественное возобновление лесных насаждений во многом зависит от нижних ярусов – их состава, сомкнутости, равномерности распределения по территории [Морозов, 1949; Писаренко, 1977; Моисеев, Моисеева, 2012 и др.]. Наряду с характерными для региона древесными и кустарниковыми породами, в условиях Подмосковья в составе ярусов подлеска и подроста встречаются также чужеродные инвазионные виды. Внедрение таких видов в местные экосистемы часто ведёт к серьёзным потерям естественного биологического разнообразия и ценности экосистем, в связи с чем инвазионные растения должны быть объектами комплексного экологического мониторинга [Панасенко, 2018].

При описании возобновления на пробных площадях и рекогносцировочных маршрутах

из древесных и кустарниковых пород в 2016–2024 гг. отмечались: *Acer negundo* L., иногда формирующий сомкнутый полог по лесным опушкам и поймам рек и ручьёв, *Hippophae rhamnoides* L., изначально культивируемая на приусадебных и дачных участках. Не образуют зарослей, но встречаются повсеместно *Sorbaronia* × *fallax* (С.К.Сcheid.) С.К.Сcheid., *Rosa rugosa* Thunb., *Caragana arborescens* Lam. и ряд других видов. Источником их распространения являются территории населённых пунктов, а также дачных и садовых товариществ [Самые опасные..., 2018].

Для условий ряда районов Восточного Подмосковья с преобладанием сосновых лесов на бедных почвах массовым инвазионным видом является *Amelanchier* × *spicata*

(Lam.) K.Koch. Несмотря на имеющуюся информацию о том, что в Московском регионе *A. × spicata* не образует больших скоплений [Майоров и др., 2012], в ходе работ отмечены участки, где вид формирует сомкнутый полог по освещённым опушкам, разреженным сосновым насаждениям и проходящим через лесные массивы линиям электропередач.

Согласно имеющимся данным [Самые опасные..., 2018], *A. × spicata* попала в Россию в конце XIX в., где сначала выращивалась в ботанических садах, а в первые десятилетия XX в. стала культивироваться как ягодная культура. В настоящее время многими авторами рассматривается как перспективное плодородное растение [Гемонов, Гичан, 2021; Демидова, 2020; Степанова, 2015; и др.]. Благодаря наличию съедобных для птиц плодов, дальнейшее расселение происходит по естественным и близким к ним местобитаниям. Наиболее способствуют распространению семян *Turdus philomelo* (Brehm, 1831), *T. merula* (Linnaeus, 1758) и *T. pilaris* (Linnaeus, 1758) [Кучеров, 2021].

Способность *A. × spicata* трансформировать естественные природные сообщества, отмеченная в ряде европейских стран, и её биологические особенности говорят об актуальности мониторинга поведения вида во вторичном ареале и контроля его распространения [Schroeder, 1970; Мялик, 2021; Burda, Koniakin, 2019]. В результате внедрения *A. × spicata* в лесные сообщества происходит вытеснение естественных видов из сосняков зеленомошной группы и формирование специфических сообществ – сосняков ирговых мертвопокровных [Панасенко, Шумик, 2008].

В качестве ключевого экологического фактора, обеспечивающего успешность возобновления сосны под пологом материнского древостоя, отмечается затенение кронами деревьев [Морозов, 1949; Черненко и др., 2019]. Даже в относительно разреженных древостоях отмечается недостаток соснового подростка. Большая часть всходов погибает в течение 2–3 недель [Кузнецова, Сауткина, 2019].

Pinus sylvestris L. является одной из самых светолюбивых древесных пород. По имеющимся данным [Рысин, Савельева, 2022],

сосновый подрост под пологом испытывает световое голодание, и шансы на выживание имеют лишь молодые растения, расположенные в окнах и небольших прогалинах. На молодые экземпляры *P. sylvestris* также оказывает влияние и хорошо развитый подлесок, который затеняет их, перехватывает влагу и питательные вещества [Малышева, Толпышева, 1989].

Цель работы – изучение влияния натурализации *A. × spicata* (Lam.) K. Koch на лесное возобновление в сосняках Орехово-Зуевского лесничества. В задачи исследования входила оценка взаимоотношения *A. × spicata* с подростом хвойных пород как под пологом древостоев, так и на участках лесных культур.

Материалы и методы

Массовое распространение *Amelanchier × spicata* в Московской области фиксируется в пределах Центральной кольцевой автодороги (ЦКАД), в районах с наибольшей концентрацией сельских населённых пунктов и дачных товариществ. В лесах она чаще произрастает на песчаных и торфянистых почвах, плодоносит при достаточном освещении на опушках и полянах, под густым пологом плодов не даёт [Майоров и др., 2012].

За пределами ЦКАД, по данным платформы iNaturalist, наибольшее число наблюдений вида приходится на Ногинское, Орехово-Зуевское, Егорьевское и Виноградовское лесничества с преобладанием сосняков зеленомошных и производных березняков на бедных песчаных и заболоченных землях и с относительно бедными нижними ярусами (рис. 1). Все наблюдения, обозначенные на карте точками, содержат сведения о географических координатах, дате и времени встречи вида, подтверждены фотографиями и загружены в общий массив данных проекта «Флора России и Крыма» [Seregin et al., 2020].

В ходе исследования естественного возобновления леса в 2023–2024 гг. присутствие *A. × spicata* зафиксировано на пробных площадях в Орехово-Зуевском лесничестве в 17 из 23 описаниях.

Исследования возобновления леса в Ликинском и Куровском участках лесничества, входящих в состав Орехово-Зуевского

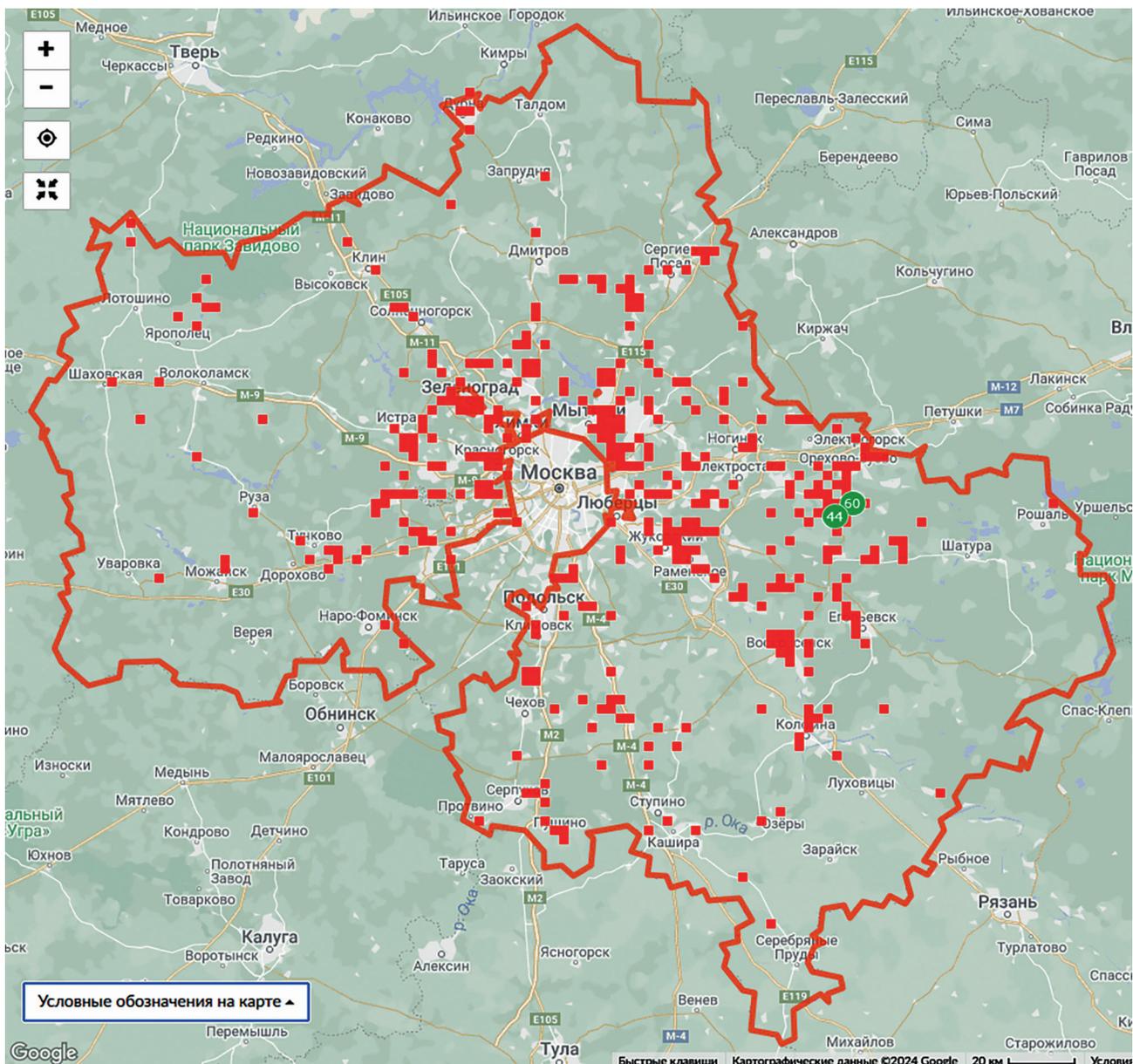


Рис. 1. *Amelanchier x spicata* в Московской области: красные квадраты – наблюдения вида, представленные на платформе iNaturalist.org; зелёные круги – размещение пробных площадей для исследования возобновления леса; цифры – номера лесных кварталов

лесничества Московской области, для которого характерно присутствие *A. x spicata* в структуре лесных насаждений с формированием густого и труднопроходимого подлеска, проводились в июле-августе 2024 г.

Учёт подроста под пологом спелого древостоя проводился в квартале 60 Ликинского участкового лесничества в центральной части Орехово-Зуевского лесничества (55.659489, 38.940417), где была заложена серия из шести пробных площадей 50×50 м, в пределах которых учитывался подрост по классам крупности, делались описания подлеска и живого напочвенного покрова.

Для закладки площадок подбирались участки в насаждениях с близкими таксационными характеристиками в трёх вариантах: с неразвитым подлесочным ярусом, представленным единичными экземплярами деревьев и кустарников, начальной стадии развития подлесочного яруса *A. x spicata* и сформировавшимся густым подлеском из *A. x spicata* с незначительным участием *Sorbus aucuparia* (рис. 2).

Насаждение представляет собой чистый сосновый древостой (формула состава – 10С), средний диаметр стволов на высоте 1,3 м составляет 32 см. Класс бонитета – I.



Рис. 2. Общий вид участков закладки пробных площадей: а – без развитого подлеска; б – начало формирования подлеска; с – плотный сомкнутый полог *Amelanchier × spicata*.

Сомкнутость крон после проведения в 2017 г. выборочной санитарной рубки – 0,5, неравномерная, что обеспечило достаточную освещённость нижних ярусов леса. Тип лесорастительных условий – В₂ (субори свежие), тип леса – сосняки сложно-мелкотравные (здесь и далее типы лесорастительных условий приводятся согласно эдафической сетки П.С. Погребняка [1955], характеристика типов леса основывается на классификации В.Н. Сукачева [1972]).

Наиболее благоприятные условия для развития *A. × spicata* формируются на вырубках, в связи с этим обследован участок лесных культур в квартале 44 Куровского участкового лесничества в Южной части Орехово-Зуевского лесничества (55.574172, 38.881378). Тип леса – сосняки брусничные, тип лесорастительных условий А₂ (боры свежие). Лесные культуры созданы на вырубке в 2016 г. посадкой двухлетних сеянцев *P. sylvestris* по бороздам с последующими лесоводственными-

ми и агротехническими уходами. Подготовка участка под посадку проведена по традиционной для региона технологии со сплошной очисткой от порубочных остатков и нетоварной древесно-кустарниковой растительности, их сжиганием и прокладкой борозд.

На пробных площадях производился учёт как сохранившихся экземпляров *P. sylvestris*, так и естественного возобновления различных древесных и кустарниковых пород.

Результаты и обсуждение

Обобщённые результаты количественного учёта естественного возобновления представлены в табл. 1. Общее количество подроста приведено к крупному с использованием коэффициентов 0,5 для мелкого и 0,8 для среднего подроста.

Данные табл. 1 показывают, что разрастание подлесочного яруса оказывает негативное влияние как на появление новых поколений соснового возобновления, так и на развитие имеющегося мелкого и среднего подроста. Это происходит как за счёт занятия территории видом, быстро растущим в высоту и формирующим куртины-кусты, смыкающиеся между собой, так и из-за создаваемого затенения, препятствующего нормальному развитию соснового возобновления.

Попадающие под полог *A. × spicata* молодые экземпляры *P. sylvestris* отличаются меньшим годичным приростом, более редким охвоением и искривлением стволов (рис. 3). В данных условиях перспективы выхода в верхний ярус имеет либо крупный подрост *P. sylvestris* старших возрастов, успевающий достигнуть высоты, при которой он уже не испытывает серьёзного затенения, либо экземпляры *Betula pendula*, отличающиеся значительно более высокими темпами роста.

В отсутствие сомкнутого яруса подлеска под пологом сосновых насаждений невысокой сомкнутости формируется густой ярус подроста, представленный деревьями различных возрастов и категорий крупности. Учитывая, что количество естественного возобновления значительно превышает определённые нормативами [Правила..., 2021] и подтвержденные многочисленной практикой значения (для сосняков – более 2 тыс. шт/га), разновозрастный подрост в перспективе может постепенно сменить верхний ярус древостоя, а его сравнительно высокие густота и сомкнутость в состоянии сдерживать внедрение в лесное сообщество других видов.

Наиболее благоприятные условия для распространения *A. × spicata* формируются на участках лесных культур, где её разви-

Таблица 1. Результаты учёта подроста под пологом сосновых насаждений в Ликинском участковом лесничестве, шт/га

Вариант	Подлесок		Подрост					
	Состав и средняя высота	Сомкнутость, %	Мелкий (<0,5 м)	Средний (0,5–1,5 м)	Крупный (>1,5 м)		Общее кол-во в пересчете на крупный	
			С*	С	С	Б**	С	Б
Без развитого подлеска	Единичные экземпляры <i>A. × spicata</i> средней высотой 2 м	<10	400	1050	12500	75	13540	75
Начало формирования яруса подлеска	Ярус <i>A. × spicata</i> , средняя высота 4 м, единичные экземпляры <i>Sorbus aucuparia</i>	30–50	233	1066	1399	165	2368	165
Густой ярус подлеска	Плотный сомкнутый полог <i>A. × spicata</i> средней высотой 5 м	90	50	-	7	6	32	6

* С – *Pinus sylvestris* L. ; **Б – *Betula pendula* Roth.



Рис. 3. Угнетённый сосновый подрост, попавший под полог подлесочного яруса.

тие активно происходит в первую очередь по междурядьям. Учитывая, что в процессе подготовки почвы под посадку лесных культур были уничтожены все элементы лесного сообщества, источником проникновения семян, вероятнее всего, являются прилегающие лесные массивы.

Развитие полога и кустарниковых видов, а также второстепенных древесных пород искусственно сдерживается неоднократным выкашиванием в рамках агротехнических и лесоводственных уходов и рубок ухода. Мероприятия назначаются при достижении второстепенными древесными и кустарниковыми породами средней высоты лесных культур. Это подтвердил учёт возобновления на четырёх пробных площадях размером 10×20 м в Куровском участковом лесничестве (табл. 2). Пробные площадки расположены по одной линии на равном удалении от стены леса и на расстоянии 10 м друг от друга.

Куртины *A. × spicata* после выкашивания достаточно быстро отрастают и активно пло-

доносят (рис. 4), увеличивая возможные территории произрастания вида.

Активное распространение *A. × spicata* в Центральной России отмечается с 1980-х гг. [Панасенко, Шумик, 2008], что совпадает, с одной стороны, с массовым освоением земельных участков под дачное строительство и внедрением новых культур, с другой – с заметным увеличением средних температур, оказывающих в том числе влияние на изменения доли тех или иных древесно-кустарниковых пород в составе лесного возобновления. При этом климатические изменения, зафиксированные для регионов Центрального федерального округа, превышают представленные на графике (рис. 5) осредненные показатели для всей России: среднегодовой коэффициент тренда в 2023 г. составил +0,58 °C/10 лет с максимальным показателем в +0,76 °C/10 лет в зимние месяцы [Доклад..., 2024]. Климат, по мнению ряда авторов, является одним из факторов, способствующих или ограничивающих распространение чу-

Таблица 2. Результаты учёта возобновления на участке лесных культур в Куровском участковом лесничестве, шт/га

Подлесочные породы		Древесные породы				
Состав	Общая сомкнутость, %	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Populus tremula</i>
<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Amelanchier × spicata</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Sambucus racemosa</i>	50	2800	200	2600	200	2200

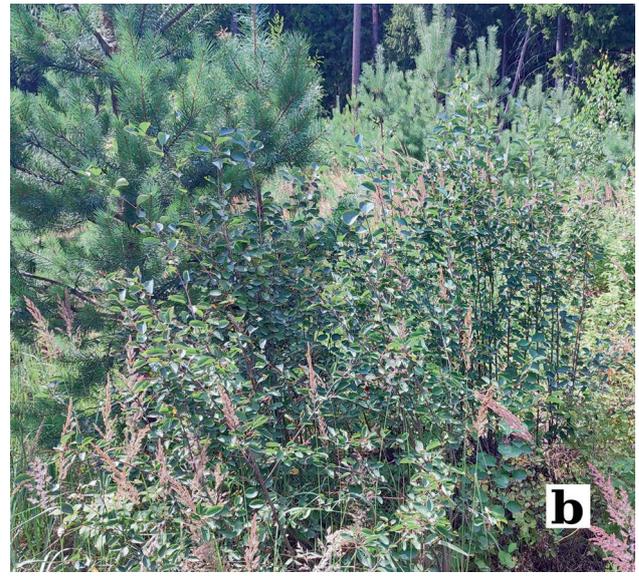


Рис. 4. Развитие *Amelanchier* × *spicata* на участках лесных культур характеризуется обильным плодоношением (а) и быстрым отращиванием после повреждения в процессе ухода за посадками (б).

жеродных растений. Увеличение температур создаёт благоприятные условия для внедрения инвазионных видов в не свойственные им ранее экосистемы, в том числе за счёт более устойчивого плодоношения. Отдельные авторы отмечают смещение границ агроклиматических зон [Гусев, Шпилевская, 2019; Кучеров, 2021; Sukopp, Wurzel, 2003].

Климатические изменения уже оказывают воздействие на облик лесов Подмосковья. Наряду с хозяйственной деятельностью человека повышение средней температуры создаёт благоприятные условия для вторжения и активного распространения в ландшафтах светолюбивых и относительно теплолюбивых растений [Коротков, Захаров, 2019].

Дополнительные условия для развития чужеродных видов формируются в результате проведения сплошных и выборочных санитарных рубок погибших и повреждённых насаждений, что является следствием пожаров, деятельности насекомых, воздействия штормовых ветров. Проводимые мероприятия по уходу за лесными культурами способствуют поддержанию полуоткрытых пространств, способствующих развитию светолюбивых видов.

В связи с тем, что совместное воздействие глобальных изменений климата и инвазионных видов признаны серьёзными угрозами для биоразнообразия, экосистем и благополучия людей [Самые опасные..., 2018], не-

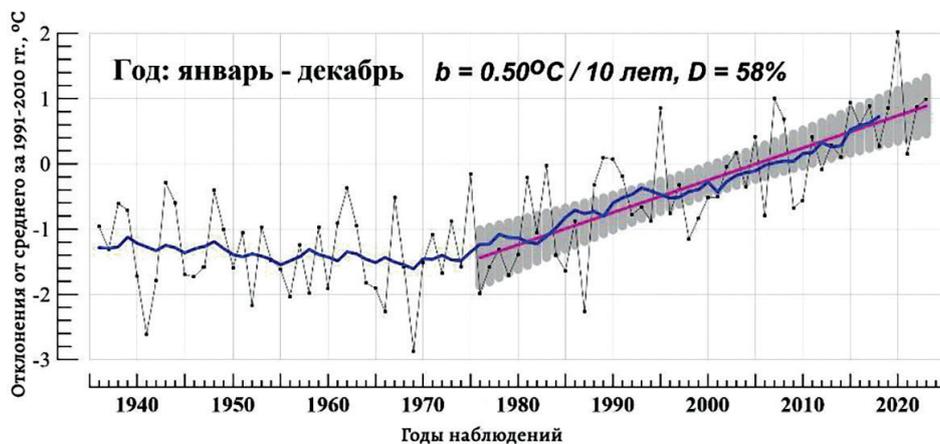


Рис. 5. Средние годовые аномалии температуры приземного воздуха (°C), осредненные по территории России, 1936–2023 гг. [Доклад..., 2024]: аномалии рассчитаны как отклонения от среднего за 1991–2020 гг.; показаны также 11-летнее скользящее среднее, линейный тренд за 1976–2023 гг. с 95%-й доверительной полосой; b – коэффициент тренда (°C/10 лет); D (%) – вклад тренда в суммарную дисперсию.

обходимы более детальные исследования вопросов воздействия инвазионных видов на процессы естественного лесовозобновления.

Заключение

Полученные данные дают основание сделать выводы о том, что для условий сосняков-зеленомошников, произрастающих в сухих и свежих типах лесорастительных условий на лёгких супесчаных почвах, характерных для Орехово-Зуевского лесничества, натурализация *A. × spicata* может оказать негативное влияние на естественное возобновление *Pinus sylvestris*. Поскольку внедрение данного вида в сосновые насаждения приводит к угнетению подроста, в ряде условий может потребоваться проведение специальных мероприятий по содействию естественному возобновлению, связанному со сдерживанием распространения *A. × spicata*.

Анализ состояния сосновых культур показал, что при соблюдении технологии ухода за посадками, предусматривающей проведение регулярных агротехнических, лесоводственных уходов и рубок уходов в молодняках, заселение *A. × spicata*, как и другими второстепенными быстрорастущими породами, не оказывает негативного воздействия на целевые породы, так как высота их полог искусственно сдерживается на уровне, не превышающем среднюю высоту *P. sylvestris*, и не приводит к угнетению посадок. В то же время поддержание лесохозяйственными методами полукрытых пространств способствует расширению распространения *A. × spicata* по междурядьям лесных культур, по их опушкам, а также на местах погибших экземпляров посаженных лесных культур.

В связи с тем что на настоящий момент не существует универсальных способов, способных остановить натурализацию чужеродных видов растений, необходимо дополнительное изучение процессов инвазии *A. × spicata* в сосновых и производных насаждениях на бедных почвах на фоне климатических изменений с целью определения оптимальных хозяйственных приёмов, обеспечивающих естественную смену поколений древесного яруса и сохранность лесных культур.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Гемонов А.В., Гичан Д.В. Перспективные для внедрения плодовые культуры для создания лесомелиоративных полос в условиях центрального района нечерноземной зоны // Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: Современное состояние и перспективы: материалы II Всероссийской (с международным участием) конференции, приуроченной к 15-летию создания заповедника «Кологривский лес», Кологрив, 28–29 октября 2021 г. Кологрив: Федеральное государственное бюджетное учреждение «Государственный природный заповедник «Кологривский лес» имени М.Г. Сеницына», 2021. С. 297–305.
- Гусев А.П., Шпилевская Н.С. Инвазии североамериканских растений в антропогенные ландшафты юго-востока Беларуси: климатические предпосылки // Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы: Материалы международной научно-практической конференции (г. Воронеж, 3–5 октября 2019 г.) / под общ. ред. С.А. Куролапа, Л.М. Акимова, В.А. Дмитриевой. Воронеж: Цифровая полиграфия, 2019. Т. 2. С. 50.
- Демидова Н.А. Перспективы использования плодово-ягодных древесных растений в садоводстве Европейского Севера России // Глобальные проблемы Арктики и Антарктики: сб. науч. мат. Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию со дня рождения акад. Николая Павловича Лавёрова, Архангельск, 2–5 ноября 2020 г. / отв. ред.: А.О. Глико, А.А. Барях, К.В. Лобанов, И.Н. Болотов. Архангельск: Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лавёрова РАН, 2020. С. 1067–1071.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2023 год. М., 2024. 104 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачев А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2012. 412 с.
- Моисеев Н.А., Моисеева Т.И. Анализ влияния лесного хозяйства на динамику лесного фонда и организация устойчивого их развития // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2012. № 5 (88). С. 154–166.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.: Гослесбумиздат, 1949. 455 с.
- Коротков С.А., Захаров В.П. Особенности естественного возобновления дуба на территории Орехово-Зуев-

- ского лесничества Московской области // Лесной вестник. *Forestry Bulletin*. 2019. Т. 23, № 5. С. 22–29.
- Кузнецова Н. Ф., Сауткина М. Ю. Состояние лесов и динамика их породного состава в Центральном федеральном округе // Лесохозяйственная информация. 2019. № 2. С. 25–45.
- Кучеров И.Б. Об инвазиях орнитохорных кустарников на особо охраняемых природных территориях Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2021. № 54. С. 21–44.
- Малышева Т.В., Толпышева Т.Ю. Экологические аспекты возобновления сосны // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1989. Т. 12. С. 187–203.
- Мялик А.Н. Роль интродукции в процессах антропогенной трансформации флоры Припятского Полесья // *Hortus botanicus*. 2021. Т. 16. С. 123–135.
- Панасенко Н. Н. Особенности распространения и внедрения инвазионных растений в лесной зоне (на примере Брянской области) // Актуальные вопросы биогеографии: мат. Международной конференции (Санкт-Петербург, Россия, 9–12 октября 2018 г.) / Санкт-Петербургский гос. ун-т. СПб, 2018. Т. 9. С. 296.
- Панасенко Н.Н., Шумик А.Н. *Amelanchier spicata* в лесных сообществах Брянской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат. III Всероссийской научной конференции (г. Пущино, 27 января – 1 февраля 2008 г.). Йошкар-Ола, 2008. С. 186–187.
- Писаренко А.И. Лесовосстановление. М.: Лесная промышленность, 1977. 250 с.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. 2-е изд. Киев: АН УССР, 1955. 456 с.
- Правила лесовосстановления / Утверждены приказом Министерства природных ресурсов Российской Федерации от 29.12.2021 № 1024.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Степанова А.В. Эколого-биологическая оценка генофонда ирги (*Amelanchier Medik.*) при интродукции в условиях юго-запада ЦЧР // Дис... кан. биологических наук. 2015.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Т. 1. Л., 1972. 418 с.
- Черненко Т.В., Пузаченко М.Ю., Беляева Н.Г., Котлов И.П., Морозова О.В. Характеристика и перспективы сохранения сосновых лесов Московской области // Лесоведение. 2019. № 5. С. 449–464.
- Burda R.I., Koniakin S.N. The non-native woody species of the flora of Ukraine: Introduction, naturalization and invasion // *Biosystems Diversity*. 2019. Vol. 27, № 3. P. 276–290.
- Schroeder F.G. Exotic *Amelanchier* species naturalized in Europe and their occurrence in Great Britain // *Watsonia*. 1970. Vol. 8, № 2. P. 155–162.
- Seregin A.P., Bochkov D.A., Shner J.V. [et al.] “Flora of Russia” on iNaturalist: A dataset // *Biodiversity Data Journal*. 2020. Vol. 8. P. 59249.
- Sukopp H., Wurzel A. The effects of climate change on the vegetation of central European cities // *Urban habitats*. 2003. Vol. 1.

THE IMPACT OF *AMELANCHIER SPICATA* (ROSACEAE) ON THE NATURAL REGENERATION OF PINE FORESTS IN THE OREKHOVO-ZUYEVSKY FORESTRY OF THE MOSCOW REGION

© 2024 Zakharov V. P.

The State autonomous Institution of the Moscow reg. «Mosoblles», 1, build. A, 1st km of Rublevo-Uspenskoe highway, Razdory village, Odintsovo district, Moscow Region, Russia
e-mail: vz_forest@mail.ru

The natural renewal of forest plantations depends on the composition, closeness and other parameters of the lower tiers. The younger generation of woody plants is also influenced by invasive species naturalizing in natural ecosystems. During the work on the registration of renewal carried out in the Orekhovo-Zuyevsky forestry of the Moscow Region, the naturalization of *Amelanchier spicata* in the structure of pine forests with the formation of dense and impenetrable undergrowth was noted in the trial areas. Assumptions were formulated about the causes of this phenomenon caused by the combined effects of climate change and the influence of economic activity on the structure of forest ecosystems. Data have been obtained indicating that the overgrowth of *Amelanchier spicata* under the canopy of a stand has a negative impact both on the emergence of new generations of pine renewal and on the development of existing small and medium-sized undergrowth. It is noted that in the areas of forest plantations, despite favorable conditions, the spread and negative impact of *Amelanchier spicata* are restrained by regular measures for the care of forest plants. It was made a conclusion about the necessity of the further study of the processes of naturalization of *Amelanchier spicata* in pine and derived plantations on poor soils against the background of climate changes in order to determine the optimal forestry methods that ensure the natural alternation of generations of the tree layer and the preservation of forest plants.

Keywords: reforestation, forest structure, invasive plant species, undergrowth, Moscow Region, *Amelanchier*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВРЕДОНОСНОСТЬ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИОННОГО ВИДА КАШТАНОВОЙ МИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ (*CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIC) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ И ПРИЛЕЖАЩИХ ОБЛАСТЯХ

© 2025 Каплин В.Г.

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

Поступила в редакцию 20.10.2024. После доработки 13.01.2025. Принята к публикации 08.02.2025

Каштановая минирующая моль впервые обнаружена в Вологде, Новгороде Великом и во всех районах Ленинградской обл., за исключением Подпорожского и Лодейнопольского, не найдена также в Петрозаводске в Карелии. В Ленинградской обл. повреждённость каштана гусеницами *Cameraria ohridella* была наиболее высокой в её центральной части от Волхова до Кировска, Всеволожска, Санкт-Петербурга, Зеленогорска, Ораниенбаума и Соснового Бора; на западе – в Гатчине, Волосово и Кингисеппе и на юге – в Кириши и Луге. Максимальная повреждённость листьев каштана гусеницами минирующей моли в 2024 г. установлена во Всеволожске (75–100%, в среднем 93.4%). Наименьшая повреждённость (0.8–1.3%) листьев наблюдалась на севере обл. в Выборгском и Приозерском районах, а также в восточных районах: Тихвинском (2.5%) и Бокситогорском (0.2%) и в Вологде (1.2%), со средней температурой января ниже –9 °С. В Выборгском и Приозерском районах каштановая моль развивалась в двух; в Тихвинском, Бокситогорском районах и в Вологде – в одном, а в остальных районах Ленинградской обл. – в трёх полных поколениях в году. Впервые установлены также различия в биологических особенностях развития гусениц каштановой моли 6-го и 7-го возрастов, увеличение размеров гусениц моли в условиях более прохладного климата, а также главные факторы распространения *C. ohridella* в Ленинградской обл.

Ключевые слова: *Aesculus hippocastanum*, Gracillariidae, Евразия, первичный и вторичный ареалы, факторы распространения и направления инвазии, инвазионный процесс, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-070-083

Введение

Основное кормовое растение каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986) – каштан конский обыкновенный (*Aesculus hippocastanum* L., 1753). Реже встречается на других видах конского каштана. Указания его развития на клёнах и девичьем винограде, по-видимому, ошибочны. Каштан конский обыкновенный – крупное листовое дерево высотой до 25–35 м с продолжительностью жизни до 200–300 и более лет. В естественных условиях произрастает на небольшой территории в горах на Балканах, встречается также в горных районах Ирана и в предгорьях Гималаев. Обладая высокими декоративными свойствами, широко культивируется в условиях умерен-

ного климата в Европе с 1576 г., в России с 1701 г. Листья конского каштана крупные, супротивные, пальчато-сложные с 5–7 обратноточечными, клиновидно-суженными к основанию листочками длиной до 14–20 см и шириной до 6–10 см. Соцветия крупные в виде прямостоячих конусовидных метёлок размером до 15–30 см с 20–50 цветками. Распускание листьев обычно в апреле, цветёт в конце апреля – мае. Цветки белые с жёлтыми пятнышками, обоеполые, в начале цветения выделяют нектар. После прекращения выделения нектара жёлтые пятна на лепестках меняют цвет на красный, и цветки перестают привлекать насекомых-опылителей.

Минирующая каштановая моль (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986)

описана из Македонии (окрестности Охридского озера), откуда происходило её распространение на территории Хорватии, Венгрии, Румынии, затем Австрии (1989), Чехии и Германии (1994), Словакии (1996), Польши (1998), Швеции, Дании и Великобритании (2002), Финляндии (2006), Латвии, Литвы и Эстонии (2007), Норвегии (2013). С 2021 г. ареал каштановой минирующей моли охватывает все страны Европейского континента, а также Турцию, Грузию, Армению, Казахстан и Киргизию [Митюшев, 2023]. В России *Cameraria ohridella* впервые была выявлена в Калининградской обл. в 2003 г., на территории Москвы – в 2005 г., Санкт-Петербурга – в 2007 г. В настоящее время она широко распространена в европейской части России, во всех зонах культивирования конского каштана обыкновенного в городских зелёных насаждениях [Аникин, 2022; Кривошеина, 2018] (рис. 1).

Цель исследования – установление особенностей биологии, экологии и характера географического распространения и вредности каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986; Lepidoptera: Gracillariidae) в условиях Ленинградской и прилегающих областей.

Для её достижения были поставлены следующие задачи:

1. Выполнить обследование насаждений конского каштана на территории всех районов его интродукции в Ленинградской обл. с целью выяснения характера и путей современного распространения инвайдера и круга растений, повреждаемых охридским минёром в условиях Ленинградской и прилегающих (Вологодской, Новгородской, Псковской) областей и в Карелии.

2. Выяснить возрастной состав и провести морфометрический анализ гусениц *C. ohridella* разных возрастов и их мин, проана-



Рис. 1. Распространение каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella*) в Европе.

лизировать особенности и основные факторы сезонной динамики возрастного состава популяций каштановой минирующей моли и повреждённости ею листьев конского каштана в условиях Ленинградской обл.

3. Дать количественные оценки вредоспособности и вредоносности инвайдера в условиях разных интродукционно-дендрологических районов Ленинградской обл.

Материалы и методы

В основу работы положены сравнительные учёты распространения, повреждённости листьев гусеницами каштановой минирующей моли в разновозрастных насаждениях каштана конского обыкновенного в Санкт-Петербурге, во всех районах Ленинградской обл., а также в Карелии и соседних областях (Вологодской, Новгородской и Псковской) в июне – начале ноября 2023, 2024 гг. Географические координаты мест исследований приведены в табл. 1.

Повреждённые листья с минами гусениц моли в каждом из насаждений помещали в отдельные полиэтиленовые пакеты и доставляли в лабораторию, где вначале определялась площадь каждого из листочков и листа в целом, а также количество, размеры и площади в них мин гусениц моли, в см², и их соотношения, в %. Затем под стереоскопическим микроскопом посчитывали количество отложенных яиц на верхней поверхности листьев; мины по размерам, форме и состоянию аккуратно вскрывали иголочками, гусениц извлекали и определяли по возрастам, отмечали также куколок в минах и их состояние. В условиях России каштановая минирующая моль развивается в нескольких поколениях в году. В период развития этой моли поколения накладываются друг на друга, что затрудняет определение их количества. По наблюдениям С.О. Потаниной [2019], в условиях Москвы с помощью феромонных ловушек сравнительно интенсивный и непрерывный лёт бабочек этого вида наблюдался с первой декады июня до конца сентября.

На Украине каштановая минирующая моль развивается в III–IV, в Беларуси в III поколениях с зимовкой куколки в колыбельке в минах внутри опавших листьев. В пери-

од развития гусеницы также окукливаются в минах. Перед отрождением имаго куколка прорывает колыбельку и значительно выдвигается из мины наружу [Зерова, Никитенко и др., 2007; Рогинский, 2022]. Число поколений каштановой моли устанавливалось нами на основании сезонной динамики возрастного состава популяций. Отмечалось количество куколок в минах, их экзувиев, выступающих из мин с вылетевшими имаго, из свежееотложенных яиц на поверхности листьев, в связи с тем, что самки этой моли откладывают яйца на неповреждённые участки листьев, где происходит образование и развитие новых беловатых мин светло-зелёного цвета. При этом мины предыдущего поколения с вылетевшими имаго быстро подсыхают и становятся коричневыми. В течение лета в лабораторных условиях на листьях определяли и сравнивали площади новых мин, а также подсохших, коричневых мин гусениц более ранних поколений, что позволило уточнить количество поколений, сравнительную и общую вредоносность этого вида в летне-осенний период.

В насаждениях каштана обследовали растения, по Т.А. Работнову [1950] А.А. Уранову, О.В. Смирновой [1969] и А.А. Уранову [1975], следующих возрастных состояний: имматурные (im), виргинильные (взрослые вегетативные) (v); молодые, средневозрастные и старые генеративные (соответственно g_1 , g_2 и g_3). Абсолютный возраст каштанов в насаждениях устанавливался согласно данным по их посадке. Возраст имматурных растений составлял 4–6 лет, виргинильных 7–10, молодых генеративных, приступивших к цветению и плодоношению, от 9–10 до 20–25 лет, средневозрастных от 25–30 до 50–60, старых генеративных – более 50–60 лет.

Карта распространения и вредоносности *C. ohridella* в районах Ленинградской обл. составлялась в Adobe Photoshop по нашим данным учёта отношений общей площади мин вредителя на листьях каштана к площади его листьев, в %, во второй половине августа – сентябре при развитии гусениц этой моли последнего поколения перед уходом на зимовку (рис. 2).

Возрастной состав гусениц в популяциях каштановой моли в насаждениях каштана в



Рис. 2. Среднее отношение площади мин гусениц *Cameraria ohridella* к общей площади листовой поверхности каштана конского (*Aesculus hippocastanum*) в муниципальных районах Ленинградской и в прилегающих областях в августе – сентябре 2024 г. (%).

районах Ленинградской обл. представлен с помощью диаграмм, составленных в Excel (рис. 3).

Результаты исследований и их обсуждение

Ленинградская обл. расположена на северо-западе европейской части России, на территории Восточно-Европейской равнины в условиях умеренного атлантико-континентального климата с избыточным увлажнением, годовым количеством осадков 600–700 мм, главным образом в подзонах средней и южной тайги, на юге в зоне смешанных лесов. Средняя температура января $-6...-10$ °С, июля $+16...+18$ °С, высота снежного покрова от 25–30 до 40–50 см, тёплый период с первой декады апреля до конца октября – начала ноября.

К главным факторам распространения каштановой минирующей моли в Ленинградской обл., впервые обнаруженной в 2007 г. в Санкт-Петербурге, относятся: наличие и рас-

пределение её основного кормового растения – конского каштана обыкновенного (*Aesculus hippocastanum*); метеоусловия в зимний период; направления ветров в летние месяцы; применение в декоративных целях саженцев каштана с зелёными листьями в тёплый период года с малозаметными яйцами этой моли на поверхности листьев каштана и минами с её гусеницами 1-го и 2-го возрастов; перемещение очень мелких и малозаметных бабочек с помощью ветра и благоприятным для них транспортом с саженцами каштана и другими материалами.

Наименьшая повреждённость каштана гусеницами минирующей моли в Ленинградской обл. на севере в Выборгском и Приозерском районах в южной части Балтийского моря с отношением средней площади мин на листьях к их общей площади соответственно 1.3 и 0.8%. В восточных районах области каштановая моль не обнаружена на северо-востоке в Лодейнопольском и Подпорож-

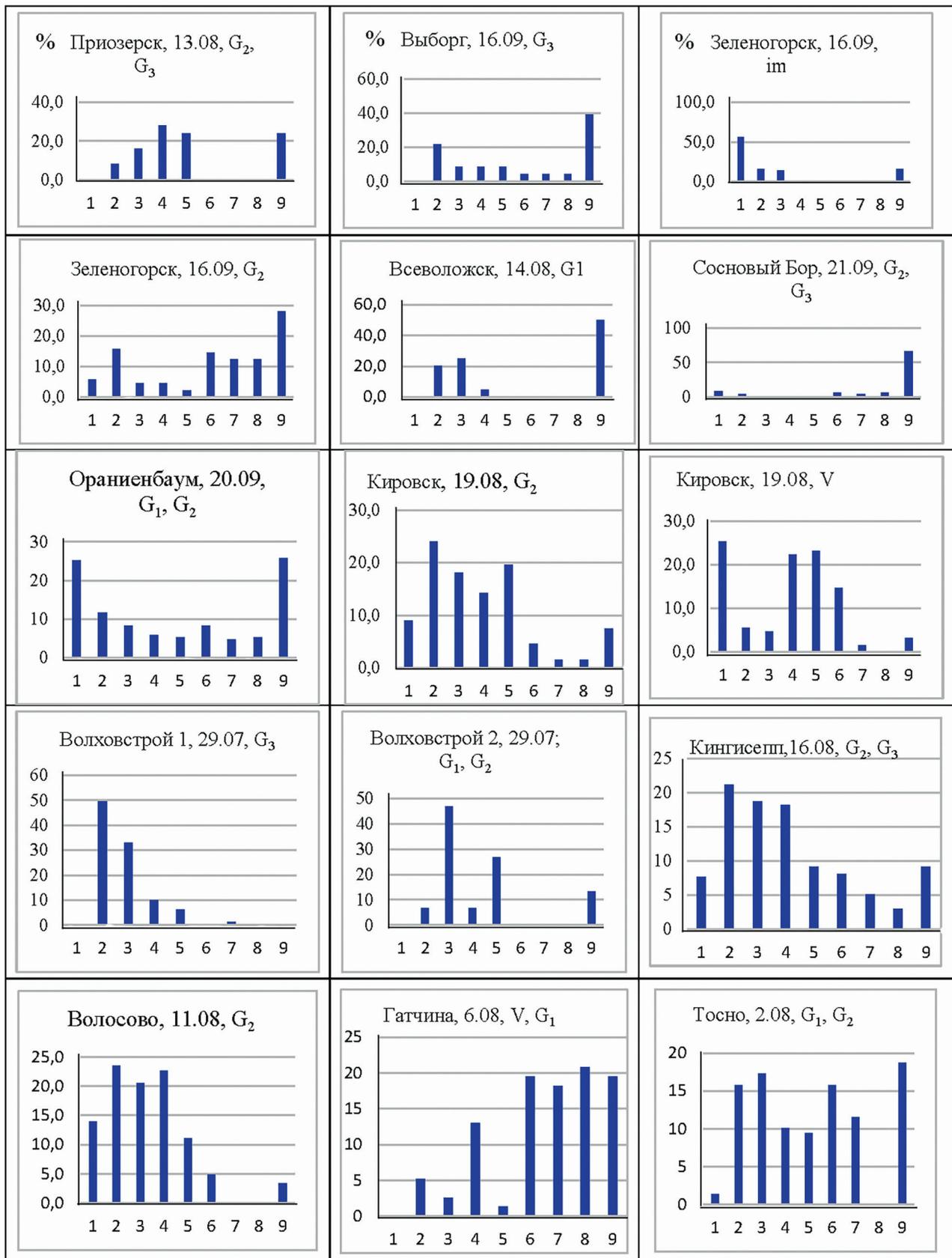
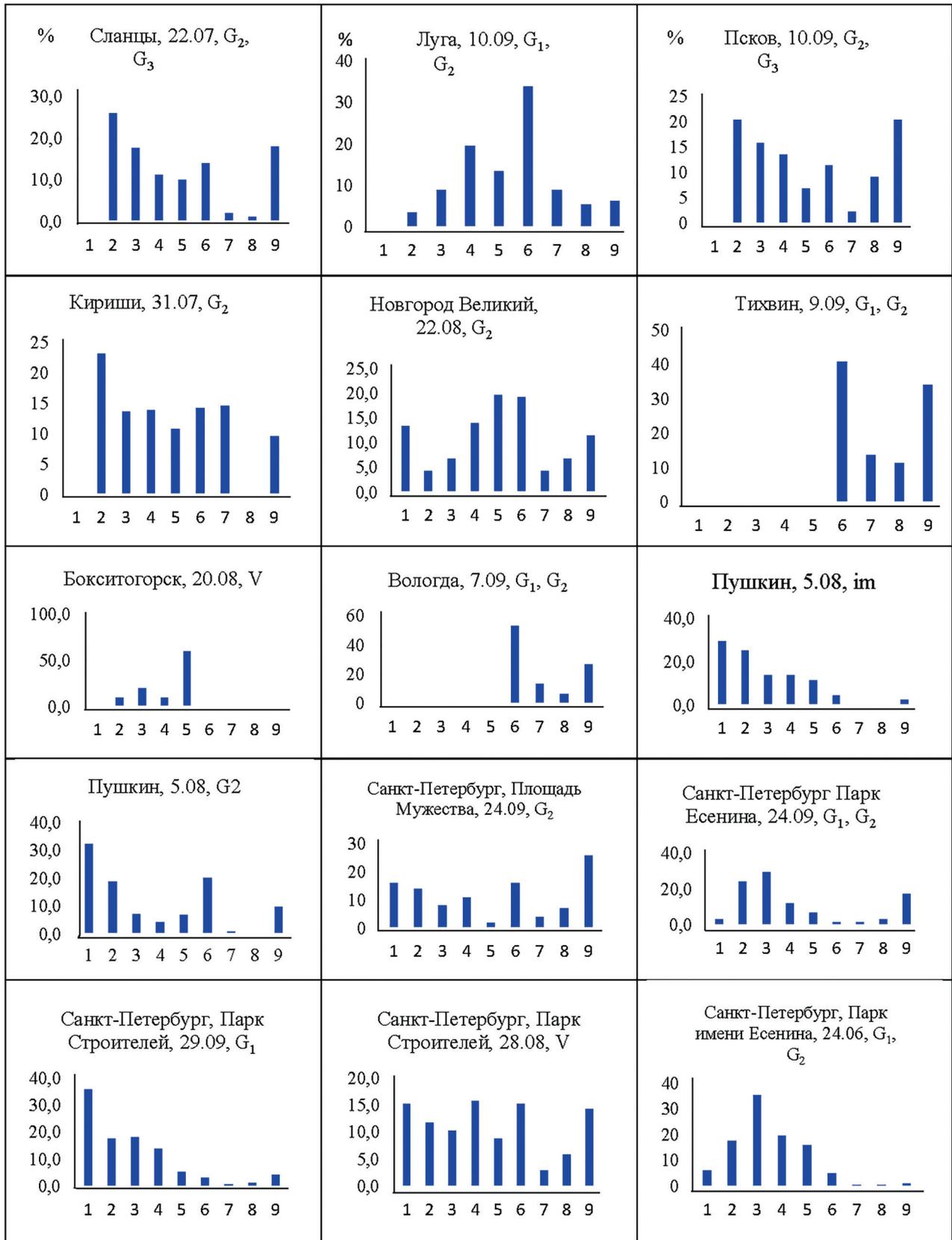


Рис. 3. Возрастной состав популяций каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella*) на каштане в Ленинградской и прилегающих областях в 2024 г. (%): 1 – яйца на листьях, 2–8 – гусеницы соответственно 1–7 возрастов; 9 – куколки в минах листьев; возрастные состояния каштанов: im – иматурные, V – взрослые вегетативные, G₁ – молодые генеративные, G₂ – средневозрастные генеративные, G₃ – старые генеративные (Оси графиков обозначены).



ском районах, а также в Карелии в Петрозаводске, несмотря на наличие там каштанов. Повреждённость каштанов минирующей молью была также незначительной в восточных районах: Тихвинском (2,5%) и Бокситогор-

ском (0,2%). В указанных восточных районах области это связано с низкими температурами воздуха в период зимовки куколок в минах в опавших листьях каштана на поверхности почвы и в её верхнем слое, восточнее изотер-

мы средней температуры января ниже -9°C , со средней минимальной температурой воздуха в январе $-22.5\dots-24.6^{\circ}\text{C}$, что способствует гибели зимующих куколок. Сходные зимние условия также и в Вологде, где средняя поврежденность листьев каштана составила в первой декаде сентября 2024 г. 1.2%. Поврежденность каштанов минирующей молью возрастает к югу от Выборгского и Приозерского районов и к западу от Тихвинского района. Благоприятные условия для развития каштановой моли в Ленинградской обл. сложились в 2023 г. и особенно в 2024 г.

Поврежденность каштана минирующей молью тесно связана с площадью каштановых насаждений и количеством деревьев, наиболее распространенных в городах, в пар-

ках и на площадях, и была наиболее высокой в центральной, западной и южной части области от Волхова до Кировска, Всеволожска, Санкт-Петербурга, Зеленогорска, Ораниенбаума и Соснового Бора южнее Выборгского района вблизи побережий Ладожского озера и Балтийского моря; от Гатчины до Волосово и Кингисеппа на западе, в Кириши и Луге – на юге области. Максимальная поврежденность листьев каштана гусеницами минирующей моли в 2024 г. составляла во Всеволожске 75–100%, в среднем 93.4% (табл. 1, см. рис. 2).

В Европе, включая Ленинградскую обл., широко распространено анемохорное распространение вредителя с помощью ветров. Мелкие моли легко переносятся ветром в больших количествах при высокой плотности

Таблица 1. Поврежденность листьев каштана конского обыкновенного (*Aesculus hippocastanum*) гусеницами минирующей каштановой моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986) в Ленинградской и в прилегающих областях в 2024 г.

Район, дата исследований	Место и географические координаты наблюдений		Возрастные состояния и количество обследованных каштанов	Отношения площади мин к общей площади листовой поверхности, % (в скобках сред. знач.)
Бокситогорский, 20.08	Бокситогорск, ул. Красных следопытов, 9, $59^{\circ}28'25''$ с. ш. $33^{\circ}51'20''$ в. д.		V, 2 дерева	0–0.5 (0.13)
Волосовский, 11.08	Волосово, площадь Советов, $59^{\circ}26'50''$ с. ш. $29^{\circ}29'05''$ в. д.		Начало G ₂ , аллея; 8 деревьев	13.4–43.3 (24.3)
Волховский	Волховстрой 1, $59^{\circ}55'23''$ с. ш. $32^{\circ}18'15''$ в. д.	29.07	G ₃ . 1 дерево, 500 м от вокзала, на листьях	26.3–50.9 (41.6)
		9.09		30.6–97.5 (75.5)
	Волховстрой 2, «ФосАгро», филиал АО «Апатит», $59^{\circ}54'36''$ с. ш. $32^{\circ}18'04''$ в. д., 29.07		G ₁ . G ₂ ; 8 деревьев	1.6–9.6 (6.2)
Всеволожский, 14.08	Всеволожск, пр. Октябрьский, 62, $60^{\circ}10'11''$ с. ш. $30^{\circ}38'45''$ в. д.		G ₁ , аллея вдоль трассы, 5 деревьев	75–100 (93.4)
Выборгский, 16.09	Выборг, Железнодорожная улица, 8, $60^{\circ}42'55''$ с. ш. $28^{\circ}45'05''$ в. д.		G ₃ , 4 дерева	1.0–1.8 (1.3)
Гатчинский, 2.07, 6.08	Гатчина Варшавская, ул. Леонова, Театральная пл., $59^{\circ}33'04''$ с. ш. $30^{\circ}07'05''$ в. д.		V, G ₁ ; 8 деревьев	6.3–32.7 (20.7)
Кингисеппский, 16.08	Кингисепп: ул. Иванова, 26, во дворе школы № 2, $59^{\circ}22'23''$ с. ш. $28^{\circ}36'24''$ в. д.		G ₂ , G ₃ ; 11 деревьев	19.1–47.3 (29.8)
	ул. Октябрьская, 12, $59^{\circ}22'32''$ с. ш. $28^{\circ}36'23''$ в. д.		G ₁ , 4 дерева	6.1–18.3 (11.1)
Киришский, 31.07	Кириши, ул. Советская, 7, $59^{\circ}27'04''$ с. ш. $32^{\circ}12'34''$ в. д.		G ₂ , аллея, 12 деревьев	15.2–25.0 (19.8)
Кировский 19.08	Кировск: автостанция, у Храма, $59^{\circ}52'53''$ с. ш. $30^{\circ}59'00''$ в. д.		G ₂ , 6 деревьев	14.6–36.2 (25.7)
	ул. Новая, 5, детская площадка, $59^{\circ}52'47''$ с. ш. $30^{\circ}59'18''$ в. д.		V, 7 деревьев	2.0–20.1 (5.9)

Лодейнопольский	Лодейное поле, 60°44'03" с. ш. 33°32'35" в. д.	G ₁ , 2 дерева	0
Ломоносовский, 20.09	Ораниенбаум, Привокзальная пл., 59°55'06" с. ш. 29°46'15" в. д.	G ₁ , G ₂ ; 20 деревьев	(12.5–26.6) 20.4
Лужский 2.07, 10.09	Луга, Привокзальная пл., 58°43'57" с. ш. 29°50'57" в. д.	G ₁ , G ₂ ; 15 деревьев	(17.1–38.6) 27.2
Подпорожский, 19.07	Подпорожье, автовокзал, 60°54'54" с. ш. 34°09'18" в. д.	G ₁ , 8 деревьев	0
Приозерский, 13.08	Приозерск, ул. Калинина, 19, 61°07'09" с. ш. 30°07'16" в. д.; ул. Красноармейская, 7, 61°52'47" с. ш. 30°07'14" в. д.	G ₂ , G ₃ ; 7 деревьев	0.1–1.7 (0.8)
Сланцевский, 22.07	Сланцы, ул. Кирова, 49, 59°06'52" с. ш. 28°05'14" в. д.; ул. Грибоедова, 13, 59°07'17" с. ш. 28°05'28" в. д.	G ₂ , G ₃ ; 5 деревьев	7.3–17.7 (12.5)
Тихвинский, 4.07, 9.09	Тихвин, ул. Карла Маркса, торговый центр «Имантра», Совет депутатов, 59°38'56" с.ш. 33°31'40" в. д.	G ₁ , G ₂ ; 12 деревьев	0.9–4.1 (2.5)
Тосненский, 2.08	Тосно, пр. Ленина, 36, 59°32'29" с. ш. 30°52'42" в. д.	G ₁ , G ₂ ; 13 деревьев	2.9–22.0 (10.6)
Сосновоборский городской округ, 21.09	Сосновый Бор, ул. Высотная, 3, 5; 59°53'30" с. ш. 29°05'17" в. д.	G ₂ , G ₃ ; 6 деревьев	73.3–85.0 (79.2)
Санкт-Петербург	Невский район: Парк Строителей, 59°54'33" с. ш. 30°27'58" в. д. 29.09, 5 деревьев, G ₁	28.08, 10 деревьев, V	14.0–28.8 (19.9)
	Парк имени Есенина, 59°54'36" с. ш. 30°29'05" в. д.	14.0–28.8 (19.9)	
	Парк имени Есенина, 59°54'36" с. ш. 30°29'05" в. д.	24.09, 17 деревьев, G ₁ , G ₂	11.7–42.4 (31.3)
	Ул. Шотмана, 9, во дворе, 59°54'05" с. ш. 30°29'03" в. д.	24.09, 1 дерево, G ₃	18.9–22.8 (20.8)
	Калининский район, ул. Политехническая, 27, в парке, 60°01'10" с. ш. 30°22'08" в. д.	24.09, 9 деревьев, G ₂	32.8–50.1 (43.7)
Пушкин, 5.08	Ул. Ленинградская, 21, 59°43'54" с. ш. 30°24'05" в. д.	G ₂ , аллея, 6 деревьев	21.6–62.7 (35.5)
	≈500 м от ж. д. вокзала, 59°43'24" с. ш. 30°25'48" в. д.	Im (4–5 лет), 8 саженцев	2.8–5.7 (4.2)
Зеленогорск, 16.09	Центральный парк, 60°11'25" с. ш. 29°41'55" в. д.	G ₂ , 5 деревьев	18.2–26.0 (21.9)
	Напротив вокзала, 60°12'20" с. ш. 29°42'14" в. д.	Im (4–5 лет), 5 деревьев	0.6–2.9 (1.7)
Новгород Великий, 22.08.	Сквер Лени Голикова, 58°31'24" с. ш. 31°16'01" в. д.; памятник С.В. Рахманинову, 58°31'27" с. ш. 31°16'21" в. д.; мемориал «Вечный огонь славы», 58°31'23" с. ш. 31°16'24" в. д.	G ₂ , 6 деревьев	11.7–1.8 (16.1)
Псков, 10.09	Ул. Советская, 20, 57°49'04" с. ш. 28°20'04" в. д.	G ₂ , G ₃ ; 5 деревьев	3.6–4.7 (4.3)
Вологда, 7.09	Ул. Герцена, 7, 59°12'28" с. ш. 39°53'18" в. д.; ул. Гоголя, 59°13'37" с. ш. 39°53'32" в. д.; Вологодский гос. ун-т, 59°13'17" с. ш. 39°53'21" в. д.	G ₁ , G ₂ ; 9 деревьев	1.0–2.3 (1.2)
Петрозаводск, 26.07	Карелия–Маркет, побережье Онежского озера, в парке, 61°47'36" с. ш. 34°22'48" в. д.	G ₁ , G ₂ ; 6 деревьев	0

посадки деревьев конского каштана на расстоянии до 100–150 км, что отмечено, в частности, в Германии [Gilbert, Grégoire et al. 2004; Buszko, 2006]. Массовый лёт, скопление и роение бабочек каштановой моли наблюдалось нами в конце июля 2024 г. в Волховстрое-1 в кроне крупного приземистого каштана с густой кроной. В Ленинградской обл. в течение года преобладают ветры южного, юго-западного и западного направлений, способствующие распространению бабочек каштановой моли при их массовом лёте преимущественно с юга и запада.

В Ленинградской обл. во Всеволожском, Ломоносовском, Гатчинском, Выборгском, Лужском, Волховском районах, на окраине Санкт-Петербурга (Парголово) значительное количество питомников и Садовых центров, где, кроме других растений, выращивают и реализуют саженцы каштана, с которыми существует большая вероятность распространения каштановой моли в виде яиц на поверхности листьев и малозаметных мин гусениц 1-го возраста в тканях листьев. Не удивительно, что именно вблизи питомников и садовых центров наблюдается наиболее высокая повреждённость листьев каштана минирующей молью.

Биологические особенности. В 2023–2024 гг. набухание почек каштана в Ленинградской обл. отмечено в конце августа – сентябре, распускание листьев в конце апреля – начале мая; цветение во второй половине мая – начале июня. Лёт имаго минирующей каштановой моли совпадает с началом цветения каштана. Самки отрождаются с недоразвитыми яйцами, их формирование и созревание протекает при дополнительном питании бабочек зимовавшего поколения нектаром и пыльцой каштана. Яичники самки минирующей каштановой моли включают четыре пары сравнительно длинных яйцевых трубочек (овариол), в каждой из которых до 20 и более сравнительно мелких формирующихся яиц. Овальные яйца по мере созревания откладывают на верхнюю сторону листьев, чаще вблизи жилок, покрывая их сверху жидкими, застывающими выделениями с образованием мелкоячеистой полупрозрачной оболочкой. Размеры отложенных яиц с наружной

оболочкой 0.36–0.40×0.21–0.26 мм. Самец *C. ohridella* отрождается с одним крупным, диаметром около 0.30 мм, семенным пузырьком, содержащим около 100 спермиев и соединенным с двумя семяпроводами и семяизвергательным каналом. Эмбриональное развитие яиц около 5–10 дней, их откладка сравнительно продолжительная. Начало отрождения гусениц I поколения и образования мин отмечено в первой декаде июня. В 2024 г. первые куколки каштановой моли обнаружены в минах в листья каштана 24–25 июня. В Парке имени Есенина в Санкт-Петербурге 24 июня 2024 г. в популяции минирующей моли в минах и на листьях каштана обнаружены все стадии её развития от яиц до куколок, с преобладанием гусениц 2-го возраста (35.4%). На долю гусениц 1-го, 3-го и 4-го возрастов приходилось соответственно 17.5, 19.5 и 15.8% учтенных особей популяции (см. рис. 3).

Наблюдения за особенностями развития гусениц орхидского минёра показали, что их гусеницы имеют 7 возрастов и развиваются с гиперметаморфозом, а их мины двусторонние. Гусеницы 1–3-го возрастов питаются содержимым клеток палисадной паренхимы, примыкающей к верхней кутикуле листа, высасывая их содержимое с помощью хорошо развитого гипофаринкса. Гусеницы 4-го и особенно 5-го возрастов питаются клетками палисадной и губчатой паренхимы, образуют двусторонние мины, поедая большую часть мезофилла листа. Гусеницы 1–5-го возрастов с дорсовентрально заметно уплощённым телом. Стерниты и особенно тергиты их средне- и заднегруди, а также I–VIII сегментов брюшка с опорными склеротизованными поперечными светло-, умеренно и тёмно-коричневыми площадками. Не имеют развитых грудных и брюшных ног, передвигаются с помощью двигательных мозолей на сегментах груди и брюшка, особенно на его III–V и IX сегментах. IX и X сегменты брюшка слегка изогнуты вниз, выполняют опорные функции при передвижении. Боковые края груди и особенно брюшка в виде продольных волнистых линий, значительно суженные в соединениях между сегментами и выступающие в их средних частях, приспособлены к активному

поперечному и продольному передвижению гусениц в минах. У гусениц 5-го возраста ширина сегментов в средней части брюшка составляет в суженных соединениях между сегментами около 0.69 мм, в их расширенной части около 1.10 мм, что способствует активному изгибанию тела при поперечном движении, расширению мины при участии ротового аппарата в процессе питания.

У гусениц 6-го и 7-го возрастов голова почти прямоугольная или слегка трапециевидная, слабо суженная в передней части, с короткими усиками, нижнечелюстными и нижнегубными щупиками (табл. 2). Отношение ширины головы к её длине составляет у гусениц 6-го возраста около 1.36, 7-го – 1.46. Передние челюсти (мандибулы) сравнительно хорошо развитые, гипофаринкс сильно уменьшенный, зачатки сосущего ротового аппарата у гусениц 7-го возраста в 1.9 раза длиннее, чем у гусениц 6-го возраста. Грудные ноги короткие 3-члениковые, более развитые у гусениц 7-го возраста, на вершине 3-го членика с одним коготком, более развитым у гусениц 7-го возраста. Окраска брюшных и грудных тергитов гусениц 6-го возраста тёмная, стернитов – немного светлее, однотонная. Окраска верха и низа у живых гусениц 7-го возраста беловатая. Согласно А.М. Герасимову [1952], в роде *Cameraria* в пределах шестой фазы выделены два возраста, которые, на наш взгляд, соответствуют 6-му и 7-му возрастам. Брюшных ложноножек у гусениц 6-го и 7-го возраста четыре пары. На III–V стернитах брюшка они поперечно-овальные с короткими хитинизированными утолщенными крючками по краю и на X сегменте в виде двух симметричных поперечных скобок с крючками. Количество крючков на X сегменте брюшка 10–12 в каждой из скобок, на III–V сегментах крючков 12–20 + 12–20 в поперечно-овальных ложных ножках.

Гусеницы двух последних возрастов с прядильным аппаратом, открывающимся прядильным сосочком в дистальной части нижней губы, более развитым у гусениц 7-го возраста. Гусеница 6-го возраста очищает округлый участок, как правило, в мине гусеницы 5-го возраста, удаляя экзувии, нижнюю

часть губчатой паренхимы при её наличии и готовит округлую или овальную колыбельку для развития куколки, где гусеница 6-го возраста линяет с образованием гусеницы 7-го возраста, которая удаляет массивный экзувий гусеницы 6-го возраста, интенсивно выделяет через проток на нижней губе секрет парной шелкоотделительной железы, при соприкосновении которого с воздухом образуется быстро застывающая шёлковая нить, края которой плотно прикрепляются к наружным краям колыбельки, образуется сравнительно прочная тонкая белая плёнка, покрывающая колыбельку только сверху, затем гусеница 7-го возраста окукливается в колыбельке с образованием в колыбельке вначале быстро развивающейся предкуколки, затем белой куколки, которая по мере развития окрашивается в светло-коричневый, далее в коричневый и тёмно-коричневый цвет. Куколка в колыбельке свободная.

В летний период в колыбельках встречаются куколки как покрытые сверху защитной шелковинной плёнкой, так и свободные без неё. К осени, перед уходом куколок на зимовку, все колыбельки с ними имеют защитную плёнку. При расположении куколок ближе к краю листа шелковинными нитями гусеницы последнего возраста подтягивают к колыбельке края листа, которые сворачиваются внутрь для дополнительной защиты куколок в опавших листьях. Куколки в колыбельках свободные и подвижные. Колыбелька с куколкой минирующей каштановой моли отличается от типичного кокона. На вершине головы куколки продольный выступ со сравнительно тонким краем, с помощью которого она разрезает шелковинную плёнку и верхнюю кутикулу листа и значительно высовывается наружу. Под давлением куколки образуется продольный разрыв её экзувия, начиная с головы, и происходит вылет имаго.

Сравнение детальных морфометрических данных по размерам гусениц разных возрастов в популяциях каштановой минирующей моли в Минске [Буга, Рогинский, 2024] и в Санкт-Петербурге в 2024 г. показало заметное увеличение размеров гусениц в Санкт-Петербурге по сравнению с Минском, в соответствии с правилом Бергмана [Bergmann, 1847].

Таблица 2. Размеры основных отделов тела гусениц минирующей каштановой моли *Cameraria ohridella* в Санкт-Петербурге, мм (данные учётов в августе, 2024 г.)

Отделы тела	Возраст гусениц						
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й
Длина тела	1.11 ± 0.10	1.97 ± 0,20	2.42 ± 0,22	2.54 ± 0,24	3.74 ± 0.32	6.15 ± 0,49	5.48 ± 0,52
Ширина головы	0.21 ± 0.05	0.35 ± 0.04	0.32 ± 0.03	0.41 ± 0.04	0.58 ± 0.05	0.45 ± 0.03	0.51 ± 0.02
Длина головы	0.13 ± 0.03	0.20 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.28 ± 0.02	0.42 ± 0.04	0.33 ± 0.03	0.35 ± 0.03
Ширина ротового аппарата	0.05–0.06	0.07± 0.02	0.08–0.09	0.12–0.13	0.18–0.20	0.17–0.18	0.18–0.20
Длина груди	0.30 ± 0.07	0.49 ± 0.05	0.48 ± 0.04	0.61 ± 0.06	1.27 ± 0.11	1.61 ± 0.13	1.42 ± 0.14
Ширина груди	0.43 ± 0.04	0.51 ± 0.05	0.52 ± 0.05	0.60 ± 0.05	1.03 ± 0.08	1.12 ± 0.07	1.04 ± 0.06
Длина брюшка	0.68 ± 0.08	1.28 ± 0.09	1.16 ± 0.08	1.68 ± 0.11	2.09 ± 0.12	4.21 ± 0.32	3.71 ± 0.28
Ширина брюшка	0.27 ± 0.03	0.49 ± 0.04	0.50 ± 0.04	0.63 ± 0.05	1.15 ± 0.07	1.16 ± 0.08	1.11 ± 0.06
Ширина IX сегмента брюшка	0.14 ± 0.01	0.17 ± 0.01	0.20 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.45 ± 0.02	0.65 ± 0.03	0.53 ± 0.02

Координаты Минска 53°55' с. ш. 27°33' в. д., Санкт-Петербурга 59°57' с. ш. 30°19' в. д. Следовательно, Санкт-Петербург расположен на 6°2' севернее (около 665 км) и на 2°46' восточнее (около 308 км) Минска. Среднемесячная температура воздуха в Санкт-Петербурге в 1923 г. составляла в январе –2.3°C, в феврале –3.0, а в Минске соответственно –1.2 и –1.5°C, в 2024 г. в эти месяцы –8.9 и –3.7 в Санкт-Петербурге и –5.2 и +1.4°C в Минске. Иными словами, в зимний период в Санкт-Петербурге в 2023 г. было холоднее на 1.1–1.5°C, а в 2024 г. на 3.7–5.1°C, чем в Минске. В Санкт-Петербурге по сравнению с Минском наибольшее увеличение длины головной капсулы, ширины головы, груди, брюшка и ротового аппарата установлено у гусениц 1-го возраста (в среднем на 27.5%). У гусениц 2-го возраста эта разница составляла 22,6%; 3-го возраста – 21.1; 4-го – 10.4 и 5-го – 7.6%. В Санкт-Петербурге длина головы у гусениц 1–5-го возрастов в среднем увеличивалась на 14.5%, ширина головы – на 22.6, ширина груди – на 22.4, ширина ротового аппарата – на 13.1% по сравнению с Минском.

Динамика возрастного состава популяций. Самки каштановой минирующей моли откладывают яйца на листья каштана одиночно по мере формирования и созревания яиц в процессе дополнительного питания самок в течение 2–3 недель. Сравнительно легко устанавливается развитие лишь I поколения этой моли от начала откладки яиц до появле-

ния в её популяциях куколок, что отмечено нами в Санкт-Петербурге в 2024 г. в последней декаде июня (см. рис. 3). В дальнейшем в популяциях *C. ohridella* в большинстве районов Ленинградской обл. обычны все стадии развития в результате наложения поколений друг на друга. Сравнение сезонной динамики возрастного состава популяций, площадей новых развивающихся мин, а также коричневых засыхающих мин после окукливания и вылета имаго показало, что в 2024 г. в Выборгском и Приозерском районах каштановая моль развивалась в двух полных поколениях; в Тихвинском, Бокситогорском районах и в Вологде – в одном, а в остальных районах Ленинградской обл. – в трёх полных поколениях. В Выборге развивалось III неполное поколение, в районных центрах с тремя полными поколениями – VI неполное поколение, в которых появившиеся гусеницы 1–3-го возрастов не успевают закончить развитие и погибают в конце сентября – октябре, а их мины после гибели гусениц быстро высыхают и становятся коричневыми (I поколение) и тёмно-коричневыми (II поколение).

В Выборге 16 сентября 2024 г. мины были обнаружены на всех обследованных каштанах. При этом на 14% сложных пальчатых листьев каштана, включающих 5–7 простых листиков, и на 63% листиков мины не были обнаружены. На простых листиках выявлены чаще 1–3, реже до 5–6 мин. На сложных листьях отмечено 2–4, реже до 8–17 мин. В состав завершившего развитие II поколения

входили гусеницы 4–7-го возрастов и куколки, а не завершившего развитие III поколения – погибшие гусеницы 1-го и 2-го возрастов. В Санкт-Петербурге в парках имени Есенина и вблизи Площади Мужества, а также в Сосновом Бору 21–24 сентября 2024 г. среди новых мин с живыми гусеницам, а также коричневых и тёмно-коричневых сухих мин гусениц предыдущих поколений по занимаемой ими площади листьев на долю новых мин приходилось 41–55%, а сухих мин предыдущих поколений 45–59% их общей площади. 7–9 сентября 2024 г. в Тихвине и Вологде на листьях каштана были обнаружены лишь мины с активными гусеницами 5–7-го возрастов и куколки.

Выводы

1. К главным факторам распространения каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella*) в Ленинградской обл. относятся: наличие и распределение её основного кормового растения – конского каштана обыкновенного (*Aesculus hippocastanum*); метеоусловия в зимний период; южные и западные направления ветров, благоприятных для переноса мелких, малозаметных бабочек из районов массового размножения; транспортировка в декоративных целях саженцев каштана в летний период года с малозаметными яйцами этой моли на поверхности листьев каштана и минами с её гусеницами 1-го и 2-го возрастов.

2. Повреждённость каштана минирующей молью тесно связана с площадью каштановых насаждений и количеством их деревьев, наиболее распространенных в городах, в парках и на площадях, и была наиболее высокой в центральной, западной и южной части области от Волхова до Кировска, Всевожска, Санкт-Петербурга, Зеленогорска, Ораниенбаума и Соснового Бора южнее Выборгского района вблизи побережий Ладожского озера и Балтийского моря; от Гатчины до Волосово и Кингисеппа на западе, в Кириши и Луге – на юге области. Максимальная повреждённость листьев каштана гусеницами минирующей молью в 2024 г. составляла во Всевожске 75–100%, в среднем 93.4%. Впервые указы-

ваются распространение и вредоносность каштановой моли в Новгородской и Вологодской областях.

3. Наименьшая повреждённость каштана гусеницами минирующей моли в Ленинградской обл. наблюдалась на севере в Выборгском и Приозерском районах в южной части Балтийского щита с отношением средней площади мин на листьях к их общей площади соответственно 1.3 и 0.8%. В восточных районах области каштановая моль не обнаружена на северо-востоке в Лодейнопольском и Подпорожском районах, а также в Карелии в Петрозаводске. Повреждённость каштанов минирующей молью была незначительной в восточных районах: Тихвинском (2.5%) и Бокситогорском (0,2%), и впервые обнаружена в Вологде с низкой повреждённостью ею каштана (1.2%) восточнее изотермы средней температуры января ниже -9°C . До настоящего времени были известны лишь сведения о появлении в 2007 г. и о развитии каштановой моли в Петербурге. Впервые для каштановой моли на примере Ленинградской обл. составлена карта на основании данных количественных учётов по степени повреждённости молью листьев каштана во всех районах области, установлены главные факторы её распространения.

4. В Выборгском и Приозерском районах каштановая моль развивалась в двух полных поколениях; в Тихвинском, Бокситогорском районах и в Вологде – в одном, а в остальных районах Ленинградской обл. – в трёх полных поколениях, что установлено впервые. Самки отрождаются с недоразвитыми яйцами в овариолах. Их формирование, созревание и откладка происходят в течение 2–3 недель в процессе дополнительного питания самок, что способствует наложению друг на друга их поколений и развитию неполного поколения к осени.

5. Впервые установлены различия в биологических особенностях развития гусениц каштановой моли 6-го и 7-го возрастов, а также увеличение размеров гусениц каштановой моли в условиях более прохладного климата, согласно правилу Бергмана, на основании сравнения её популяций в Минске и Санкт-Петербурге.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Аникин В.В. Распространение каштановой моли *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) в Поволжском регионе в XXI столетии // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г.: тезисы докладов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2022. С. 26.
- Буга С.В., Рогинский А.С. Детальная морфометрическая характеристика личинок каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimič, 1986) // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2024. № 1. С. 19–31.
- Герасимов А.М. Гусеницы. Ч. 1 // Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 1, вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 343 с.
- Зерова М.Д., Никитенко Г.Н., Нарольский Н.Б., Гершензон З.С., Свиридов С.В., Лукаш О.В., Бабидорич М.М. Каштановая минирующая моль в Украине. Киев: Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена, 2007. 88 с.
- Кривошеина М.Г. *Cameraria ohridella* – Каштановая минирующая моль // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяна, Л.А. Хляпа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 463–467.
- Митюшев И.М. Каштановая минирующая моль // Большая Российская энциклопедия. 10 февраля 2023 г., последнее обновление 18 октября 2023 г. (<https://bigenc.ru/c/kashtanovaia-miniruiushchaia-mol-5d272e>). Проверено 20.09.2024.
- Потанина С.О. Особенности популяционной динамики каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986) в насаждениях Москвы (Lepidoptera, Gracillariidae) // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2019. № 55. С. 103–107.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Рогинский А.А. Каштановая минирующая моль (*Cameraria ohridella*) в Беларуси: распространение, биология, экология, повреждаемость растений в зеленых насаждениях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.05. Энтомология. Минск: ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», 2022. 28 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–25.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
- Bergmann Carl. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse (нем.) // Göttinger Studien: magazin, 1847. Bd. 3. Nr. 1. S. 595–708.
- Buszko J. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Cameraria ohridella*, 2006 // From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org. Date of access 28.09.2024.
- Gilbert M., Grégoire J.-C., Freise J.F., Heitland W. Long-distance dispersal and human population density allow the prediction of invasive patterns in the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* // Journal of Animal Ecology. 2004. Vol. 73, Iss. 3. P. 459–468. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00820.x>

DISTRIBUTION, HARMFULNESS AND BIOLOGICAL FEATURES OF AN INVASIVE SPECIES OF THE CHESTNUT MINING MOTH (*CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIC) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) IN LENINGRAD AND SURROUNDING REGIONS

© 2025 Kaplin V.G.

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

The chestnut leaf miner was found in Vologda, Veliky Novgorod and in all districts of the Leningrad Region, with the exception of Podporozhsky and Lodeynopolsky, and was not found in Petrozavodsk in Karelia. In the Leningrad Region, chestnut damage by *Cameraria ohridella* caterpillars was highest in its central part from Volkhov to Kirovsk, Vsevolozhsk, St. Petersburg, Zelenogorsk, Oranienbaum and Sosnovy Bor; in the west – in Gatchina, Volosovo and Kingisepp; and in the south – in Kirishi and in Luga. In 2024 the maximum damage to chestnut leaves by chestnut leaf miner caterpillars was recorded in Vsevolozhsk (75–100, 93.4% on average). The lowest damage (0.8–1.3%) to leaves was observed in the north of the region in the Vyborg and Priozersk districts, as well as in the eastern districts: Tikhvin (2.5%) and Boksitogorsk (0.2%) and in Vologda (1.2%) with an average January temperature below –9 °C. In the Vyborg and Priozersk districts, the chestnut moth developed in two; in the Tikhvin, Boksitogorsk districts and in Vologda - in one, and in the remaining districts of the Leningrad Region – in three full generations per year. For the first time the differences in the biological characteristics of the development of 6th and 7th instar chestnut moth caterpillars, an increase in the size of moth caterpillars in cooler climates, as well as the main factors in the spread of *C. ohridella* in the Leningrad Region were also established.

Keywords: *Aesculus hippocastanum*, Gracillariidae, Eurasia, primary and secondary ranges, factors of spread and directions of invasion, invasive process, naturalization.

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ *LEPOMIS GIBBOSUS* (CENTRARCHIDAE) В РАЗНОМ ВОЗРАСТЕ В ВОДОЁМАХ ДОНЕЦКОГО КРЯЖА

© 2024 Коваль Е.С., Волгина Н.В.

ФГБОУ ВО «Луганский государственный педагогический университет», ФГБОУ ВО «ЛГПУ» Луганск, Россия
e-mail: *kovalevgen13@mail.ru

Поступила в редакцию 8.11.2024. После доработки 13.01.2025. Принята к публикации 07.02.2025

В работе представлены сведения об особенностях питания солнечного окуня в водоёмах Донецкого кряжа. Выявлено изменение видового состава кормовых объектов и интенсивности питания рыб в зависимости от их возраста в разных водоёмах Донецкого кряжа. Установлено, что с возрастом у *Lepomis gibbosus* происходят изменения состава кормовых объектов: в возрасте 0+ – 100% составляет зоопланктон, 1+ и старше – макробентос и рыбы. Со 2-го года жизни у *Lepomis gibbosus* наблюдается склонность к хищничеству и каннибализму. При этом интенсивность питания особей к возрасту 5+ увеличивается в 3 раза по сравнению с сеголетками. Кроме того, водоёмы Донецкого кряжа отличаются различными кормовыми условиями для *Lepomis gibbosus*: для особей возраста в 0+ и 1+ – кормовая база богаче в оз. Грабов, в старшем возрасте – в реках Северский Донец, Айдар и Миус, так как в лимнических водоёмах условия способствуют развитию зоопланктона и макробентоса, в лотических – течение воды ограничивает объёмы водной растительности.

Ключевые слова: *Lepomis gibbosus*, питание рыб, хищничество, Донецкий кряж, чужеродные виды, кормовые объекты, сеголетки.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-084-090

Введение

Численность и биомасса разных популяций рыб в водоёмах в значительной степени зависит от их обеспеченности пищей. Разнообразие и количество кормовых объектов, в свою очередь, определяется многими факторами: качеством воды, гидрологическими условиями водоёмов, антропогенным воздействием, видовым богатством флоры и фауны водных экосистем. По характеру питания рыб принято делить на мирных (бентофаги, планктонофаги, растительноядные) и хищных [Мантейфель, 1965; Ильмаст и др., 2015]. Большинство видов рыб в водоёмах России являются зоофагами со смешанным типом питания, основу которых составляют личинки мелких двукрылых насекомых и ракообразные [Березина и др., 2023].

На характер питания и двигательную активность рыб большое влияние оказывает ритмическое проявление суточной активности различных гидробионтов, являющихся объектами пищевых пристрастий рыб. Раз-

ные водоёмы отличаются по кормовой базе, а отдельные виды рыб могут приспосабливаться к их особенностям. При этом возможно изменение спектра питания у некоторых видов рыб и их переход на новые кормовые объекты, что приводит к возросшему морфо-биологическому разнообразию в популяции [Кириленко и др. 2018; Кодухова, Карабанов, 2017]. Кроме того, наблюдается изменение кормовых предпочтений и интенсивности питания у рыб с возрастом [Георгиев, Падчина, 2022]. Отдельные авторы так же отмечают межгодовые изменения питания у некоторых видов рыб, связанные с обилием тех или иных групп организмов [Шорыгин, 1952; Горлачева, 2014].

За кормовую базу между различными видами рыб возникает конкуренция. Зачастую борьба за одни и те же кормовые объекты усиливается в результате вселения массовых инвазивных видов рыб [Almeida et al., 2009]. В настоящее время наблюдается экспансия солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (L., 1758),

представитель отряда Perciformes (Окунеобразные), семейства Centrarchidae (Центрарховые), в водоёмы Донецкого края [Дирипаско, 2008; Федоненко, Маренков, 2013; Решетников и др., 2018; Гуськов и др., 2024]. Считается, что солнечный окунь в естественном ареале обитания является хищником [Tomasek et al., 2005], но при этом потребляет и зоопланктон, макробентос, а также водную растительность и детрит [Jordan et al., 2009]. Данные о питании солнечного окуня при его расселении в новых водоёмах весьма ограничены [Джуртубаев и др., 2007]. Поэтому актуальным вопросом является изучение кормовых объектов и их соотношения в рационе *Lepomis gibbosus* при его вселении в водные экосистемы Донецкого края.

Целью наших исследований было изучить особенности питания *Lepomis gibbosus* (L.,

1758) в разном возрасте в различных водоёмах Донецкого края.

Материалы и методы

Исследования были проведены в весенне-летние периоды с мая по сентябрь 2016–2023 гг. в бассейнах рек Северский Донец: р. Северский Донец (48°45'15» с. ш., 39°16'16» в. д.); Айдар (49°19'08» с. ш., 38°55'15» в. д.); Лугань (48°38'38» с. ш., 38°47'32» в. д.); Грабов (48°13'13» с. ш., 38°38'10» в. д.); и Миус: р. Миус (48°05'32» с. ш., 38°52'29» в. д.) (рис. 1). Материалами для работы послужили особи *Lepomis gibbosus* (n = 721), отловленные в водоёмах Донецкого края.

Для отлова использовали ставные сети с ячейей 20×20 мм, 25×25 мм и мальковый вентерь диаметром 1,5 м с шагом ячеей 6 мм, которые устанавливали в прибрежной зоне

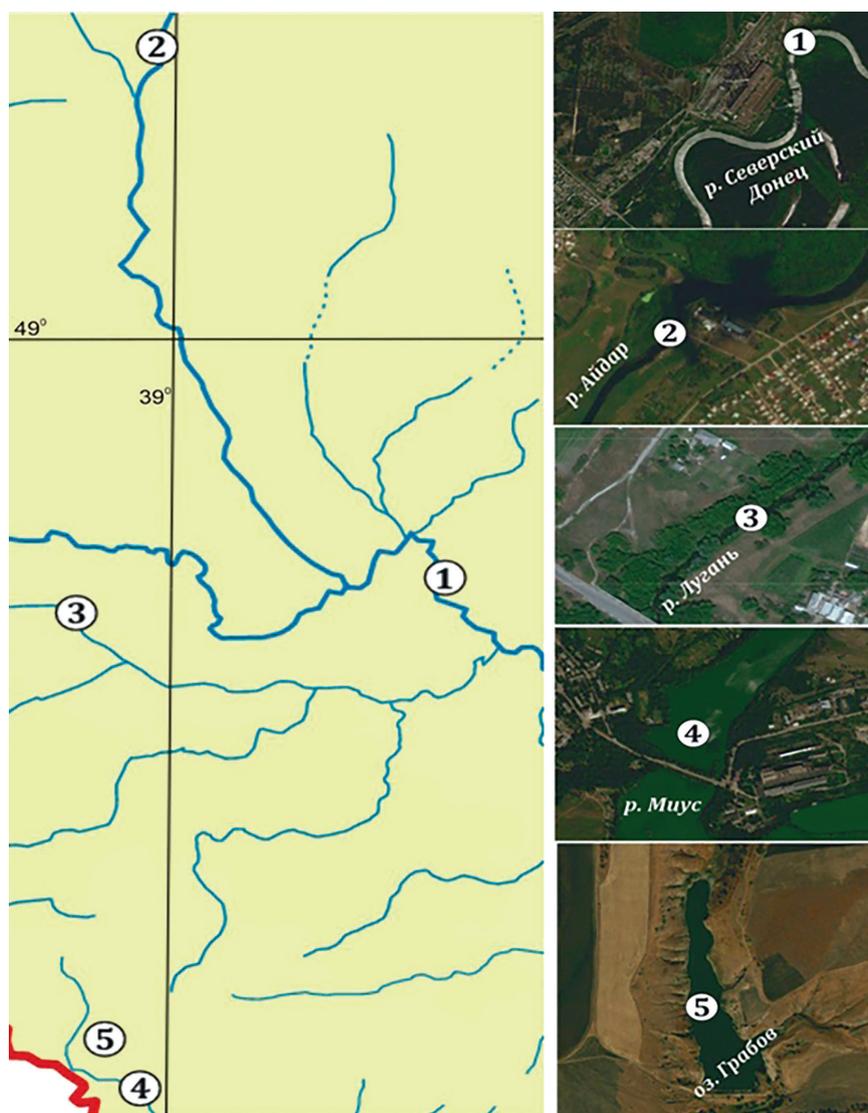


Рис. 1. Карта-схема мест лова *Lepomis gibbosus*.

[Пирожников, 1952]. Вскрытие рыб проводили в соответствии с общепринятой методикой [Мельничук, 1982; Зиновьев, Мандрица, 2003]. Интенсивность питания рыб изучали по общим индексам наполнения желудков в процедемиллях (‰) [Фортунатова, 1951; Радаков, 1965; Ильмаст и др., 2015]. Желудочно-кишечный тракт фиксировали 4%-ным раствором формалина. Установление видового состава пищевого комка проводили по определителю [Винберг и др., 1977].

Результаты и обсуждение

При исследовании содержимого желудков рыб установлено, что 5,7% из них были пустыми, остальные содержали пищевой комок из разложившихся, полуразложившихся и неразложившихся (определяемых) фракций (табл. 1).

Наибольшей интенсивностью питания характеризуются особи в возрасте 5+. Об этом свидетельствует общий индекс наполнения желудков рыб, который составляет 347,3 ‰. В целом интенсивность питания *Lepomis gibbosus* от возраста 0+ до 5+ в среднем увеличивается в 3 раза. Общая масса пищевого комка колеблется от 0,1 г в возрасте 0+ до 1,3 г в возрасте 5+.

В пищевом комке желудка *Lepomis gibbosus* обнаружены определяемые фрагменты представителей зоопланктона, макробентоса и рыб (табл. 2).

Установленные кормовые объекты относятся к 17 отрядам, 17 семействам, 19 родам и 19 видам. Наиболее широко в пищевом комке *Lepomis gibbosus* представлена группа макробентоса (12 видов из 12 родов). Другие авторы говорят о еще большем таксономическом разнообразии кормовых объектов

Lepomis gibbosus при его вселении в реки Европы. По их данным, кормовые объекты *Lepomis gibbosus* относятся к 25 отрядам, из них макробентос – к 17 отрядам. Причем эти исследователи также говорят об изменении спектра питания *Lepomis gibbosus* с зоопланктона в раннем возрасте, до хищничества – в старшем [Almeida et al., 2009].

Более 90% зоопланктона в питании *Lepomis gibbosus* представлено *Daphnia pulex* и *Cyclops bicuspidatus*. Доминантными видами беспозвоночных, относящихся к макробентосу, являются: *Dytiscus dimidiatus*, *Hirudo medicinalis*, *Halipplus fluviatilis*, *Dytiscus marginalis* (11,3–12,6%). Практически в равном соотношении в пищевом комке обнаружены виды позвоночных, относящихся к семейству Cyprinidae: *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Carassius gibelio*. У отдельных экземпляров *Lepomis gibbosus* в желудках отмечено наличие останков рыб этого же вида (2,2%), т.е. солнечному окуню присуще проявление канибализма.

По нашим данным, единственным кормом на 1-м году жизни *Lepomis gibbosus* в водных экосистемах Донецкого края является зоопланктон (100%), количество которого к возрасту 1+ сокращается до 5,6% от общей определяемой кормовой массы, а с возрастом 2+ вообще не наблюдается (табл. 3).

Основным кормом рыб (70,3%) в возрасте 1+ является макробентос, до возраста 5+ сокращающийся по массе до 17,1%. Проявляющаяся у *Lepomis gibbosus* в возрасте 1+ склонность к хищничеству (24,1%) при длине тела 45–50 мм и массе 7–8 г активизируется с возрастом и становится основным спосо-

Таблица 1. Состояние пищевого комка *Lepomis gibbosus* в различном возрасте

Показатель	Возраст, год					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
Количество исследованных желудков, экз.	310	96	96	92	91	36
Количество пустых желудков, экз.	10	8	9	6	4	4
Масса пищевого комка, в том числе определяемых объектов, г	0,1±0,01	0,2±0,01	0,3±0,01	0,4±0,01	0,8±0,03	1,3±0,04
Общий индекс наполнения, ‰	116,5	248,1	211,6	220,3	284,7	347,3

Таблица 2. Таксономический состав объектов в пищевом комке *Lepomis gibbosus*

Кормовой объект	Таксон				%
	Отряд	Семейство	Род	Вид	
Зоопланктон	Anomopoda	Daphniidae	<i>Daphnia</i>	<i>Daphnia pulex</i>	50,2
	Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Cyclops</i>	<i>Cyclops bicuspidatus</i>	46,1
	Ploima	Brachionidae	<i>Keratella</i>	<i>Keratella cochlearis</i>	3,7
	Всего				100
Макробентос	Canalipalpata	Ampharetidae	<i>Hypania</i>	<i>Hypania invalida</i>	5,8
	Diptera	Chironomidae	<i>Chironomus</i>	<i>Chironomus plumosus</i>	5,5
	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscus</i>	<i>Dytiscus marginalis</i>	12,6
	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscus</i>	<i>Dytiscus dimidiatus</i>	11,3
	Odonata	Coenagrionidae	<i>Coenagrion</i>	<i>Coenagrion pulchellum</i> (личинки)	6,2
	Pulmonata	Planorbidae	<i>Planorbis</i>	<i>Planorbis planorbis</i>	8,6
	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetidae</i>	<i>Cloeon dipterum</i>	5,1
	Hemiptera	Nepidae	<i>Nepa</i>	<i>Nepa cinerea</i>	4,3
	Coleoptera	Hydrophilidae	<i>Hydrophilidae</i>	<i>Hydrochara caraboides</i>	9,8
	Coleoptera	Haliplidae	<i>Haliphus</i>	<i>Haliphus fluviatilis</i>	11,7
	Trichoptera	Limnephilidae	<i>Limnephilus</i>	<i>Limnephilus politus</i>	7,5
	Arhynchobdellida	Hirudinidae	<i>Hirudo</i>	<i>Hirudo medicinalis</i>	11,6
	Всего				100
Рыбы	Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Rutilus</i>	<i>Rutilus rutilus</i>	42,1
			<i>Scardinius</i>	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	31,3
			<i>Carassius</i>	<i>Carassius gibelio</i>	24,4
	Perciformes	Centrarchidae	<i>Lepomis</i>	<i>Lepomis gibbosus</i>	2,2
	Всего				100

бом питания рыб к возрасту 4+ (70,1%) и 5+ (80,4%), когда длина их тела достигает 100 мм и массы 35–40 г.

Кормовые условия в разных водоёмах влияют на размерно-весовые характеристики рыб, поэтому мы изучили особенности питания *Lepomis gibbosus* в разном возрасте в отдельно взятых водоёмах.

Установлено (рис. 2), что наибольшее количество определяемых объектов зооплан-

ктона в возрасте 0+ и 1+ наблюдается в желудках особей из оз. Грабов (31,1–36,2%), наименьшее – из р. Северский Донец (7,9–11,1%). Это свидетельствует о более высокой обеспеченности кормом в этом возрасте *Lepomis gibbosus* в лотических водных системах. Количество биомассы зоопланктона в водоёмах увеличивается по мере уменьшения скорости течения и увеличения площади зарослей макрофитов. О зависимости типа

Таблица 3. Кормовые объекты в определяемой фракции пищевого комка у *Lepomis gibbosus*

Показатель, %	Возраст, год					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
Количество экземпляров, шт.	310	96	96	92	91	36
Зоопланктон	100	5,6	–	–	–	–
Макробентос	–	70,3	61,2	48,1	29,9	17,1
Рыба	–	24,1	38,8	51,9	70,1	80,4

питания от особенностей водоёмов иных высоко инвазивных видов, например головешка-ротан *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877), представитель отряда Gobiiformes (Бычкообразные), семейства Odontobutidae (Одонтобутовые), говорят и другие исследователи. Они отмечают преобладание в их рационе питания массовых кормовых объектов, характерных для конкретного водоёма (Mollusca – 31,5; Chironomidae – 39,3) [Рафиков, 2018].

По этим же причинам в оз. Грабов и р. Лугань больше количество макробентоса, увеличивающееся в желудках *Lepomis gibbosus* к возрасту 5+ до 21,7–22,6% (рис. 3). В результате хозяйственной деятельности человека, в частности сбросов шахтных вод, промышленных и коммунальных стоков, в этих водоёмах происходит активное зарастание

гидрофитами, заболачивание и заиливание, что приводит к нарушению гидрологического режима в водных объектах. Это, в свою очередь, вызывает перераспределение организмов макрозообентоса в пространстве, способствуя образованию плотных сообществ в фитоценозах настоящей водной растительности. В результате этого разнообразие и количество макрозообентоса оказывается выше в водоёмах, подверженных зарастанию водной растительности.

В то время как в лотических водоёмах (реки Северский Донец, Айдар и Миус) преимущественным кормом с возрастом становятся икра и особи разных видов рыб (20,3–21,7%). Чаще всего это представители семейства Cyprinidae, а именно: *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Carassius gibelio*.

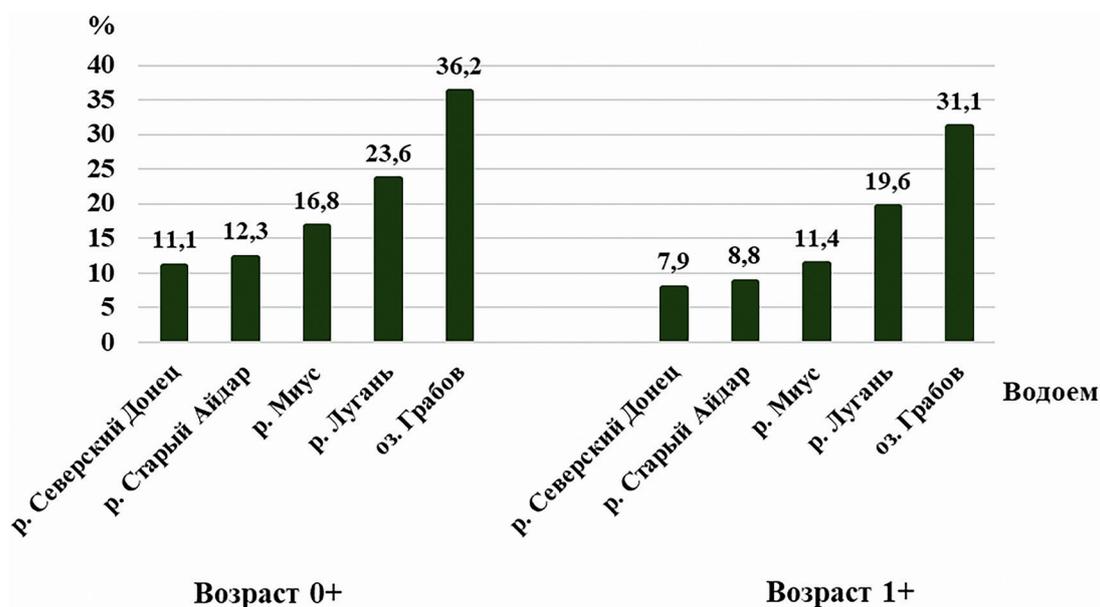


Рис. 2. Доля зоопланктона в пищевом комке *Lepomis gibbosus* в разных водоёмах.

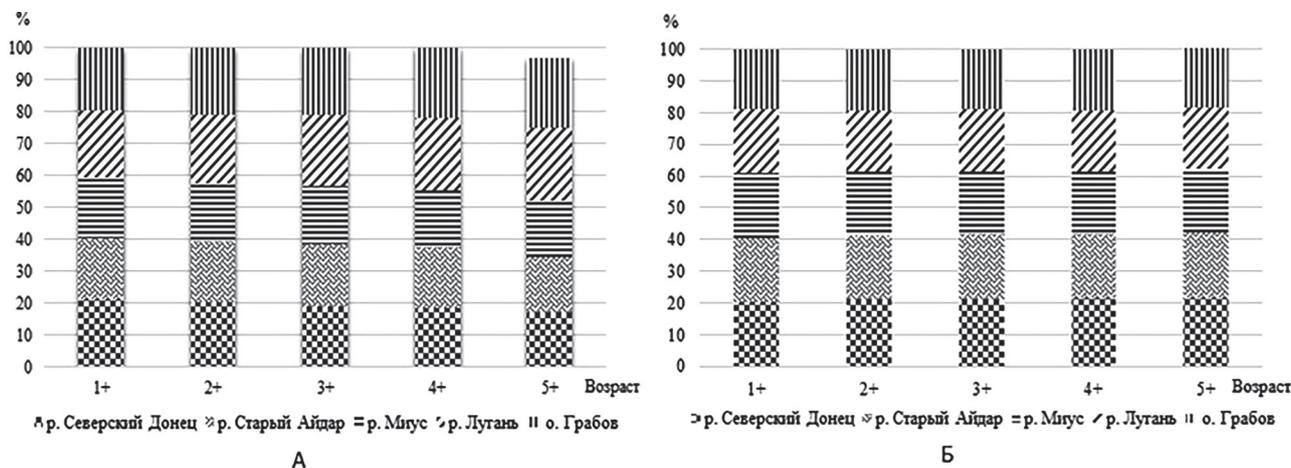


Рис. 3. Динамика потребления *Lepomis gibbosus* макробентоса (А) и хищничества (Б) в разных водоёмах Донецкого края.

Заключение

В результате наших исследований установлено, что с возрастом у *Lepomis gibbosus* происходят изменения состава кормовых объектов: в возрасте 0+ – 100% составляет зоопланктон, 1+ и старше – макробентос и рыбы. Со 2-го года жизни у *Lepomis gibbosus* наблюдается склонность к хищничеству и каннибализму. При этом интенсивность питания особей к возрасту 5+ увеличивается в 3 раза по сравнению с сеголетками. Кроме того, водоёмы Донецкого края отличаются различными кормовыми условиями для *Lepomis gibbosus*: для особей возраста в 0+ и 1+ – кормовая база богаче в оз. Грабов, в старшем возрасте – в реках Северский Донец, Айдар и Миус, так как в лимнических водоёмах условия способствуют развитию зоопланктона и макробентоса, в лотических – течение воды ограничивает объёмы водной растительности.

Таким образом, широкий спектр питания *Lepomis gibbosus* как биологическая особенность вида и наличие доступной кормовой базы в лимнических и лотических водоёмах Донецкого края позволили ему успешно расселиться, образовать устойчивые самовоспроизводящиеся популяции.

Литература

- Березина Н.А., Жгарева Н.Н., Стрельникова А.П. Особенности питания девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Gasterosteidae) в водоёмах северо-запада России // Зоологический журнал. 2023. Т. 63, № 2. С. 199–208.
- Винберг Г.Г., Чибисова О.И., Гаевская Н.С. и др. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР: [Планктон и бентос] / отв. ред. д-ра биол. наук Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов; Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете министров СССР, Зоол. ин-т АН СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 511 с.
- Георгиев А.П., Падчина А.Г. Питание окуневых рыб (Percidae) в малом озере бассейна Онежского озера // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2022. № 1. С. 7–11.
- Горлачева Е.П. Питание рыб некоторых озёр бассейна реки Хилок // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 9-2. С. 93–96.
- Гуськов Г.Е., Степанова Ю.В., Бухмин Д.А. Стремительная экспансия солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae) в дельту Дона в 2023 г. // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 1. С. 23–27.
- Дирипаско А.А., Демченко Н.А., Кулик П.В. Заброта Т.А. Расширение ареала солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes) на восток Украины // Вестник зоологии. 2008. № 42 (3). С. 269–273.
- Джуртубаев М.М., Заморов В.В., Комарова В.В. Питание солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (L., 1758) придунайского озера Лунг // Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах: материалы Международной научной конференции. Саранск, 2007. С. 38–39.
- Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. Методы исследования пресноводных рыб: учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Пермский ун-т, 2003. 113 с.
- Ильмаст Н.В., Савосин Д.С., Кучко Я.А. Питание рыб: учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2015. 17 с.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Питание ротана *Percottus glenii* (Pisces, Odontobutidae) в пруду пос. Смольный (Республика Мордовия) // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2018. Вып. 21. С. 274–278.
- Кодухова Ю.В., Карабанов Д.П. Морфологические изменения в популяции плотвы (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae) озера Плещеево в результате вселения моллюска *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 9. С. 1069–1077.
- Мантейфель Б.П., Гираса И.И., Лещева Т.С. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб. М.: Наука, 1965. С. 3–90.
- Мельничук Г.Л. Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоёмах. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 27 с.
- Пирожников П.Л. Инструкция по сбору и обработке материалов по питанию. Л.: ВНИОРХ, 1952. 27 с.
- Радаков Д. В. О значении стаи для хищных рыб при поимке добычи. Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965. С. 173–178.
- Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю. *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) // в кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 546–552.
- Рафиков Р.Р. Морфологическая характеристика и особенности питания головешки-ротана (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) в северо-восточной части приобретенного ареала (территория Республики Коми) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 20, вып. 5-1. 2018. С. 43–49.
- Федоненко Е.В., Маренков О.Н. Расселение, пространственное распространение и морфометрическая характеристика солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes) Запорожского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. № 2. 2013. С. 51–59.

<https://doi.org/10.35885/S1996-1499-17-1-23-27>

Фортулатова К. Р. Методика изучения питания хищных рыб // Зоологический журнал. 1951. Т. 30, вып. 6. С. 562–571.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 264 с.

Almeida D., Almodóvar A., Nicola G., Elvira B. Feeding tactics and body condition of two introduced populations of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*: taking advantages of

human disturbances? // J. Ecology of Freshwater Fish. № 18. 2009. P. 15–23.

Tomecek J., Kovac V., Katina S. Ontogenetic variability in external morphology of native (Canadian) and non-native (Slovak) populations of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) // J. of Applied Ichthyology. № 21 (4). 2005. P. 335–344.

Jordan C., Backe N., Wright M.C. and Tovey C.P. Biological synopsis of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*). Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2009. 2886: iv + 16 p.

FEEDING CHARACTERISTICS OF *LEPOMIS GIBBOSUS* (L., 1758) AT DIFFERENT AGES IN LIMNIC AND LOTIC RESERVOIRS OF THE DONETSK RIDGE

© 2024 Koval E.S., Volgina N.V.

Lugansk State Pedagogical University, LSPU Lugansk, Russia
email: *kovalevgen13@mail.ru

The paper presents information about the feeding characteristics of sun perch in the reservoirs of the Donetsk ridge. A change in the species composition of forage objects and the intensity of fish nutrition depending on their age and the characteristics of the reservoirs of the Donetsk ridge was revealed. As found in our research, age-dependent changes in the composition of feed objects occur in *Lepomis gibbosus* as follows: at the age of 0+ – 100% zooplankton, 1+ and older – macrobenthos and Pisces. Since the 2nd year of life, *Lepomis gibbosus* has been prone to predation and cannibalism. At the same time, the intensity of feeding of individuals by the age of 5+ increases by 3 times compared with fingerlings. In addition, the reservoirs of the Donetsk ridge are marked by different feeding conditions for *Lepomis gibbosus*: for individuals aged 0+ and 1+, the food supply is richer in Grabov Island, at an older age – in the Seversky Donets, Aidar and Mius rivers, because in limnic reservoirs the conditions contribute to the development of zooplankton and macrobenthos, in the lotic ones the water flow limits the volume of aquatic vegetation.

Keywords: *Lepomis gibbosus*, fish nutrition, predation, Donetsk ridge, alien species, feeding objects, fingerlings.

ОБНАРУЖЕНИЕ ГЛЕДИЧИЕВОЙ ЛИСТОВОЙ ГАЛЛИЦЫ *DASINEURA GLEDITCHIAE* (OSTEN SACKEN, 1866) (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) В ВОРОНЕЖЕ

© 2024 Корнев И.И.^{1*}, Аксёненко Е.В.^{2**}, Кондратьева А.М.^{3***}

¹ Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова, Воронеж, 394613,

² Воронежский государственный университет, Воронеж, 394018,

³ Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, 394087

E-mail: *karanichvania@mail.ru; **entoma@mail.ru; ***kondratyeva_anya@mail.ru

Поступила в редакцию 01.07.2024, после доработки 27.12.2024, принята к публикации 14.01.2025

Впервые на территории Воронежа и Воронежской области в июне 2024 г. на гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.) отмечены галлы гледичиевой листовой галлицы *Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken, 1866) (Diptera: Cecidomyiidae). При вскрытии галлов обнаружено от одной до трех личинок в каждом галле, а также пустые экзувии куколок. В лабораторных условиях из личинок и куколок выведены имаго. Паразитов гледичиевой галлицы не обнаружено.

Ключевые слова: гледичия трехколючковая, *Gleditsia triacanthos*, галлы, инвазия, Воронежская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-091-095

Родиной гледичии трехколючковой, или обыкновенной (*Gleditsia triacanthos* L.), является территория США, где вид устойчив к болезням, вредителям, засухам и повышенной рН почвы [Thompson et al., 1998]. С декоративной целью в начале XVIII века гледичия трехколючковая была завезена в Европу, где в настоящее время она широко распространена в уличных насаждениях, парках и садах [EPPO, 2008].

Нативный ареал гледичиевой листовой галлицы *Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken, 1866) (Diptera: Cecidomyiidae) охватывает территорию произрастания кормового растения – гледичии трехколючковой (*G. triacanthos*) [Федотова, 2014]. При этом наибольший вред растениям галлица оказывала на западе США, в то время как на востоке страны присутствие насекомого не вызывало проблем [Thompson et al., 1998]. Распространение галлицы по территории США происходило с зараженным посадочным материалом. Инсектициды оказались малоэффективными для контроля вредителя, так как применять их надо до образования галлов, и к тому же их применение ограничено в частных землев-

ладениях [Thompson et al., 1998]. На территории Венгрии гледичиевая листовая галлица была отмечена только на *G. triacanthos* и ее не обнаруживали на азиатских видах гледичии (*G. caspica* и *G. ferox*), что подтверждает ее узкую пищевую специализацию [Ripka, 1996].

Самки галлицы откладывают яйца белого цвета, похожие на волоски листьев, поодиночке или группами вдоль рахиса или боковых складок нераскрывшихся листьев. Личинки первого возраста белые цилиндрические (до 0,5 мм длиной), второго и третьего возрастов – уплощенные от белого до оранжевого цвета (до 2,5 мм) [Thompson et al., 1998]. В США при температуре 29 °C отрождение личинок происходило через 44 ч после откладки яиц; после отрождения личинки добираются до верхней стороны простого листа [Thompson et al., 1998]. Только личинки первого возраста способны вызывать образование галлов, личинки всех последующих возрастов питаются внутри галлов, имеющих цвет от зеленого до красно-фиолетового. Внутри одного галла, который может иметь разную форму в зависимости от степени сворачивания про-

стого листа, находится 1–33 личинок [Bene, Landi, 1993; Thompson et al., 1998]. По данным из США, продолжительность развития личиночной стадии составляет 14–21 сутки. Окукливание происходит в галлах или коконах в почве, длительность стадии куколки 3–5 суток [Thompson et al., 1998]. Цвет куколок вначале белый, при выпадении из галла брюшко у куколок самок становилось красным, у самцов – серым [Thompson et al., 1998]. Перед выходом имаго из куколки она высовывается в отверстие галла. После вылета имаго галлы опадают [Петров, 2019]. В США отмечен вылет перезимовавших имаго из почвы с середины февраля до распускания листьев гледичии [Thompson et al., 1998]. У имаго галлицы также наблюдается половой диморфизм: различное строение усиков и цвет брюшка самцов и самок. В США отмечено 5–7 перекрывающихся поколений в течение года [Csóka et al., 2017], в то время как в Европе 2–3 поколения с зимующими куколками в почве [EPPO, 2008].

Образование галлов приводит к дефолиации, а в случае сильного заселения – к замедлению роста и отмиранию ветви. Удаление галлов и опрыскивание инсектицидами при распускании почек весной снижает численность галлицы [EPPO, 2008].

Паразиты галлицы слабо изучены. В Европе из куколок и имаго гледичиевой галлицы выведено несколько паразитических видов перепончатокрылых насекомых, отмечена их низкая численность и частота встречаемости [Markovic et al., 2017].

Гледичиевая листовая галлица в Европу, очевидно, была завезена на стадии яйца или личинки первого возраста в недоразвившихся галлах на листьях кормового растения [Skuhřavá et al., 2010]. По данным Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений (European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO), галлица впервые появилась в Европе в 1975 г. (Нидерланды) [EPPO, 2008; Nijveldt, 1980] и начала активно расселяться: в 1980 г. она была зарегистрирована в Италии [Bolchi-Serini, Volonte, 1985], в 1983 г. – в Великобритании [Halstead, 1992]; в 1990 г. – в Швейцарии [Fischer, Pivot, 1992] и Франции

[Dauphin, 1991]; в 1992 г. – в Венгрии [Ripka, 1996]; в 1993 г. – в Сербии [Simova-Tosić, Skuhřavá, 1995]; в 1994–1996 гг. – в Польше [Łabanowski, Soika, 1997]; в 1995 г. – в Словакии [Hrubík, 2007] и Греции [Dini-Papanastasi, Skarmoutsos, 2001]; в 1996 г. – в Испании [del Estal et al., 1998]; в 1997 г. – в Люксембурге [Lambinon et al., 2001], Германии [EPPO, 2008] и Чехии [EPPO, 2008]; в 2000 г. – в Австрии [Steyrer et al., 2002]; в 2005 г. – в Турции [Bayram et al., 2005]; в 2002 г. – в Дании [Skuhřavá et al., 2006]; в 2004 г. – в Грузии [Skuhřavá et al., 2013]; в 2008 г. – в Швеции [Molnar et al., 2009] и России [Стрюкова, Стрюков, 2022]; в 2010 г. – в Словении [Jurc, Jurc, 2010]; в 2013 г. – в Португалии [Salvatore, 2013] и Казахстане [Temreshev, 2017], в 2014 г. – в Украине [Martynov, Nikulina, 2015]; в 2016 г. – в Беларуси [Синчук, Колбас, 2018]; в 2020 г. – в Румынии [Balasoiu et al., 2020].

В 2008 г. галлица была обнаружена на территории Крыма [Стрюкова, Стрюков, 2022].

В 2011 г. гледичиевая галлица впервые отмечена на юге Краснодарского края [Щуров и др., 2013], а к 2015 г. она расселилась по всей территории региона, в том числе во влажных субтропиках [Карпун и др., 2017]. В дальнейшем началось распространение галлицы на юге России: в 2015 г. – она была обнаружена в Ставропольском крае, в 2017 г. – в Ростовской области [Мартынов и др., 2020], в 2018 г. – в Волгоградской области [Белицкая, 2018], в 2019 г. – в Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии, Чечне и Дагестане [Мартынов и др., 2020]. На территории Дагестана к 2022 г. вид вошел в число массовых вредителей парков [Федотова и др., 2022]. В 2022 г. гледичиевая галлица впервые обнаружена в Калмыкии [Мартынов и др., 2022].

В Воронежской области гледичия трехколючковая встречается редко – только на придомовых территориях и в частных питомниках. Гледичиевая листовая галлица в Воронеже и области ранее отмечена не была.

В Центральном районе Воронежа (51°43'12.0» с.ш., 39°12'03.6» в.д.) 4 июня 2024 г. обнаружено одно дерево гледичии трехколючковой с зелеными и красноватыми галлами на листьях (рис. 1). От ранее известной самой северной точки в России (Шахты,



Рис. Галлы гледичиевой листовой галлицы на гледичии трехколочковой (4 июня 2024 г., Центральный район Воронежа) [фото А.М. Кондратьевой].

Ростовская область [Мартынов и др., 2020]) граница вторичного ареала галлицы сместилась более чем на 450 км к северу. Из некоторых галлов выступали экзувии куколок галлицы. Вскрытие галлов подтвердило ранее описанную зависимость количество личинок галлицы в галле от формы галла [Thompson et al., 1998]: в галлах из части листовой пластинки обнаружено по одной личинке, в галлах из целого листа отмечено по 2–4 личинки (или пустые экзувии куколок).

Часть собранных сложных листьев с галлами поместили в zip-пакеты для дальнейшего выведения имаго. На следующие сутки в лабораторных условиях (температура внутри пакетов поднималась до 27 °С) произошел массовый вылет имаго. В последующие дни из галлов вылетали единичные взрослые особи, часть личинок покинула галлы и окуклилась в пакетах. Паразиты из личинок и куколок галлицы не вышли, также не были обнаружены хищники внутри галлов.

В конце мая 2023 г. сотрудники ВНИИЛ-ГИСБиотех привезли из Калмыкии (г. Элиста) в Воронеж для размножения в культуре *in vitro* черенки гледичии трехколочковой. На них в лаборатории были обнаружены галлы с живыми личинками первого и второго возрастов, что подтверждает гипотезу о переносе вредителя вместе с посадочным материалом его хозяина.

На территории Воронежа гледичия трехколочковая встречается редко, поэтому гледичиевая листовая галлица по территории

области может распространяться, вероятнее всего, с посадочным материалом, в связи с чем необходимо проводить тщательный осмотр саженцев на предмет обнаружения галлов и обрабатывать их инсектицидами, так как яйца трудно заметить невооруженным глазом.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках этапа 1.3 «Мониторинг энтомо-фитопатологического состояния основных лесобразующих пород» работы государственного задания № 5-323 «Молекулярно-генетическая идентификация фитопатогенов семян (саженцев) основных лесобразующих пород».

Благодарности

Авторы признательны анонимным рецензентам за ценные замечания, уточнения, советы и правки, которые позволили существенно улучшить структуру и содержание рукописи.

Литература

- Белицкая М.Н. Особенности комплекса филофагов древесных растений семейства бобовые (Fabaceae Lindl.) в защитных насаждениях Волгограда // X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 1: Насекомые и прочие беспозвоночные животные: материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г. / под редакцией Д.Л. Мусолина, А.В. Селиховкина. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2018. С. 11.
- Карпун Н.Н., Журавлева Е.Н., Волкович М.Г., Проценко В.Е., Мусолин Д.Л. К фауне и биологии новых чужеродных видов насекомых-вредителей древесных растений во влажных субтропиках России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Вып. 220. С. 169–185.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Астраханской области и Республики Калмыкия // Полевой журнал биолога. 2022. Т. 4, № 4. С. 329–343. DOI: 10.52575/2712-9047-2022-4-4-329-343
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2, № 2. С. 99–122.
- Петров Д.Л. Повреждающие декоративные древесные растения тератформирующие фитофаги, осуществившие инвазию на территорию Беларуси в текущем столетии // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2019. № 1. С. 24–31.

- Синчук О.В., Колбас А.П. Первая находка *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken, 1866) в Беларуси // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. 2018. № 3. С. 85–88.
- Стрюкова Н.М., Стрюков А.А. Чужеродные насекомые – фитофаги сельскохозяйственных, декоративных и лесных насаждений Крыма // Фитосанитария. Карантин растений. 2022. № 4. С. 16–32.
- Федотова З.А. Особенности формирования комплексов галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) на древесно-кустарниковых растениях // VIII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России: материалы международной конференции / под редакцией Д.Л. Мусолина, А.В. Селиховкина. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2014. С. 84–85.
- Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Гасангаджиева А.Г. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) Дагестана: фауна, биология и распространение // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17, № 3. С. 35–53. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-35-53
- Щуров В.И., Бондаренко А.С., Вибе Е.Н. Современное распространение новых видов-инвайдеров (Insecta: Homoptera, Heteroptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera) в древесно-кустарниковых экосистемах Северо-Западного Кавказа // VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России: материалы международной конференции (Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2013 г.). СПб: СПбГЛТУ, 2013. С. 105–106.
- Balacenoiu F., Buzatu A., Toma D., Alexandru A., Netoiu C. Occurrence of invasive insects on woody plants in the main green areas from Bucharest city // Not Bot Horti Agrobo. 2020. Vol. 48, Iss. 3. P. 1–18.
- Bayram Ş., Skuhrová M., Çobanoğlu S. *Cystiphora sonchi* (Vallot, 1827) and *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken, 1866) (Diptera: Cecidomyiidae), two new records from Turkey // Türkiye Entomoloji Dergisi. 2005. No. 29 (4). P. 247–254.
- Bene G., Landi S. Natural enemies of *Dasineura gleditschiae* (O.S) (Diptera, Cecidomyiidae) in Italy // Redia. 1993. No. 76 (1). P. 1–16.
- Bolchi-Serini G., Volonte L. *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken), Cecidomide nuovo per l'Italia (Diptera, Cecidomyiidae) // Bolletino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura. Series II. 1985. Vol. 18. P. 185–189.
- Csóka G., Stone G.N., Melika G. Non-native gall-inducing insects on forest trees: a global review // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. P. 3161–3181. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1466-5>
- EPPO. *Dasineura gleditschiae* (Diptera: Cecidomyiidae): an invasive species in Europe // EPPO Reporting Service. 2008. No. 11. Num. article: 2008/224. URL: <https://gd.eppo.int/reporting/article-847> (дата обращения: 17.06.2024).
- Dauphin P. Sur la présence en France de *Dasineura gleditschiae* (Diptera, Cecidomyiidae), gallicole sur *Gleditsia triacanthos* (Fabacées, Caesalpinoïdées) // Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux. 1991. No.19. P. 126.
- del Estal P., Soria S., Viñuela E. Nota de la presencia en España de *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken), sobre acacia de tres espinas // Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas. 1998. Vol. 24. P. 225–230.
- Dini-Papanastasi O., Skarmoutsos G. Relative susceptibility of ten honeylocust (*Gleditsia triacanthos* L.) clones to attack by the honeylocust pod gall midge (*Dasineura gleditschiae* Osten Sacken) in Northern Greece // Proceedings International Conference Forest Research: a challenge for an integrated European approach. 2001. Vol. 1. P. 333–336.
- Fischer S., Pivot D. Apparition en Suisse de la cecidomyie *Dasineura gleditschiae* O. S. (Diptera, Cecidomyiidae) ravageur du févier commun *Gleditsia triacanthos* L. // Revue suisse de viticulture arboriculture horticulture. 1992. Vol. 24 (4). P. 203–204.
- Halstead A.J. The 1991 Presidential address. Part 2. Some horticultural pests new to Britain in recent years // British Entomological and Natural History Society. 1992. No. 5. P. 41–47.
- Hrubík P. Alien insect pests on introduced woody plants in Slovakia // Acta Entomologica Serbica 2007. Vol. 12 (1). P. 81–85.
- Jurc M., Jurc D. *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken, 1866) (Diptera: Cecidomyiidae), honeylocust pod gall midge: a new invasive species in Slovenia. Zbornik Gozdarstva in Lesarstva. 2010. No. 91. P. 89–92.
- Łabanowski G., Soika G. Przynczarek iglicznik – nowy szkodnik w warunkach Polski // Ochrona Roślin. 1997. Vol. 41 (11). P. 4–5. (In Polish)
- Lambinon J., Schneider N., Feitz F. Contribution à la connaissance des galles de Diptères (Insecta, Diptera) du Luxembourg // Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois. 2001. No. 102. P. 51–76.
- Markovic C., Stojanovic A., Milanovic S. Parasitoids of *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken, 1866) (Diptera, Cecidomyiidae) in Belgrade // Fresenius Environmental Bulletin. 2017. Vol. 26, No. 2a. P. 1585–1588.
- Martynov V.V., Nikulina T.V. *Dasineura gleditschiae* – an invasive species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) in the fauna of Ukraine // Vestnik Zoologii. 2015. No. 49 (3). P. 286.
- Molnar B., Boddum T., Szocs G., Hillbur Y. Occurrence of two pest gall midges, *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) and *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken) (Diptera: Cecidomyiidae) on ornamental trees in Sweden // Entomologisk Tidskrift. 2009. Vol. 130 (2). P. 113–120.
- Ripka G. Damage of honey locust trees by *Dasineura gleditschiae* (Osten Sacken) (Diptera: Cecidomyiidae) // Növényvédelem. 1996. No. 32. P. 529–532.
- Nijveldt W. Nieuwe galmuggen voor de Nederlandse fauna (VII) // Entomologische Berichten. 1980. Vol. 40. P. 53–56.
- Salvatore B. New alien insect pests to Portugal on urban ornamental plants and additional data on recently introduced species // Annales de La Société Entomologique de France (N.S.). 2013. Vol. 49 (4). P. 374–382. <https://doi.org/10.1080/00379271.2013.856210>
- Simova-Tosić D., Skuhrová M. The occurrence and biology of *Dasineura gleditschiae* (Diptera, Cecidomyiidae) in Serbia // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 1995. Vol. 59. P. 121–126.

- Skuhrová M., Martinez M., Roques A. Diptera. Chapter 10 // In: Alien terrestrial arthropods of Europe // BioRisk. 2010. No. 4 (2). P. 553–602. DOI: 10.3897/biorisk.4.53
- Skuhrová M., Skuhrový V., Buhr H.J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Georgia // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2013. Vol. 77. P. 99–137.
- Skuhrová M., Skuhrový V., Jörgensen J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Denmark // Entomologiske Meddelelser. 2006. Vol. 74. P. 1–94.
- Steyrer G., Cech T.L., Fürst A., Krehan H., Krenmayer W., Kristöfel F., Perny B., Schaffer H., Stagl W.G., Tomiczek C. Forest protection situation 2001 in Austria – surveys and diagnosis of the BFW and documentation of forest damaging factors 2002 // Forstschutz Aktuell. 2002. No. 28. P. 1–66.
- Temreshev I.I. Adventive insect species of the Sayram-Ugam National Natural Park, Kazakhstan // Acta Biologica Sibirica. 2017. Vol. 3 (3). P. 12–22.
- Thompson P.B., Parrella M.P., Murphy B.C., Flint M.L. Life history and description of *Dasineura gleditchiae* (Diptera: Cecidomyiidae) in California // Pan-Pacific Entomologist. 1998. Vol. 74 (2). P. 85–98.

FIRST REPORT OF THE HONEYLOCUST PODGALL MIDGE *DASINEURA GLEDITCHIAE* (OSTEN SACKEN, 1866) (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) IN VORONEZH, RUSSIA

© 2024 Kornev I.I.^{1*}, Aksenenko E.V.^{2**}, Kondratyeva A.M.^{3***}

¹Voronezh State Forestry University named after G.F. Morozova, Voronezh, 394613

²Voronezh State University, Voronezh, 394018

³All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Selection and Biotechnology, Voronezh, 394087

E-mail: *karanichvania@mail.ru; **entoma@mail.ru; ***kondratyeva_anya@mail.ru

In June 2024, for the first time in Voronezh City and Voronezh Region (Russia), galls of the honeylocust podgall midge *Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken, 1866) (Diptera: Cecidomyiidae) were recorded on honey locust (*Gleditsia triacanthos* L.). When opening the galls, one to three larvae were found, as well as empty pupal exuviae. Adults were reared from collected larvae and pupae in the laboratory. No parasites of the honey locust gall midge were found.

Key words: honey locust, *Gleditsia triacanthos*, galls, biological invasion, Voronezh Region.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

© 2020 Лукаткин А.С., Шаркаева Э.Ш.

ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева», г. Саранск, 430005, Республика Мордовия, РФ
e-mail: aslukatkin@yandex.ru, elsharkaeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024. После доработки 18.01.2025. Принята к публикации 10.02.2025.

Исследовали кратковременное влияние стрессовых факторов (повышенной и пониженной температур, засухи) на перекисное окисление липидов (ПОЛ), активность антиоксидантных ферментов (каталаза, аскорбат-пероксидаза (АПО)) и состояние фотосинтетического аппарата (ФСА) по характеристикам флуоресценции хлорофилла (ФХ) в листьях молодых растений древесных и травянистых инвазионных видов – клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), мелколепестника канадского (*Erigeron canadensis* L.), эхиноцистиса лопастного (*Echinocystis lobata* L.), интенсивно распространяющихся в Республике Мордовия. Показано, что ответные реакции различались у древесных и травянистых инвазионных растений. Травянистые виды проявили более высокую устойчивость к абиотическим стрессорам по сравнению с древесными. Предполагается, что устойчивость антиоксидантной системы и ФСА чужеродных видов к стрессовым факторам среды является одной из причин высокой инвазионной способности этих растений.

Ключевые слова: инвазионные растения, абиотические стрессы, перекисное окисление липидов, антиоксидантные ферменты, флуоресценция хлорофилла.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-096-107

Введение

В настоящее время чужеродные виды считаются второй по значимости (после разрушения мест обитания) угрозой биоразнообразию [Борисова, 2008]. Вселение чужеродных видов в природные сообщества представляет собой биологическое загрязнение, последствия которого, в отличие от других видов антропогенного воздействия, имеют, как правило, необратимый характер [Дгебуадзе, 2014]. Обилие инвазионных видов можно объяснить климатическими факторами, плотностью населения и долей городского населения в том или ином регионе [Vinogradova et al., 2018]. Большое число чужеродных видов характерно для городских флор [Kühn et al., 2017]; это обусловлено рядом причин, среди которых – торговые и транспортные пути, локализованные в городах [Vila, Pujadas, 2001]; городские водоёмы и водотоки, способствующие внедрению чужеродных видов и освоению ими местообитаний [Planty-Tabacchi et al., 2001; Burton et al., 2005]; городские сады и парки,

являющиеся одним из главных центров распространения и натурализации чужеродных видов [Hulme, 2011; McLean et al., 2017]. Все эти факторы, типичные для городов, являются движущей силой видового разнообразия чужеродных растений.

Среди чужеродных видов выделяется группа инвазионных растений, наиболее активно внедряющихся в естественные фитоценозы и способных изменять структуру и состав растительного покрова. Всего в европейской части России зарегистрированы 277 видов инвазионных растений [Vinogradova et al., 2018]; 52 вида включены в Черную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010], из них в г. Саранск выявлено 44 [Лукаткин, Хапугин, 2018], что составляет 82% всего видового состава наиболее агрессивного компонента чужеродной флоры Средней России в Республике Мордовия (РМ). Однако не все растения из этого списка ведут себя как агрессивные инвазионные виды на данной территории.

Город Саранск и его окрестности, где произрастает большое число чужеродных (в том числе инвазионных) видов растений в условиях нарушенного растительного покрова, позволяют проводить сравнение показателей жизнеспособности растений и ранжировать чужеродные растения по степени их инвазионной активности и устойчивости к абиотическим факторам среды [Gladunova et al., 2014, 2016; Gladunova et al., 2014; Kharugin et al., 2016; Kharugin, 2017]. Формирование популяций инвазионных видов в рамках города позволяет использовать эти растения как базу для анализа их активности и разработки мер противодействия внедрению чужеродных растений в состав растительных сообществ урбоэкосистемы.

Высокая инвазионная способность и интенсивное распространение в самых разнообразных экологических условиях вызывают необходимость изучения физиологических и биохимических особенностей этих растений, особенно их устойчивости к действию стрессовых факторов, в первую очередь абиотических, таких как засуха, холод, засоление, токсичные металлы и т.д.

В литературе имеются отдельные исследования, показывающие, что некоторые инвазионные виды обладают большей стрессоустойчивостью, чем аборигенные. Так, охлаждение инвазионного галофита *Carpobrotus edulis* (L.) L. Bolus привело к повышению содержания абсцизовой кислоты и цитокининов, в результате чего растения смогли предотвратить индуцированное холодом усиление перекисного окисления липидов (ПОЛ) и возможное повреждение фотосинтетического аппарата (ФСА), что свидетельствует о его высокой способности к холодовой акклимации [Fenollosa, 2018b]. Исследование влияния солей никеля и меди на прорастание семян аборигенного вида *Bidens tripartita* L. и чужеродного вида *B. frondosa* L. показано, что семена чужеродного вида оказались устойчивее к действию тяжёлых металлов, чем семена аборигенного; возможно, это связано с большей массой семян *B. frondosa*, что наряду с другими показателями указывает на высокую приспособляемость вида к экстремальным условиям, обеспечивающую его успешное

расселение [Крылова, 2018]. Оценка реакции на засоление при прорастании семян аборигенного вида *Lepidium alyssoides* A. Gray и инвазионных видов *L. draba* L. и *L. latifolium* L. свидетельствует о том, что относительно высокая устойчивость на этапах прорастания и раннего роста растений может способствовать инвазивности этих видов в условиях засоления [Hooks et al., 2018].

Адаптивный потенциал инвазионных видов в сильной степени должен определяться их способностью выдерживать давление неблагоприятных факторов окружающей среды. Поскольку в основе действия различных неблагоприятных факторов лежит возникновение окислительного стресса [Лукаткин, 2002a], то вполне возможно, что у инвазионных видов не будет возникать окислительный стресс (или интенсивность его будет невелика) при попадании в неблагоприятные условия. Известно, что процесс адаптации растений к условиям внешней среды происходит при участии антиоксидантной системы, контролирующей в клетках уровень активных форм кислорода (АФК) [Дмитриев, 2003]. Эффективность функционирования антиоксидантной системы обусловлена содержанием низкомолекулярных компонентов и активностью антиоксидантных ферментов, в том числе аскорбатпероксидазы (АПО) и каталазы, участвующих в детоксикации H_2O_2 в клетках растений [Лукаткин, 2002b]. Высокая приспособленность инвазионных видов к разнообразным условиям существования, в том числе при высокой оксидантной нагрузке, позволяет предположить интенсивное функционирование антиоксидантной системы этих растений.

Состояние ФСА проявляет высокую чувствительность к различным стрессам и поэтому считается адекватным показателем устойчивости растений к стрессам. Одним из методов оценки ФСА растений при стрессах является определение параметров флуоресценции хлорофилла (ФХ) [Sayed, 2003]. ФХ – достоверный показатель активности ФСА высших растений; основными индексами ФХ, которые используются в качестве показателей стрессоустойчивости, являются F_v/F_m , qP , qN и некоторые другие [Strasser et al.,

1998; Zaks et al., 2013]. Маркеры фотоокислительного стресса, включающие параметры ФХ (F_v/F_m), содержание пигментов и АФК, состояние компонентов антиоксидантной системы, а также интенсивность ПОЛ, могут быть полезным инструментом для оценки физиологического состояния растений и их стрессоустойчивости; они дают возможность понять потенциал и силу инвазивных видов, которые необходимы для изучения успеха вторжения [Fenollosa, 2018a].

Наше исследование направлено на изучение устойчивости антиоксидантной системы и ФСА чужеродных видов к стрессовым факторам среды, что, возможно, является одной из причин высокой инвазионной способности этих растений. Для экспериментального подтверждения этого предположения было проведено определение интенсивности ПОЛ, активности антиоксидантных ферментов – каталазы и АПО, а также параметров ФХ в листьях молодых растений исследуемых видов в условиях неблагоприятных температур и засухи.

Материалы и методика

Материалом для исследования служили молодые растения клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), мелколепестника канадского (*Erigeron canadensis* L.), эхиноцистиса лопастного (*Echinocystis lobata* L.); все виды родом из Северной Америки.

Acer negundo L. – клён ясенелистный (семейство Сапиндовые (Sapindaceae)). В настоящее время клён ясенелистный освоил разнообразные местообитания и сформировал на территории Евразии обширный вторичный ареал [Виноградова, 2006]. Натурализация данного вида отрицательно влияет на рост, развитие и возобновление местных лесообразующих видов, что ведёт к необратимым последствиям вырождения пойменных лесов [Абрамова и др., 2019]. В Мордовии вид успешно расселяется по долинам рек и лесным опушкам, конкурируя в древостое с ясенем, липой, клёном остролистным. Ещё более агрессивно он ведёт себя в пойменных дубравах и ивняках, вытесняя из подроста местные виды. Промышленную зону вокруг

посёлков и в городах, равно как и разнообразные вторичные местообитания, вид уже завоевал [Письмаркина, 2006].

Fraxinus pennsylvanica Marsh. – ясень пенсильванский (семейство Маслиновые (Oleaceae)). Предпочитает влажную почву и солнечные места, не боится холодных ветров, проявляет устойчивость к неблагоприятным условиям среды. Эти быстрорастущие долговечные деревья, весьма декоративные, используются в лесных культурах и зелёном строительстве [Виноградова и др., 2010]. Ясень относится к числу деревьев с выраженной аллелопатической активностью [Матвеев, 1994].

Erigeron canadensis L. – мелколепестник канадский (семейство Астровые (Asteraceae)); в Северной Америке произрастает около 180 видов рода *Erigeron* [Борисова, 2008]. Мелколепестник канадский широко распространяется на полях, огородах, свалках, в местах прохождения железнодорожных путей. В ходе натурализации у *E. canadensis* выработались и закрепились на генетическом уровне важные адаптивные признаки, к которым относятся недолгий период роста и быстрое прохождение полного цикла развития (по направлению с юга на север, что соответствует изменениям климатических условий вдоль широтного профиля) [Виноградова и др., 2010].

Echinocystis lobata L. – эхиноцистис лопастной, однолетнее вьющееся растение семейства Тыквенные (Cucurbitaceae). Является особенно агрессивным, что выражается в способности интенсивно размножаться и заселять огромные территории. В настоящее время эхиноцистис лопастной произрастает во всех без исключения районах Средней России [Куклина, Виноградова, 2015].

Город Саранск (54°12' с. ш. и 45°12' в. д.) расположен на границе лесостепной зоны и зоны широколиственных лесов на Приволжской возвышенности. В Саранске и его окрестностях преобладают серые лесные, пойменные аллювиальные почвы и выщелоченные чернозёмы. В окрестностях Саранска преобладают вторичные лиственные леса, луговые сообщества (остепненные и пойменные). Флора г. Саранск включает 907 видов,

в том числе 302 чужеродных [Письмаркина, 2006].

Семена изучаемых инвазионных видов были собраны в местах произрастания в Саранске с нескольких (3–7) растений, хранились в бумажных пакетах и затем были объединены для лабораторных испытаний.

После низкотемпературной стратификации семена помещали в сосуды с почвой (среднесуглинистый деградированный чернозём, 2 кг на сосуд). Растения выращивали в лабораторных условиях в течение 45–60 дней под люминесцентными лампами (Philips TL-D 30/54-765, Польша) с ППФ 50 мкмоль фотонов/м²·с, при 12-часовом фотопериоде, относительной влажности 80% и температуре 25°C. Эти условия были определены как наиболее приемлемые в предварительных экспериментах. Чтобы имитировать условия дефицита воды, саженцы оставляли в тех же условиях роста, без полива в течение 2 дней. Температурный стресс моделировали путем помещения сосудов с молодыми растениями на 6 ч в условия высокой (+40°C) или пониженной (+5°C) температур. Контрольные сосуды, а также варианты с высокой/низкой температурой поливали каждый день.

Сразу после окончания воздействия неблагоприятных факторов в листьях исследуемых растений проводили определения интенсивности ПОЛ, активности антиоксидантных ферментов и параметров ФХ.

Интенсивность ПОЛ оценивали по накоплению продукта окисления – малонового диальдегида (МДА) – по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) [Лукаткин, 2002а]. Для этого навеску высечек листьев (около 1 г) гомогенизировали в 10 мл среды выделения (0.1 М Трис-НСl буфер рН 7.6, содержащий 0.35 М NaCl). К 3 мл гомогената добавляли 2 мл 0.5%-ной ТБК в 20%-ной трихлоруксусной кислоте, инкубировали на кипящей водяной бане 30 мин, фильтровали и регистрировали оптическую плотность фильтра на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 532 нм. Контролем служила среда выделения с реагентом. Концентрацию МДА рассчитывали в мкМ/г сырой массы листьев по молярной экстинкции ($\epsilon = 1.56 \cdot 10^5 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).

Для определения активности каталазы 1 г листовой ткани растирали с 10 мл 50 мМ фосфатного буфера (рН 7.0), центрифугировали 10 мин при 8000g. К 2.9 мл фосфатного буфера приливали 50 мкл полученного ферментного экстракта, непосредственно перед измерением добавляли 180 мкл 3%-ной перекиси водорода. Падение оптической плотности за 1 мин измеряли на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 240 нм, активность рассчитывали в ммоль H₂O₂/г ткани·мин по коэффициенту молярной экстинкции ($\epsilon = 39.4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) [Лукаткин, 2002б].

При определении активности АПО высечки листьев массой 1 г гомогенизировали в 10 мл 50 мМ фосфатного буфера (рН 7.6) с добавлением 0.3 г поливинилпирролидона, центрифугировали 10 мин при 8000g. Реакционная смесь состояла из 50 мкл 0.1 мМ этилендиаминтетраацетата, 300 мкл 0.05 мМ аскорбиновой кислоты, 50 мкл 0.1 мМ H₂O₂, 2.55 мл фосфатного буфера (рН 7,6) и 300 мкл ферментного экстракта, полученного после центрифугирования гомогената. Оптическую плотность регистрировали на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 290 нм против контроля без ферментного экстракта. Для расчёта активности АПО использовали понижение оптической плотности раствора за первые 30 секунд реакции, активность АПО рассчитывали в мкМ/г·мин с использованием коэффициента молярной экстинкции ($\epsilon = 2.8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) [Лукаткин, 2002б].

Параметры ФХ в листьях исследуемых растений определяли с помощью портативного флуориметра Junior PAM (Heinz Walz, Германия). Перед регистрацией кривых индукции ФХ 45–60-дневные проростки сначала помещали в темноту на 60 мин, затем определяли параметры ФХ. Фотохимическую активность оценивали путем расчёта следующих показателей: F_v/F_m – максимальный квантовый выход флуоресценции фотосистемы II; qP – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции [Лукаткин, Тютяев, 2017].

Все опыты повторяли не менее 3 раз, в каждом варианте эксперимента использовали по 30–40 молодых растений. Результаты

обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим показателям с использованием пакета прикладных программ «Microsoft Excel 2007». На диаграммах и в таблицах приведены средние значения из всех опытов с их стандартными ошибками. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали по t-критерию Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

Стрессовое воздействие на растения оценивают различными методами, при этом предпочтительнее использовать экспресс-методы. Мы использовали параметры окислительного повреждения и ФХ, позволяющие быстро определить степень повреждения.

Перекисное окисление липидов является существенной причиной накопления клеточных дефектов. Свободнорадикальные продукты ПОЛ и карбонильные соединения, например МДА, обладают сильным повреждающим действием на мембраны [Лукацкий, 2002а; Anjum et al., 2015]. При действии различных стрессоров на растительные орга-

низмы интенсивность ПОЛ возрастает, и это служит одним из критериев силы стрессового воздействия.

Действие мягких стрессовых факторов (не вызывающих видимые повреждения) на проростки изучаемых инвазивных растений изменяло в их клетках интенсивность ПОЛ, определённую по содержанию ТБК-реагирующих продуктов (рис. 1).

Так, в листьях клёна ясенелистного после нахождения в условиях неблагоприятной повышенной температуры (40°C) наблюдали достоверное при $p \leq 0.05$ возрастание уровня МДА на 8.4% к контролю (рис. 1, А). Пониженная температура привела к более значительному увеличению уровня ПОЛ относительно контроля (на 16.1%), а в условиях водного дефицита интенсивность процессов ПОЛ уменьшилась на 21.5%.

Действие повышенных температур на растения ясеня пенсильванского привело к увеличению содержания МДА на 26.7% относительно контроля (рис. 1, Б). При действии засухи интенсивность ПОЛ в клетках листьев

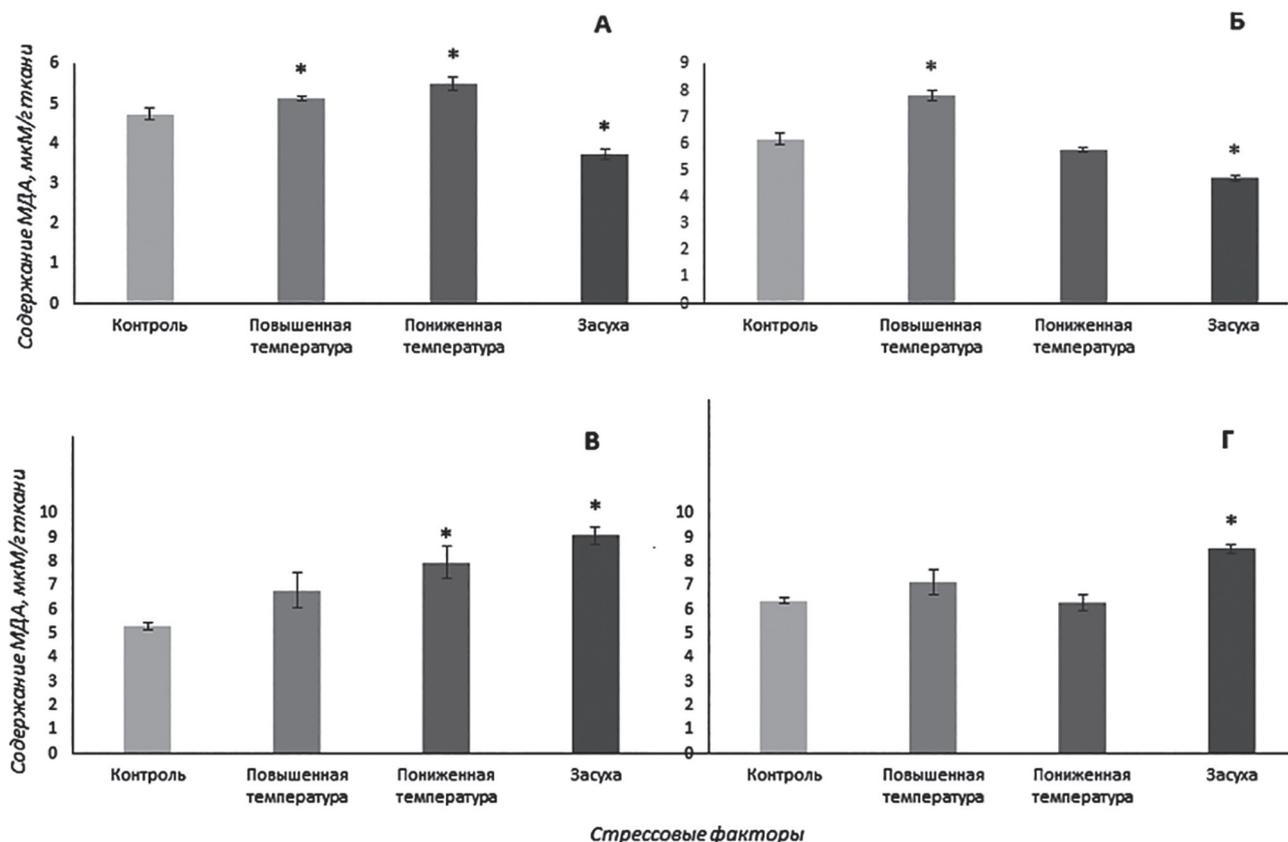


Рис. 1. Интенсивность ПОЛ в листьях инвазивных растений при влиянии стрессовых факторов: А – *Acer negundo*; Б – *Fraxinus pennsylvanica*; В – *Erigeron canadensis*; Г – *Echinocystis lobata* (* – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$).

ясея была ниже значений контрольных растений на 23.8%.

Влияние стрессовых факторов на травянистые инвазионные виды показало несколько иную тенденцию. У мелколепестника канадского все неблагоприятные факторы вызвали усиление процессов ПОЛ: повышенная температура – на 28.3%, пониженная температура – на 50.2% по отношению к контролю (рис 1, В). Самым значительным стрессовым фактором оказалась засуха, в этом случае накопление продуктов ПОЛ возросло на 71.5%. В листьях растений эхиноцистиса лопастного содержание МДА при действии засухи повысилась на 34.7% (рис. 1, Г). Неблагоприятные температуры не оказали существенного влияния на интенсивность ПОЛ, поскольку она не изменялась достоверно относительно контрольных растений. Это может свидетельствовать о том, что на растения мелколепестника канадского и эхиноцистиса лопастного наиболее существенное действие оказала засуха.

Известно, что повышенный уровень ПОЛ свидетельствует о значительном повреждении клеточных мембран, что выявлено при действии разных стрессовых факторов [Лукаткин, 2002а; Anjum et al., 2015]. Это в полной мере относится и к инвазионным растениям, подвергающимся действию стрессоров. Так, в листьях растений инвазионного вида *Lantana camara* L. в условиях температурного стресса уровень ПОЛ повышался; наряду с этим при холодовом и тепловом стрессе значительно возрастала активность ряда антиоксидантов по сравнению с контролем [Nischal, Sharma, 2019]. Авторы предположили, что повышение активности антиоксидантных ферментов в стрессовых условиях свидетельствует об их роли в снижении уровня окислительного стресса.

При развитии окислительного стресса, наряду с активностью прооксидантной системы (АФК, метаболиты на их основе), существенную роль играет функционирование антиоксидантной системы [Лукаткин, 2002а]. Для

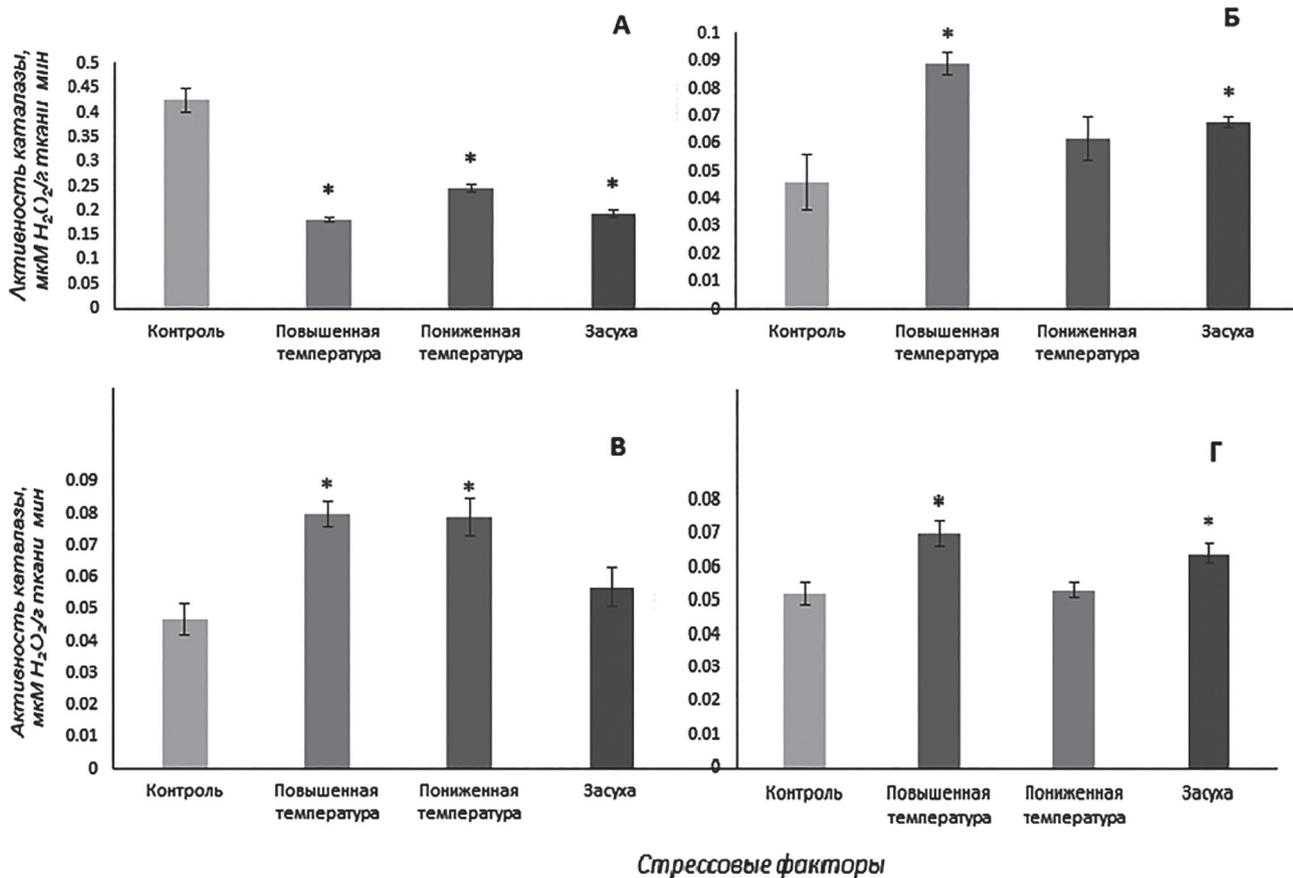


Рис. 2. Активность каталазы в листьях инвазионных растений при влиянии стрессовых факторов: А – *Acer negundo*; Б – *Fraxinus pennsylvanica*; В – *Erigeron canadensis*; Г – *Echinocystis lobata* (* – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$).

оценки адаптивного потенциала инвазивных видов оценивали активность двух ферментов – каталазы и АПО, которые участвуют в удалении пероксида водорода [Anjum et al., 2016].

В наших опытах максимальное снижение активности каталазы (более чем в 2 раза относительно контроля) в листьях клёна наблюдали при повышенной температуре и засухе (рис. 2, А). В условия пониженной температуры активность каталазы снижалась на 47.2%. Это указывает на существенное нарушение деятельности антиоксидантной системы в листьях клёна американского при действии абиотических стрессоров.

Наоборот, в листьях ясеня пенсильванского активность каталазы повышалась при действии неблагоприятных факторов среды (рис. 2, Б). Наиболее выражено (почти в 2 раза) увеличение активности каталазы после воздействия повышенной температуры. В условиях пониженной температуры и засухи, активность каталазы увеличивалась соответ-

ственно на 35.4 и 52.2% относительно контрольного варианта (в первом случае различия с контролем недостоверны).

Определения активности антиоксидантных ферментов у травянистых инвазивных видов после действия различных стрессоров показали, что максимальное усиление активности каталазы (на 68–70%) было в листьях мелколепестника канадского в последствии пониженной и повышенной температур (рис. 2, В). В листьях эхиноцистиса лопастного при повышенной температуре наблюдали увеличение активности каталазы на 23.5%, при действии засухи – на 35.2% по отношению к контролю (рис. 2, Г). Пониженная температура практически не оказала никакого влияния на активность фермента.

Поскольку каталаза – индуцибельный фермент, активность которого существенно возрастает при повышении концентрации субстрата реакции (пероксида водорода), увеличение активности каталазы, наблюдаемое при некоторых воздействиях на растения

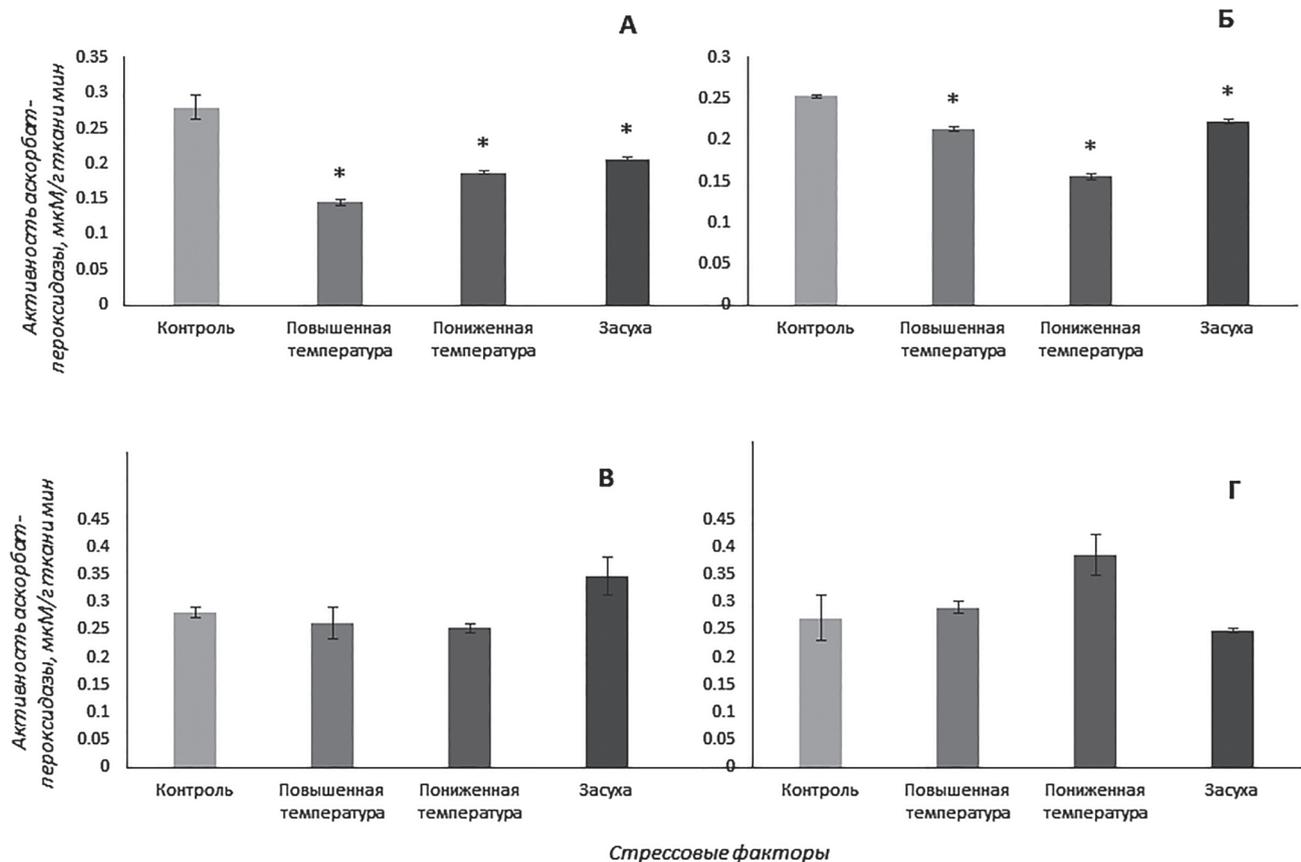


Рис. 3. Активность аскорбат-пероксидазы в листьях инвазивных растений при влиянии стрессовых факторов: А – *Acer negundo*; Б – *Fraxinus pennsylvanica*; В – *Erigeron canadensis*; Г – *Echinocystis lobata* (* – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$).

в наших опытах, может указывать на активацию прооксидантной системы, приводящую к усилению образования АФК, в том числе H_2O_2 [Anjum et al., 2016]. Поэтому повышение активности каталазы в листьях инвазионных растений свидетельствует об интенсивной работе компонентов антиоксидантной системы в стрессовых условиях.

Другой фермент, участвующий в утилизации пероксидов, образующихся в растительных клетках при стрессовых воздействиях, – АПО. В наших опытах были выявлены различия в реакции фермента на действие неблагоприятных температур и засухи у разных видов инвазионных растений (рис. 3).

У растений клёна американского, помещённых в условия повышенной температуры, активность АПО была в 2 раза ниже контроля (рис. 3, А). При действии пониженной температуры активность фермента была снижена на 33.4%, а в условиях засухи – на 26.3% по сравнению с растениями контрольного варианта.

Активность АПО в листьях ясеня пенсильванского также всегда снижалась после действия неблагоприятных факторов, наиболее значительно (на 38.2% относительно контроля) – после воздействия пониженной температуры (рис. 3, Б). В стрессовых условиях с повышенной температурой и засухой падения активности АПО при сравнении с контролем были выражены слабее – на 15.2 и 12.8% соответственно.

Достоверных изменений активности АПО в листьях мелколепестника канадского и эхиноцистиса лопастного в неблагоприятных условиях не выявлено (рис. 3, В и Г). При этом выявлена тенденция к повышению активности фермента у мелколепестника канадского в условиях засухи, а у эхиноцистиса лопастного – пониженной температуры.

Таким образом, анализ активности АПО показал существенное подавление у древесных растений, помещённых в неблагоприятные условия, и отсутствие значительных изменений в листьях травянистых растений в тех же условиях. Очевидно, активность этого фермента играет значительно меньшую роль в противодействии стрессам по сравнению с каталазой.

Для максимального продвижения и заселения территории необходима высокая активность фотосинтеза, и эта активность должна поддерживаться в самых разнообразных условиях; в стрессовых условиях состояние ФСА растений можно эффективно оценивать по различным параметрам ФХ [Лукаткин, Тютяев, 2017]. Одним из них является F_v/F_m ; для большинства растений при развитии в оптимальных условиях максимальное значение этого параметра равно 0.84. Его понижение означает, что перед измерением растение было подвержено влиянию стресса, который повредил функции ФСА, и это привело к снижению эффективности переноса электронов. Параметр qP указывает на восстановленность пула хинонов: чем выше этот коэффициент, тем в большей степени пул хинонов является окисленным, то есть способным к принятию электрона от феофетина и дальнейшему его транспорту по ЭТЦ (электронно-транспортной цепи). Параметр qP представляет долю световой энергии, потребляемой открытыми центрами в реакциях фотосинтеза, в общем количестве поглощаемой ФС (фотосистемы) II энергии [Гольцев и др., 2016].

Наши исследования показали, что в листьях клёна американского после мягких стрессовых воздействий показатель F_v/F_m незначительно отличался от контрольных растений. Наименьшее значение данного параметра наблюдали после действия засухи, где он отличался от контрольного варианта на 8.5% (табл. 1). Аналогичным образом, достоверное снижение F_v/F_m в листьях ясеня пенсильванского происходило тоже после воздействия засухи. В то же время у травянистых инвазионных растений не наблюдали снижения максимального квантового выхода относительно контроля, а в некоторых вариантах внешние воздействия приводили к повышению F_v/F_m . Это свидетельствует об отсутствии повреждения ФСА травянистых видов после мягких стрессовых воздействий.

Однако при моделировании стрессовых условий у инвазионных растений наблюдали достоверное снижение показателя qP . Так, у клёна ясенелистного все стрессовые воздействия способствовали уменьшению qP , при этом более негативное воздействие оказали

Таблица 1. Влияние неблагоприятных условий на параметры флуоресценции в листьях древесных и травянистых инвазионных растений

Воздействие	<i>Acer negundo</i>	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Echinocystis lobata</i>
F_v/F_m				
Контроль	0.795±0.002	0.795±0.006	0.792±0.008	0.814±0.011
Повышенная температура	0.774±0.013	0.819±0.006	0.838±0.007*	0.835±0.021
Пониженная температура	0.800±0.013	0.797±0.005	0.828±0.011*	0.807±0.014
Засуха	0.735±0.008*	0.741±0.004*	0.818±0.005*	0.830±0.005
qP				
Контроль	0.552±0.009	0.494±0.020	0.318±0.024	0.325±0.007
Повышенная температура	0.392±0.010*	0.298±0.034*	0.491±0.026*	0.280±0.009*
Пониженная температура	0.399±0.021*	0.353±0.007*	0.352±0.028	0.281±0.006*
Засуха	0.451±0.031*	0.206±0.001*	0.210±0.015*	0.325±0.016

F_v/F_m – максимальный квантовый выход; qP – коэффициент фотохимического тушения; * – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$.

неблагоприятные температуры, после действия которых qP снижался на 28.3%. Менее выраженные изменения наблюдали при засухе (qP снижен на 18.4%).

В листьях ясеня пенсильванского коэффициент фотохимического тушения после действия стрессоров тоже значительно снижался, особенно после засухи (величина qP уменьшена более чем в 2 раза относительно контроля). Можно отметить, что при данных стрессовых факторах происходит заметное увеличение восстановленности пула хинонов и как следствие – снижение его способности к акцептированию электронов от ФС II.

У травянистого инвазионного вида мелколепестника канадского неблагоприятные стрессовые факторы привели к значительному изменению параметра qP , при этом повышенная температура вызвала возрастание коэффициента фотохимического тушения на 54.2%, а дефицит влаги, напротив, снизил qP на 34.4%.

В листьях растений эхиноцистиса лопастного неблагоприятные температуры вызвали снижение показателя qP на 14.6% по отношению к контролю. В варианте с засухой коэффициент фотохимического тушения в листьях этого вида не отличался от контроля.

Таким образом, при действии мягких стрессов на молодые растения инвазионных

видов изменения характеристик ФХ не всегда указывают на нарушения состояния ФСА. Однако измерения параметров флуоресценции хлорофилла (F_v/F_m), выявленные у инвазионного вида *Lonicera maackii* (Rupr.) Herder при действии затопления, высокой температуры и засухи, позволили авторам сделать заключение, что снижение F_v/F_m компенсировалось возрастанием аллелопатического потенциала и в последующем приводило к успеху в замещении аборигенных растений [Medina-Villar et al., 2020].

Заключение

Изучение воздействия мягких стрессовых факторов, которые не вызывали видимых повреждений – пониженных и повышенных температур, а также засухи – на молодые растения четырех инвазионных видов показало, что реакции на стрессоры отличались у древесных и травянистых растений. У древесных видов (клёна ясенелистного и ясеня пенсильванского) величина оксидативного статуса, определённая по интенсивности ПОЛ в листьях, возрастала после неблагоприятных температур и снижалась при действии засухи. У травянистых растений (в первую очередь мелколепестника канадского) интенсивность ПОЛ при действии стрессовых

факторов всегда возрастала, причём при действии засухи сильнее, чем при неблагоприятных температурах. Таким образом, если на возникновение окислительного стресса в клетках древесных видов сильнее повлияли пониженные и повышенные температуры, то у травянистых видов – дефицит воды.

Активность антиоксидантных ферментов, ответственных за элиминацию АФК, при действии стрессоров была ниже у древесных видов. Самые низкие значения активности каталазы и АПО отмечены в листьях клёна ясенелистного, затем у ясеня пенсильванского. У травянистых инвазионных видов наблюдали повышение активности каталазы, особенно при действии повышенной температуры и засухи. Активность АПО в листьях травянистых инвазионных видов при действии стрессоров достоверно не изменялась.

Параметры ФХ (F_v/F_m , qP) инвазионных видов показали, что ФСА древесных растений более чувствительна к стрессовым факторам по сравнению с травянистыми. У древесных растений наблюдали снижение F_v/F_m после засухи, тогда как у травянистых видов неблагоприятные факторы показывали тенденцию к повышению значений F_v/F_m , более выраженному у мелколепестника канадского. Показатель qP на фоне стрессоров изменялся значительно, особенно у древесных видов, наиболее сильно – у ясеня пенсильванского. У травянистых видов наблюдали неоднозначные изменения данного показателя: повышение qP в листьях мелколепестника канадского при высокой температуре и снижение в условиях водного дефицита, тогда как в листьях эхиноцистиса лопастного – снижение qP при неблагоприятных температурах, но не при засухе. Очевидно, это указывает на различные экологические потребности разных видов инвазионных растений, что особо проявляется при воздействиях стрессовых абиотических факторов.

Слабая физиологическая реакция проростков инвазионных видов на мягкие стрессовые воздействия свидетельствует о высокой устойчивости данных видов к неблагоприятным абиотическим факторам среды; это может служить одним из механизмов высокой инвазионной способности данных растений.

Наиболее критичным для инвазионных видов оказалось действие засухи, поскольку именно при водном дефиците наблюдали максимально негативное действие на физиологические и биохимические показатели у проростков.

Исходя из полученных результатов, для оценки адаптивного потенциала инвазионных растений эффективными критериями оказались интенсивность ПОЛ, активность антиоксидантных ферментов, коэффициент фотохимического тушения qP. Однако следует отметить выраженную видоспецифичность ответных реакций. Вероятно, растения следует подвергать жестким воздействиям стрессовых абиотических факторов для получения более выраженных эффектов. Знание физиологических механизмов адаптивного потенциала инвазионных растений важно для понимания их быстрого распространения в различных экологических условиях и разработки эффективных механизмов их сдерживания.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.М., Агишев В.С., Хазиахметов Р.М. Вселение клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в пойменные леса северо-запада Оренбургской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 1–9.
- Борисова Е.А. Новые адвентивные виды в областях Верхневолжского региона // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2008. Т. 113, вып. 6. С. 54–55.
- Виноградова Ю.К. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бюллетень Глав. ботан. сада. М.: Наука, 2006. Вып. 190. С. 25–47.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гладунова Н.В., Хапугин А.А., Варгот Е.В. К вопросу об инвазионной активности *Elodea canadensis* Michx. в Республике Мордовия // Инвазионная биология:

- современное состояние и перспективы: мат. рабочего совещания (Москва, 10–13 сентября 2014 г.). М.: МАКС Пресс, 2014. С. 63–67.
- Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 881–908.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–7.
- Дмитриев А. П. Сигнальные молекулы растений для активации защитных реакций в ответ на биотический стресс // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 465–474.
- Крылова Е.Г. Влияние солей никеля и меди на прорастание семян нативного и чужеродного видов рода *Bidens* (Asteraceae) из популяций верхнего и среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 2. С. 30–34.
- Куклина А.Г., Виноградова Ю.К. Фитоинвазии: опасность и экологические последствия // Наука и жизнь. 2015. № 5. С. 107–112.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002а. 208 с.
- Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений: Активность антиоксидантных ферментов в динамике охлаждения // Физиология растений. 2002б. Т. 49, № 6. С. 878–885.
- Лукаткин А.С., Пютяев Е.В. Определение состояния фотосинтетического аппарата высших растений при неблагоприятных воздействиях. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2017. 64 с.
- Лукаткин А.С., Хапугин А.А. Инвазионные виды растений во флоре города Саранска // Сборник материалов XX международного научно-практического форума «Проблемы озеленения крупных городов». М.: Перо, 2018. С. 67–70.
- Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. Самара: Кн. изд-во, 1994. 203 с.
- Письмаркина Е.В. Флора городов Республики Мордовия: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2006. 23 с.
- Anjum N.A., Sofo A., Scopa A., Roychoudhury A., Gill S.S., Iqbal M., Lukatkin A.S., Pereira E., Duarte A.C., Ahmad I. Lipids and proteins – major targets of oxidative modifications in abiotic stressed plants // Environmental Science and Pollution Research. 2015. Vol. 22, No 6. P. 4099–4121.
- Anjum N.A., Sharma P., Gill S.S., Hasanuzzaman M., Khan E.A., Mohamed A.A., Kachhap K., Thangavel P., Devi G.D., Vasudhevan P., Sofo A., Khan N.A., Misra A.N., Lukatkin A.S., Singh H.P., Pereira E., Tuteja N. Catalase and ascorbate peroxidase – representative H₂O₂-detoxifying haeme enzymes in plants // Environmental Science and Pollution Research. 2016. Vol. 23, No 19. P. 19002–19029.
- Burton M.L., Samuelson L.J., Pan S. Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient // Urban Ecosystems. 2005. Vol. 8. P. 93–106.
- Fenollosa E., Munné-Bosch S. Photoprotection and photo-oxidative stress markers as useful tools to unravel plant invasion success // Advances in Plant Ecophysiology Techniques. 2018a. P. 153–175.
- Fenollosa E., Gámez A., Munné-Bosch S. Plasticity in the hormonal response to cold stress in the invasive plant *Carpobrotus edulis* // Journal of Plant Physiology. 2018b. 231. P. 202–209.
- Gladunova N.V., Vargot E.V., Khapugin A.A. *Oenothera biennis* L. (Onagraceae) in the Republic of Mordovia (Russia) // Russian Journal of Biological Invasion. 2014. Vol. 5 (1). P. 12–17.
- Gladunova N.V., Khapugin A.A., Vargot E.V. *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) in the Republic of Mordovia (Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7 (2). P. 129–136.
- Hooks T.N., Picchioni G.A., Schutte B.J., Shukla M.K., Daniel D.L. Sodium chloride effects on seed germination, growth, and water use of *Lepidium alyssoides*, *L. draba*, and *L. latifolium*: Traits of resistance and implications for invasiveness on saline soils // Rangeland Ecology & Management. 2018. Vol. 71, No 4. P. 433–442.
- Hulme P.E. Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens // Trends in Ecology & Evolution. 2011. Vol. 26. P. 168–174.
- Khapugin A.A. *Hieracium sylvularum* (Asteraceae) in the Mordovia State Nature Reserve: invasive plant or historical heritage of the flora? // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2 (4). P. 40–52.
- Khapugin A.A., Silaeva T.B., Utorova Yu.N. Three Maples (*Acer* L., Aceraceae Juss.) in the Republic of Mordovia, Russian Federation // Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis Studia Biologica. 2016. Vol. 1. P. 129–143.
- Kramer D.M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G.E. New flux parameters for the determination of QA redox state and excitation fluxes // Photosynthesis Research. 2004. 79. P. 209–218.
- Kühn I., Wolf J., Schneider A. Is there an urban effect in alien plant invasions? // Biological Invasions. 2017. Vol. 19 (12). P. 3505–3513.
- McLean P., Gallien L., Wilson J.R.U., Gaertner M., Richardson D.M. Small urban centres as launching sites for plant invasions in natural areas: insights from South Africa // Biological Invasions. 2017. Vol. 19 (12). P. 3541–3555.
- Medina-Villar, S., Uscola, M., Pérez-Corona, M.E., Jacobs D.F. Environmental stress under climate change reduces plant performance, yet increases allelopathic potential of an invasive shrub // Biological Invasions. 2020. Vol. 22, No 9. P. 2859–2881.
- Nischal P., Sharma A.D. Antioxidants and secondary metabolites changes in stomata and pollens of invasive alien plant *Lantana camara* // Biologia. 2019. Vol. 74. P. 1279–1294.
- Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E., Salinas Bonillo M.J. Invasions of river corridors by exotic plant species: patterns and causes // Plant invasions: species ecology and ecosystem management / Eds.: Brundu G., Brock

- J., Camarda I., Child L., Wade M. Leiden: Backhuys. 2001. P. 221–234.
- Sayed O.H. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research // *Photosynthetica*. 2003. 41. P. 321–330.
- Strasser R. J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples // *Probing photosynthesis: mechanism, regulation and adaptation* / Eds.: Yunus M., Parthre U., Mohanty P. London: Taylor & Francis. 1998. P. 1–59.
- Vila M., Pujadas J. Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries // *Biological Conservation*. 2001. Vol. 100. P. 397–401.
- Vinogradova Y., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, No 8. P. 1931–1943.
- Zaks J., Amarnath K., Sylak-Glassman E.J., Fleming G.R. Models and measurements of energy-dependent quenching // *Photosynthesis Research*. 2013. 116. P. 389–409.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PECULIARITIES OF WOODY AND HERBAL INVASIVE PLANT SPECIES UNDER STRESS CONDITIONS

© 2020 Lukatkin A.S., Sharkaeva E.Sh.

National Research Mordovia State University, Saransk, 430005, Republic of Mordovia, RF
e-mail: aslukatkin@yandex.ru, elsharkaeva@yandex.ru

We studied the short-term effect of stress factors (high and low temperatures, drought) on lipid peroxidation (LPO), the activity of antioxidant enzymes (catalase, ascorbate-peroxidase (APO)) and the state of the photosynthetic apparatus (PSA) according to the characteristics of chlorophyll fluorescence (CIF) in leaves of young plants of woody and herbaceous invasive species – American maple (*Acer negundo* L.), Pennsylvania ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), Canadian horseweed (*Erigeron canadensis* L.), and wild cucumber (*Echinocystis lobata* L.), spreading intensively in Mordovia Republic. It was shown that the responses were different in woody and herbaceous invasive plants. Herbaceous species showed higher resistance to abiotic stressors as compared to woody ones. It has been suggested that the resistance of the antioxidant system and PSA of alien species to environmental stress factors is one of the reasons for the high invasive ability of these plants.

Key words: invasive plants, abiotic stresses, lipid peroxidation, antioxidant enzymes, chlorophyll fluorescence.

УКРАШЕННАЯ КЛЕНОВАЯ ТЛЯ (*DREPANAPHIS ACERIFOLIAE*) И ЧЕРНОПОЛОСАЯ ДУБОВАЯ ТЛЯ (*MYZOCALLIS WALSHII*) (HEMIPTERA: APHIDIDAE) – НОВЫЕ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФАУНЫ РОССИИ

© 2024 Мартынов В.В.*, Губин А.И.**, Никулина Т.В.***

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Донецкий ботанический сад»,
Донецк, 283059, Россия

e-mail: *aphodius65@mail.ru, **helmintolog@mail.ru, ***nikulinatanya@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2024. После доработки 30.12.2024. Принята к публикации 24.01.2025.

Впервые для фауны России приводятся два новых неарктических вида тлей *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas, 1878) и *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell, 1879) (Hemiptera: Aphididae) из городских насаждений Донецка, Мариуполя и Бердянска. Выявленные тли относятся к однодомным голоциклическим видам и трофически связаны с преднамеренно интродуцированными североамериканскими древесными породами. В условиях вторичного ареала *D. acerifoliae* и *M. walshii* являются монофагами, *D. acerifoliae* развивается на листьях *Acer saccharinum* L., *M. walshii* на листьях *Quercus rubra* L. Развитие на других преднамеренно интродуцированных и автохтонных видах родов *Quercus* L. и *Acer* L. из коллекции Донецкого ботанического сада не зафиксировано. Также на *Q. rubra* впервые было отмечено развитие аборигенного европейского вида *Tuberculatus* (s. str.) *querceus* (Kaltenbach, 1843) и впервые для России – *Lachnus roboris* (Linnaeus, 1758). Колонии *D. acerifoliae* и *M. walshii* не посещались муравьями, хищники и паразитоиды не зафиксированы. На настоящем этапе инвазии выявленные виды не проявляют заметной вредоносности, кроме загрязнения листьев сахаристыми выделениями, тем не менее состояние их популяций нуждается в контроле. Учитывая популярность серебристого клена и красного дуба в декоративном озеленении и лесоразведении, можно предположить значительно более широкое распространение *D. acerifoliae* и *M. walshii* в европейской части России.

Ключевые слова: *Drepanaphis acerifoliae*, *Myzocallis walshii*, Aphididae, первая находка, инвазия, Донбасс, биология, *Acer saccharinum*, *Quercus rubra*.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-108-117

Введение

В европейской части России, как и в Европе в целом, одной из наиболее богатых в видовом отношении групп инвазионных насекомых являются тли (Aphidoidea) [Масляков, Ижевский, 2011; Coeur d'acier et al., 2010]. Вместе с тем предполагается, что скорость появления новых чужеродных видов тлей в Европе в дальнейшем будет неуклонно расти вследствие глобальных климатических изменений и процессов глобализации [Coeur d'acier et al., 2010]. Благодаря высокой миграционной способности (как активной, так и пассивной) тли достаточно легко проникают на новые территории вслед за своими кормовыми растениями и формируют устойчивые популяции. Колонизация новых территорий облегчается пластичностью их жизненных

циклов, высокой плодовитостью и скоростью размножения. Случайный завоз даже одной партеногенетической самки может привести к формированию популяции чужеродного вида. Начатые нами исследования фауны тлей Донбасса привели к обнаружению целого ряда чужеродных видов – новых для региона [Мартынов, Никулина, 2020; Мартынов и др., 2024] и территории России [Мартынов, Никулина, 2016; Губин, Мартынов, 2024].

В июне 2021 г. в ходе обследований городских насаждений Донецка были обнаружены два новых чужеродных вида тлей – *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas, 1878), трофически связанный с кленом серебристым, и *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell, 1879), развивающийся на дубе красном. С учетом популярности этих древесных растений в

лесном и зеленом строительстве на Юге России, появление новых специализированных фитофагов потребует организации мониторинга состояния их популяций и разработки методов контроля.

Материал и методика

Обследование древесно-кустарниковых насаждений проводили маршрутным методом с марта по ноябрь в 2021, 2023 и 2024 гг. на территории Донецкой Народной Республики и Запорожской области. Сбор тлей осуществляли вручную. Собранные экземпляры были зафиксированы в 96%-м этиловом спирте.

Материал: *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas, 1878): Россия: Донецкая Народная Республика, г. Донецк, Калининский р-н, Донецкий ботанический сад, 48°00'37" с. ш., 37°52'49" в. д., крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Acer saccharinum* L., 16.06.2021, В.В. Мартынов, Т.В. Никулина leg.; там же, крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Acer saccharinum* L., 18.06.2021, А.И. Губин leg.; там же, крылатые живородящие самки на листьях *Acer saccharinum* L., 26.09.2023, В.В. Мартынов, Т.В. Никулина leg.; Киевский р-н, парк им. Ленинского комсомола, 48°01'03" с. ш., 37°48'39" в. д., крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Acer saccharinum* L., 25.06.2021, В.В. Мартынов, Т.В. Никулина, А.И. Губин leg.; там же, Киевский проспект, 48°03'12" с. ш., 37°46'41" в. д., крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Acer saccharinum* L., 27.08.2023, В.В. Мартынов leg.; г. Мариуполь, Приморский р-н, Приморский парк, 47°05'17" с. ш., 37°31'38" в. д., крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Acer saccharinum* L., 08.08.2024, В.В. Мартынов, Т.В. Никулина leg.; Запорожская обл., г. Бердянск, 46°45'08" с. ш., 36°47'02" в. д., крылатые живородящие самки на листьях *Acer saccharinum* L., 23.09.2023, В.В. Мартынов leg.

Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii (Monell, 1879): Россия, Донецкая Народная Республика, г. Донецк, Калининский р-н, Донецкий ботанический сад, 48°00'45" с. ш., 37°52'56" в. д., крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Quercus rubra* L., 11.06.2021, А.И. Губин leg.; там же, крыла-

тые живородящие самки и нимфы на листьях *Quercus rubra* L., 18.06.2021, А.И. Губин leg.; там же, 48°00'37" с. ш., 37°52'58" в. д., крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Quercus rubra* L., 02.07.2021, А.И. Губин, Т.В. Никулина leg.; там же, крылатые живородящие самки и нимфы на листьях *Quercus rubra* L., 12.07.2024, А.И. Губин leg.

Координаты точек сбора материала приведены в системе WGS 84. Фотосъемку проводили с помощью камеры Nikon D7200 с объективом Nikon 105mm f/2.8G IF-ED AF-S VR Micro-Nikkor и конвертером Raynox DCR-250. Дополнительную обработку фотоснимков осуществляли в программах Nikon Capture NX-D 1.4.7, Adobe Photoshop CS5 и Adobe Photoshop Lightroom Classic 2020 v9.2.1.10. Препараты тлей для видовой идентификации изготавливали по стандартным методикам [Dioni, 2003; Brown, Boise, 2006]. Идентификацию тлей проводили на основании соответствующих таксономических работ [Smith, Dillery, 1968; Havelka, Starý, 2007; Malik et al., 2023b; Blackman, Eastop, 2024]. Собранный материал хранится в коллекции лаборатории проблем биоинвазий и защиты растений Донецкого ботанического сада.

Результаты и обсуждение

Drepanaphis acerifoliae (Thomas, 1878) – украшенная кленовая тля (рис. 1, А–В).

Согласно современным таксономическим представлениям, неарктический род *Drepanaphis* Del Guercio, 1909 включает 18 видов, трофически связанных с представителями семейства Aceraceae [Smith, Dillery, 1968; Malik et al., 2023a, 2024; Blackman, Eastop, 2024]. К настоящему времени *D. acerifoliae* – единственный представитель рода, проникший в Европу вместе с культурой своего основного кормового растения – *Acer saccharinum* L.

Морфологические особенности. Представители рода *Drepanaphis* отличаются от близких родов подсемейства Drepanosiphinae следующими особенностями: наличием отчетливых дорсальных бугорков на абдоминальных тергитах I–IV у крылатых живородящих самок, наличием округлых вторичных ринарий на третьем сегменте и реснитчатыми

ринариями на основании шестого сегмента усиков, отчетливой темно- или светлоокрашенными птеростигмой, трубчатыми или колбовидными сифункулами, вздутыми у основания, без субапикальной сетчатости.

Живородящие самки *D. acerifoliae* всегда крылатые, крупные (длина тела 1,55–2,9 мм) (см. рис. 1, А). Прижизненная окраска: голова и грудь красновато-коричневые, брюшко оливково-зеленое или коричневое, покрыто беловатым налетом, на голове и передне-спинке имеются три отчетливые продольные светлые полосы, брюшко с белыми восковыми точками, VI–VIII тергиты полностью покрыты белым воском. Глаза красные. Усики светлые с темными вершинами III–V сегментов. Передние бедра темнее средних и задних, темно-коричневые. Средние и задние бедра бледно-коричневые. Голени коричневые. Жилки крыльев с темной каймой, птеростигма темно-коричневая. Сифункулы темные, колбовидные. Усики в 1,7–1,9 раза длиннее тела, III сегмент несет от 8 до 14 реснитчатых вторичных ринарий. Шпиц в 6,9–12,02 раза длиннее основания VI членика. I–IV тергиты брюшка несут хорошо развитые парные пигментированные дорсальные бугорки, из которых третья пара – наибольшая. Хвостик шишковидный. Нимфы светло-зеленые или желтые, без пигментации. От других видов рода живородящие самки *D. acerifoliae* отличаются сочетанием следующих признаков: темные передние бедра, затемненные жилки крыльев, наличие четырех пар дорсальных бугорков на I–IV тергитах брюшка. Более детальное описание и морфометрические показатели живородящих самок, яйцекладущих самок и самцов, а также определительные ключи приведены в специализированных систематических работах [Smith, Dillery, 1968; Malik et al., 2023b, 2024; Blackman, Eastop, 2024].

Распространение. Один из наиболее обычных видов рода в Новом Свете, нативный ареал которого охватывает 33 штата США и 5 провинций Канады [Smith, Parron, 1978; Malik et al., 2023b, 2024; Blackman, Eastop, 2024]. Согласно базе данных Global Biodiversity Information Facility (GBIF), за пределами естественного ареала *D. acerifoliae* впервые был

зарегистрирован в 1952 г. в Великобритании [Mierzwa, 2017], позднее, в 1975 г., также был найден в Швеции [Gibbs, Wallis, 2024]. Однако, судя по отсутствию более поздних данных, вид в этих странах на тот период времени не закрепился. Первые стабильные популяции *D. acerifoliae* в Европе были отмечены в 1992 г. в Италии [Coeur d’acier et al., 2010], в 2006 г. вид был выявлен в Испании [Perez Hidalgo et al., 2008], в 2010 г. – в Венгрии [Ripka, 2010], в 2019 г. – в Сербии [Petrović-Obradović et al., 2021; Blackman, Eastop, 2024]. Кроме того, согласно данным открытой платформы для сбора информации о биоразнообразии «iNaturalist», в 2022 г. вид отмечен в европейской части Турции [iNaturalist, 2024]. В 2021 г. многочисленные колонии *D. acerifoliae* на листьях *A. saccharinum* были зафиксированы нами в коллекционных насаждениях Донецкого ботанического сада. Впоследствии вид был выявлен в других районах Донецка, а также в Мариуполе и Бердянске. Эти находки являются первыми для России и крайней восточной точкой его вторичного ареала.

Биоклиматическая модель, сгенерированная учеными Силезского университета с учетом потенциальных изменений климата, позволила спрогнозировать широкую экспансию *D. acerifoliae* в Западной Палеарктике [Malik et al., 2023b]. Предположительно, вторичный ареал вида будет охватывать все страны Западной Европы, Средиземноморья и Причерноморского региона, в том числе левобережную часть Украины, центральную и восточную части Европейской России (включая Крым и Предкавказье), а также юго-запад азиатской части России до границы с Казахстаном [Malik et al., 2023b]. Учитывая широкое применение серебристого клена как высокоадаптивной, быстрорастущей и зимостойчивой культуры в озеленении европейских городов, данный прогноз является вполне актуальным.

Биология. Однодомный голоциклический вид. Монофаг, трофически связан с кленом (*Acer* spp.). Формирует колонии на нижней стороне листьев (см. рис. 1, В). В пределах естественного ареала развитие *D. acerifoliae* зарегистрировано на 15 видах клена, среди которых он отдает предпочте-

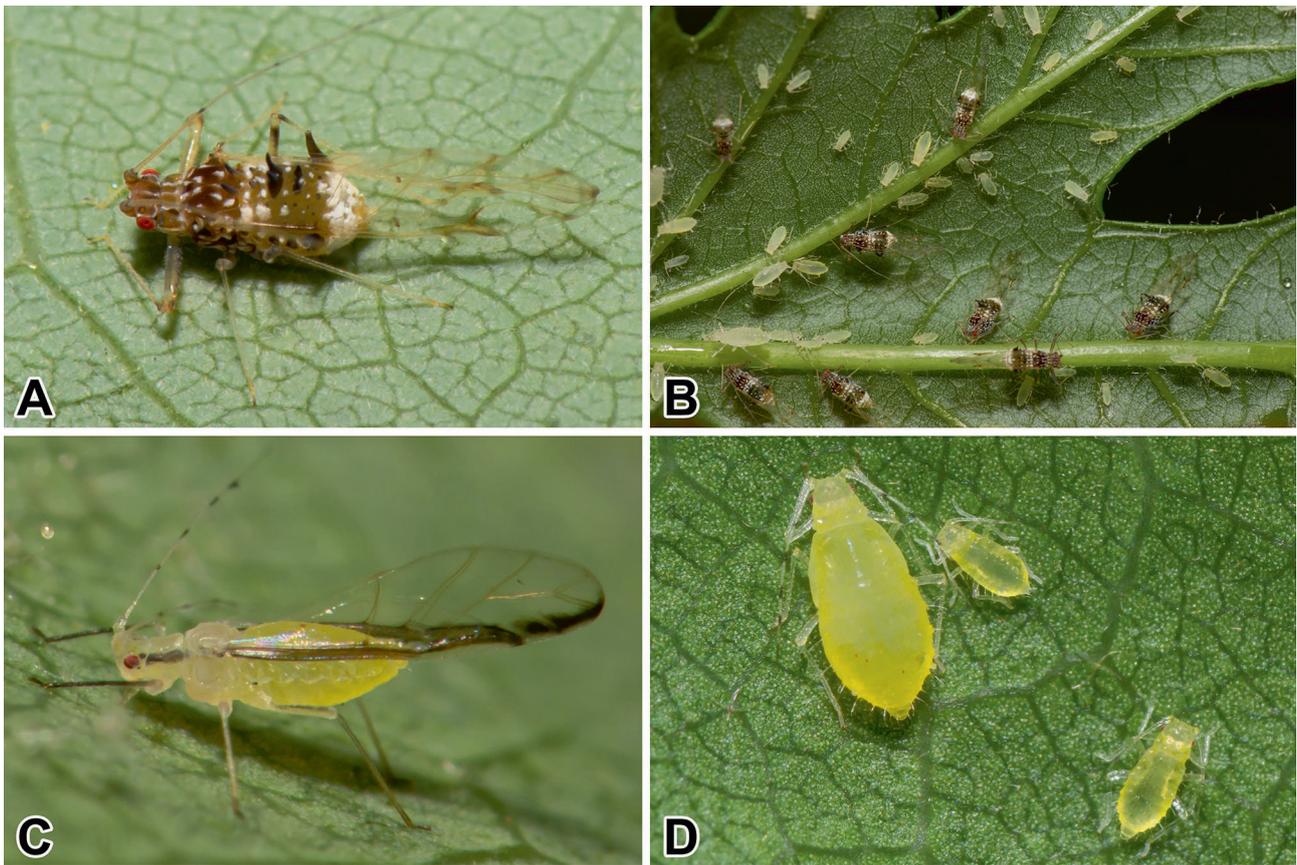


Рис. 1. Новые чужеродные виды тлей для фауны России: А–В: *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas, 1878) на листьях *Acer saccharinum* L.: А – крылатая живородящая самка, В – общий вид колонии; С–D: *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell, 1879) на листьях *Quercus rubra* L.: С – крылатая живородящая самка, D – нимфы разного возраста.

ние клену серебристому (*A. saccharinum*) и красному (*A. rubrum* L.) [Blackman, Eastop, 2024]. При этом в Европе развитие украшенной кленовой тли отмечено исключительно на североамериканском интродуценте – клене серебристом. Целенаправленные обследования кленов в Сербии позволили выявить колонии тли только на *A. saccharinum*, в то время как на *A. platanoides* L., *A. campestre* L., *A. pseudoplatanus* L. и *A. negundo* L. вид зафиксирован не был [Petrović-Obradović et al., 2021]. Проведенные нами обследования кленов из коллекции дендрария Донецкого ботанического сада позволили выявить колонии тли только на *A. saccharinum*, в то время как на *A. platanoides* L., *A. campestre* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. negundo* L., *A. tataricum* L., *A. ginnala* Maxim., *A. ibericum* Vieb. и др. вид не найден. В то же время, по нашему мнению, нельзя исключать возможность перехода данного вида на другие культивируемые американские, азиатские или аборигенные европейские виды клена.

Жизненный цикл вида изучен слабо. Зимовка проходит на стадии яйца. В весенне-летний период развивается ряд поколений крылатых живородящих самок (см. рис. 1, А). В это время тли формируют колонии на нижней стороне листьев кормовых растений (см. рис. 1, В). Производит большое количество пади, в связи с чем колонии могут посещать муравьи. В Испании в колониях *D. acerifoliae* был зарегистрирован *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) [Perez Hidalgo et al., 2008], однако в Сербии посещение муравьями зарегистрировано не было [Petrović-Obradović et al., 2021]. На территории Донбасса колонии тлей также не посещались муравьями. Половое поколение появляется осенью. В Северной Америке (Иллинойс) бескрылые яйцекладущие самки и крылатые самцы отрождаются в сентябре-октябре [Hottes & Frison, 1931], в Испании половые особи были отмечены в сентябре [Perez Hidalgo et al., 2008], в Сербии в октябре – начале ноября [Petrović-Obradović

et al., 2021]. После спаривания самки откладывают яйца в трещины коры ствола и ветвей кормового растения [Hottes, Frison, 1931].

В настоящее время в Европе на серебристом клене отмечено питание только трех аборигенных видов тлей – *Drepanosiphum platanoides* Schrank, 1801, *Periphyllus lyropictus* (Kessler, 1886) и *P. testudinaceus* (Ferne, 1852) [Blackman, Eastop, 2024]. Таким образом, *D. acerifoliae* является первым видом неарктического происхождения, развивающимся на *Acer saccharinum* в европейской части его вторичного ареала.

В связи со слабой изученностью биологии украшенной кленовой тли сведений о непосредственном ущербе, наносимом кормовым растениям, в литературных источниках нам найти не удалось. Вид относят к вредителям, наносящим эстетический ущерб деревьям в связи с выделением большого объема пади, загрязняющей листья и выступающей субстратом для развития «сажистых» грибов. Кроме того, в городских насаждениях стекающие сахаристые выделения загрязняют расположенные под кронами дорожки, садовую мебель, автомобили и т.п., доставляя неудобства жителям [Hottes, Frison, 1931; Perez Hidalgo et al., 2008; Petrović-Obradović et al., 2021]. За период с 2021 по 2024 г. в Донбассе вредоносность вида заключалась в незначительном угнетении молодых побегов и загрязнении листьев сахаристыми выделениями. Однако нельзя исключать, что продолжающийся процесс расширения вторичного ареала *D. acerifoliae* в Европе в перспективе приведет к усилению патогенного воздействия вида на кормовые растения и потребует разработки практических мероприятий по контролю его численности. Особое внимание следует уделить поиску перспективных биологических агентов. Так, на территории Испании в качестве хищников в колониях *D. acerifoliae* были отмечены *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Coccinellidae) и *Anthocoris pilosus* (Jakovlev, 1877) (Hemiptera: Anthocoridae), кроме того, тлями питались птицы – *Passer domesticus* L. (Aves: Passeridae) [Perez Hidalgo et al., 2008]. В то же время какие-либо сведения о паразитоидах украшенной кленовой тли с террито-

рии Европы отсутствуют [Petrović-Obradović et al., 2021]. По нашим наблюдениям, в Донбассе хищники и паразитоиды *D. acerifoliae* зафиксированы не были.

***Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell, 1879)** – чернополосая дубовая тля (рис. 1, С–D).

Род *Myzocallis* Passerini, 1860 насчитывает около 40 видов, трофически связанных преимущественно с древесными растениями из семейств Fagaceae и Betulaceae. Подрод *Lineomyzocallis* Richards, 1965 включает 17 видов, питающихся на дубе (*Quercus* spp.) и распространенных в Северной и частично Центральной Америке [Blackman, Eastop, 2024]. *Myzocallis walshii* – единственный представитель подрода, проникший на территорию Европы.

Морфологические особенности. Представители рода *Myzocallis* отличаются от близких родов подсемейства Calaphidinae наличием на абдоминальных тергитах брюшка не собранных в парные пучки дорсальных волосков и отсутствием светлой срединной продольной полосы на голове и переднеспинке. Нимфы обычно имеют длинные головчатые дорсальные волоски. Для видов подрода *Lineomyzocallis* характерно наличие простирающейся за птеростигму до вершины пигментированной полосы вдоль костального края переднего крыла. Кроме того, имеются темные продольные полосы на боках переднеспинки, тянущиеся до основания переднего крыла. Весенние поколения могут быть почти полностью лишены пигментации.

Живородящие самки *M. walshii* всегда крылатые, длина тела 1,6–2,13 мм (см. рис. 1, С). Прижизненная окраска ярко-желтая, за исключением черных дистальных концов члеников усиков, черных продольных полос на боках переднеспинки, черных передних голеней, темных лапок и зачерненного костального края передних крыльев. У особей весенних поколений темная окраска часто имеется только на усиках и конечностях. Глаза красные. Усики составляют 0,88 длины тела. Усиковые щетинки заостренные, самая длинная равна примерно половине базального диаметра III членика усиков. На III чле-

нике усиков имеется 2–4 вторичные ринарии. Рострум выступает за передние тазики, апикальный членик с 3–6 вторичными щетинками. Первые членики лапок каждый с 2 дорсальными и 5 вентральными щетинками. Сифункулы короткие, гладкие, без апикального фланца. Хвостик шишковидный. Анальная пластинка двулопастная. Неполовозрелые особи бледно-желтые, имеют длинные дорсальные головчатые волоски, а также на абдоминальных тергитах II–V – короткие волоски, вершины которых не соприкасаются. От других видов рода живородящие самки *M. walshii* отличаются сочетанием следующих признаков: заостренные усиковые щетинки длиной примерно в половину базального диаметра III членика усиков, черные или очень темные передние голени и полностью непигментированные передние бедра, дорсальные волоски короче расстояния между их основаниями. Более детальное описание и морфометрические показатели, а также определительные ключи приведены в специализированных систематических работах [Boudreaux, Tissot, 1962; Quednau, 1999; Blackman, Eastop, 2024].

Распространение. Нативный ареал чернополосой дубовой тли охватывает восточные штаты США, в качестве чужеродного вида зафиксирован в западных штатах США и в Канаде [Blackman, Eastop, 2024]. В Европе впервые отмечен во Франции в 1988 г. [Remaudiere, 1989]; в 1989 г. обнаружен в Швейцарии [Remaudiere, Quednau, 1992], в 1990 г. – в Италии [Patti, Lozzia, 1994], в 1991 г. – в Испании [Mier Durante, Nieto Nafria, 1994], Чехии и Словакии [Havelka et al., 2005; Havelka, Starý, 2007], в 1996 г. – в Бельгии [Nieto Nafria et al., 1999], в 1997 г. – в Андорре [Pons et al., 2005], в 2000 г. – в Нидерландах [Piron, 2009], в 2003 г. – в Германии [Thieme, Eggers-Schumacher, 2003] и Венгрии [Ripka, 2004], в 2005 г. – в Польше [Osiadac, Wiczorek, 2006] и Болгарии [Tasheva-Terzieva et al., 2008], в 2006 г. – в Сербии [Petrović-Obradović et al., 2010], в 2008 г. – в Португалии [Perez Hidalgo et al., 2009], в 2009 г. – в Великобритании [Baker, 2009] (согласно базе данных GBIF вид здесь впервые был зарегистрирован в 2005 г. [South East Wales Biodiversity Records Centre, 2024]),

в 2010 г. – в Словении [Modic, 2010], в 2012 г. – в южной Турции (Адана) [Çalışkan et al. 2012], в 2015 г. – в Беларуси [Жоров, 2016]. Наиболее вероятным путем проникновения вида в Старый Свет является непреднамеренный завоз с растительным материалом и дальнейшее распространение с транспортными потоками и самостоятельно.

В 2021 г. *M. walshii* был впервые обнаружен нами в дендрарии Донецкого ботанического сада (см. рис. 1, C–D) и за его пределами до настоящего времени не выявлен. Тли формировали немногочисленные разреженные колонии на нижней стороне листьев (см. рис. 1, D) совместно с аборигенным видом *Tuberculatus* (s. str.) *querceus* (Kaltenbach, 1843) (первое указание на трофическую связь вида с *Q. rubra*). На этих же растениях были обнаружены колонии аборигенного *Lachnus roboris* (Linnaeus, 1758) (первое указание на трофическую связь вида с *Q. rubra* на территории России).

Данная находка является первой для России и крайней восточной точкой его современного вторичного ареала. Вероятно, расширение ареала чернополосой дубовой тли идет с запада на восток, в связи с чем можно предположить ее присутствие во многих областях Украины. Появление *M. walshii* в степной зоне Восточной Европы свидетельствует о продолжающемся расширении его ареала в восточном направлении. Поскольку на территории России красный дуб является популярной породой, широко используемой в городском озеленении и лесоразведении, можно спрогнозировать в ближайшие годы дальнейшее распространение чернополосой дубовой тли практически по всей европейской части России.

Биология. Однодомный голоциклический вид. Монофаг, трофически связан с дубом (*Quercus* spp.). Формирует разреженные колонии на нижней стороне листьев (см. рис. 1, D). Не посещается муравьями. Основное кормовое растение – дуб красный (*Q. rubra* L.). В границах естественного ареала в качестве кормовых растений отмечены четыре вида из секции Lobatae (*Q. rubra*, *Q. imbricaria* Michx., *Q. palustris* Münchh., *Q. velutina* Lam.) и два вида из секции Quercus (*Q. alba* L., *Q.*

bicolor Willd.). В Калифорнии также зарегистрировано питание на местном эндемике из секции Lobatae – *Q. agrifolia* Née [Blackman, Eastop, 2024]. При этом в Северной Америке чернополосая дубовая тля обычно не рассматривается в качестве вредителя по причине невысокой плотности популяций [Pons et al., 2005]. В Европе развитие *M. walshii* отмечено на единственном кормовом растении – *Q. rubra* и даже при высокой численности тля не переходит на растущие рядом местные виды дуба [Pons et al., 2005; Havelka, Starý, 2007]. Как правило, в лесных насаждениях вид немногочисленный, но в урбоценозах формирует очаги высокой плотности [Pons et al., 2005], что приводит к обильному загрязнению листьев сахаристыми выделениями и снижению фотосинтетической активности. На территории Донецкого ботанического сада вредоносность чернополосой дубовой тли ввиду невысокой численности заключалась лишь в незначительном загрязнении листьев сахаристыми выделениями, однако, учитывая динамику роста численности и увеличения степени вредоносности западноевропейских популяций, можно спрогнозировать подобную тенденцию и в условиях России. В этом случае уже в ближайшие годы *M. walshii* может проявить себя как опасный вредитель дуба красного.

Жизненный цикл вида изучен слабо. Зимуют яйца. Выход основательниц происходит весной. Крылатые самцы и амфигонные самки появляются в октябре-ноябре [Havelka, Starý, 2007; Tasheva-Terzieva et al., 2008].

В настоящее время в Европе на красном дубе отмечено развитие достаточно большого комплекса аборигенных видов тлей: *Myzocallis (Agrioaphis) castanicola* Baker, 1917, *Thelaxes dryophila* (Schrank, 1801), *T. suberi* (Del Guercio, 1911), *Tuberculatus (Tuberculoidea) annulatus* (Hartig, 1841), *Lachnus roboris* [Pons et al., 2005; Havelka, Starý, 2007]. Таким образом, *M. walshii* является первым видом неарктического происхождения, развивающимся на *Q. rubra* в европейской части его вторичного ареала. По мере расширения европейского ареала *M. walshii* ряд авторов отмечает повышение уровня его вредоносности и необходимость разработки методов контро-

ля [Pons et al., 2005; Modic, 2010, etc.]. В качестве перспективных агентов биологического контроля предлагают использовать ряд европейских паразитоидов и хищников, отмеченных на чернополосой дубовой тле [Pons et al., 2005; Havelka, Starý, 2007; Modic, 2010].

Появление в России новых неарктических видов тлей – *D. acerifoliae* и *M. walshii* – связано с интродукцией и широким использованием в зеленом строительстве их кормовых пород. Важную роль в процессе инвазии играет расширение экономических связей, рост скорости и объемов грузоперевозок. Вероятно, этим можно объяснить относительно недавнее (конец XX века) появление данных видов на территории Европы, в то время как история интродукции их кормовых пород насчитывает порядка трех столетий. Так, *A. saccharinum* преднамеренно интродуцирован в Европу в 1725 г. [Gelderen et al., 1994], где нашел широкое применение в озеленении городов. В России клен серебристый культивируется с начала XIX века [Фирсов, Бялт, 2015]. Дуб красный как декоративная порода преднамеренно интродуцирован в Европу в конце XVII века и с конца XIX века нашел широкое применение как лесотехническая культура [Nagel, 2015]. В настоящее время он успешно натурализовался на территории Западной и Центральной Европы, где стал четвертым по активности инвазионным видом [Lambdon et al., 2008]. В России инвазионная активность *Q. rubra* отмечена во всех областях Центрального Черноземья [Лепешкина и др., 2016].

Открытым остается вопрос о прогнозе дальнейшего развития ситуации с выявленными видами. Современные методики, основанные на анализе природно-климатических условий и трофической специализации вида, не позволяют однозначно спрогнозировать распространение и эколого-экономические последствия инвазии новых фитофагов, особенно на фоне глобальных климатических изменений. С учетом того факта, что клен серебристый и дуб красный широко представлены в лесных и декоративных насаждениях европейской части России, можно предположить и широкое распространение *D. acerifoliae* и *M. walshii* на этой территории, а отсутствие сведений о них может быть следствием недо-

статочной изученности региональных фаун. Анализируя современное распространение и эколого-трофические особенности выявленных видов, следует отметить, что первоочередными объектами, где они могут проявить себя в качестве опасных вредителей, являются питомники древесных пород. Этот факт необходимо учитывать при организации системного мониторинга.

Заключение

На основании многочисленных находок *D. acerifoliae* на Юге России можно предположить значительно более широкое распространение данного вида в Восточной Европе. Несмотря на тот факт, что до настоящего времени украшенная кленовая тля не отмечена как опасный вредитель, нельзя исключать возможность роста ее негативного воздействия на кормовые растения в городских насаждениях. Поскольку использование инсектицидов в населенных пунктах сопряжено с риском для здоровья населения и ограничено нормативными правовыми актами, перспективным является изучение биологии вида и поиск автохтонных естественных врагов и патогенов, способных эффективно регулировать численность его популяций.

Единичные находки *M. walshii* не позволяют оценить современное распространение и возможные эколого-экономические последствия его проникновения на территорию России. В то же время в Западной Европе специалисты отмечают рост уровня вредоносности чернополосой дубовой тли в насаждениях дуба красного, что требует организация мониторинга состояния ее популяций.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственной темы FREG-2023-0001 «Инвазии чужеродных организмов в антропогенные и природные экосистемы Донбасса: тенденции развития, экологические последствия, прогноз» (Регистрационный номер 123101300197-6).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Губин А.И., Мартынов В.В. Абрикосовая тля – новый инвазивный вредитель абрикоса в европейской части России // Защита и карантин растений. 2024. № 6. С. 28–31. http://dx.doi.org/10.47528/1026-8634_2024_6_28
- Жоров Д.Г. Alien aphid species, *Myzocallis walshii* (Monell, 1879) (Rhynchota: Sternorrhyncha), a new pest of oak *Quercus rubra* L. in Belarus // Иностранные языки и современный мир: материалы Международной научной конференции (Брест, 15 апреля 2016 г.). Брест: БрГУ, 2016. С. 113–115.
- Лепешкина Л.А., Воронин А.А., Клевцова М.А. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в интродукционных центрах Центрального Черноземья. Воронеж: Научная книга, 2016. 57 с.
- Мартынов В.В., Губин А.И., Никулина Т.В. Первая находка олеандровой тли *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe, 1841 (Hemiptera: Aphididae) в Донбассе // Полевой журнал биолога. 2024. Т. 6, № 2. С. 117–126. <http://dx.doi.org/10.52575/2712-9047-2024-6-2-117-126>
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Appendiseta robiniae* (Gillette, 1907) (Hemiptera: Aphidoidea: Drepanosiphidae) новый инвазивный вид тлей в фауне Донбасса // Евразийский энтомологический журнал. 2020. Т. 19, № 1. С. 33–35. <http://dx.doi.org/10.15298/euroasentj.19.1.04>
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Prociophilus (Meliarhizophagus) fraxinifolii* (Riley, 1979) (Hemiptera: Aphididae: Eriosomatinae) – новый инвазивный североамериканский вид тлей на территории Донбасса // Актуальні проблеми та перспективи інтегрованого захисту рослин. Міжнародна науково-практична конференція молодих вчених і спеціалістів, присвячена 70-річчю від дня заснування Інституту захисту рослин НААН України (Київ, 7–9 листопада 2016 р.). Київ, 2016. С. 53–55.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительных насекомых в европейскую часть России: монография. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Фирсов Г.А., Бялт В.В. Новые формы клёнов (*Acer* L., Aceraceae), культивируемые в Ботаническом саду Петра Великого в г. Санкт-Петербурге (Россия) // Hortus botanicus. 2015. Т. 10. С. 100–106.
- Baker E. Observations of aphids (Aphidoidea) new to Wales // British Journal of Entomology & Natural History. 2009. Vol. 22, Part 1. P. 235–246.
- Boudreaux H.B., Tissot A.N. The black-bordered species of *Myzocallis* of oaks (Homoptera, Aphidae) // Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America. 1962. Vol. 3. P. 121–144.
- Blackman & Eastop's Aphids on the World's Plants (Электронный документ). 2024 // (<http://aphidson-worldsplants.info/>). Проверено: 31.07.2024.

- Brown P.A., Boise E. Procedures for the preparation of whole insects as permanent microscope slides and for the remounting of deteriorating aphid slides // NatSCA News. 2006. Iss. 8. P. 15–19.
- Çalışkan A.F., Ulusoy M.R., Özdemir I. Türkiye’de meşede yeni yayılıcı yaprakbiti türü: *Myzocallis walshii* (Monell, 1879) (Hemiptera: Aphidoidea) // Türkiye Entomoloji Bülteni. 2012. Vol. 2, Iss. 2. P. 277–283.
- Coeur d’acier A., Perez Hidalgo N., Petrović-Obradović O. Aphids (Hemiptera, Aphididae). Chapter 9.2 // BioRisk. 2010. Vol. 4, Iss. 1. Special Issue. P. 435–474. <http://dx.doi.org/10.3897/biorisk.4.57>
- Dioni W. Safe microscopic techniques for amateurs. I. Mounting microscopic subjects, Part 3b. PVA-lactic acid and PVA-glycerol mountants (Электронный документ). 2003 // (<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artjun04/wdmtmedia.html>). Проверено: 31.07.2024.
- Gelderen D. M., de Jong P. C., Oterdoom H. J. Maples of the World. Portland, Oregon: Timber Press, 1994. 458 p.
- Gibbs J., Wallis J.B. R.E. Roughley Museum of Entomology. University of Manitoba (Электронный документ). 2024. <https://doi.org/10.5886/hgagiy> // (<https://www.gbif.org/occurrence/4540319059>) Проверено: 08.11.2024.
- Havelka J., Husak Š., Starý P. Nová invazní exotická mšice v České republice // Živa. 2005. № 4. P. 174–175.
- Havelka J., Starý P. *Myzocallis walshii* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae), an exotic invasive aphid on *Quercus rubra*, the American red oak: Its bionomy in the Czech Republic // European Journal of Entomology. 2007. Vol. 104, Iss. 3. P. 471–477. <http://dx.doi.org/10.14411/eje.2007.067>
- Hottes F.C., Frison T.H. The plant lice, or Aphididae, of Illinois // Bulletin of the Illinois State Natural History Survey. 1931. Vol. 19. P. 121–447.
- iNaturalist (Электронный документ). 2024 // (<https://www.inaturalist.org/taxa/454375-Drepanaphis-acerifoliae>). Проверено: 31.07.2024.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C. Hejda M., Arianoutsou M., Ess F., Jarošík V., Perg J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot Ph., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Ya., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80, № 2. P. 101–149.
- Malik K., Bugaj-Nawrocka A., Wieczorek K. Distribution of *Drepanaphis acerifoliae* – aphid pest of *Acer* trees – faced with global climate change // Folia Biologica. 2023a. Vol. 71, Iss. 3. P. 115–130. http://dx.doi.org/10.3409/fb_71-3.12
- Malik K., Bugaj-Nawrocka A., Wieczorek K. Taxonomic Revision of the Nearctic Genus *Drepanaphis* Del Guercio (Hemiptera, Aphididae: Drepanosiphinae) // Insects. 2024. Vol. 15. P. 1–71. <http://dx.doi.org/10.3390/insects15070553>
- Malik K., Miller G.L., Jensen A.S., Wieczorek K. Key characteristics of selected *Drepanaphis* Del Guercio, 1909 (Hemiptera: Aphididae) species based on various identification methods // Bonn zoological Bulletin. 2023b. Vol. 72, Iss. 2. P. 185–199. <http://dx.doi.org/10.20363/BZB-2023.72.2.185>
- Mier Durante M.P., Nieto Nafria J.M. Species of the Spanish aphid fauna with discontinuous geographical distribution // Journal of Aphidology. 1994. Vol. 8. P. 72–78.
- Mierzwa D. Aphidoidea Collection. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences (Электронный документ). 2017. <https://doi.org/10.15468/ugenbx> // (<https://www.gbif.org/occurrence/1707050821>). Проверено: 08.11.2024.
- Modic S. *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii*, An invasive aphid on *Quercus rubra*, new to Slovenia // Acta entomologica Slovenica. 2010. Vol. 18, № 2. P. 163–167.
- Nagel R.-V. Roteiche (*Quercus rubra* L.) // In: Vor T., Spellmann H., Bolte A., Ammer C. (Eds). Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten. Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung // Göttinger Forstwissenschaft. 2015. Band 7. P. 219–267.
- Nieto Nafria J.M., Latteur G., Mier Durante M.P., Tahon J., Perez Hidalgo N., Nicolas J. Les pucerons de Belgique (Hemiptera: Aphididae) // Parasitica. 1999. Vol. 55, Iss. 1. P. 5–38.
- Osiadac B., Wieczorek K. *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* Monell, 1879 (Hemiptera, Aphidoidea), an aphid species new to Poland // Polish Journal of Entomology. 2006. Vol. 75, № 2. P. 233–238.
- Patti I., Lozzia G.C. Presenza in Italia dell’afideneartico della *Quercia rossa*, *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* // Bollettino di Zoologia agraria e di Bachicoltura, Seria II. 1994. Vol. 25, Iss. 1. P. 141–145.
- Perez Hidalgo N., Espadaler X., Mier Durante M.P. Detectado en Portugal *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Hemiptera: Aphididae) sobre *Quercus rubra* // Boletín de la Asociación Española de Entomología. 2009. Vol. 33, Iss. 1–2. P. 263–265.
- Perez Hidalgo N., Pons X., Mier Durante M.P. Detection of *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas) [Hemiptera: Aphididae: Drepanosiphinae] on sugar maple trees, *Acer saccharinum*, in Spain // Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa. 2008. № 43. P. 441–444.
- Petrović-Obradović O., Šćiban M., Tomić M. Presence of North American aphid *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas, 1878) (Hemiptera: Aphididae: Drepanosiphinae) in Serbia // Acta entomologica serbica. 2021. Vol. 26, № 1. P. 9–15. <http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.4551426>
- Petrović-Obradović O., Tomanović Z., Poljaković-Pajnik L., Hrcić S., Vucetić A., Radonjić S. New invasive species of Aphids (Hemiptera, Aphididae) in Serbia and Montenegro // Archives of Biological Sciences. 2010. Vol. 62, № 3. P. 775–780. <http://dx.doi.org/10.2298/ABS1003775P>
- Piron P.G.M. New aphid (Aphidoidea) records for the Netherlands (1984-2005) // Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins. 2009. Vol. 33, Iss. 3/4. P. 119–126.
- Pons X., Lumbierres B., Starý P. Expansion of the aphid *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell) on the red oak *Quercus rubra*, and adaptation of local parasitoids in the north eastern Iberian Peninsula (Hom., Aphididae, Calaphidinae: Hym., Braconidae, Aphidiinae) // Journal of Pest Science. 2005. Vol. 79, Iss. 1. P. 17–21.

- Quednau F. Atlas of the Drepanosiphine aphids of the world. Part I. Panaphidini Oestlund, 1922 – Myzocallidina Börner, 1942 (1930) (Homoptera: Aphididae: Callaphididae) // Contributions of the American Entomological Institute. 1999. Vol. 31. P. 1–281.
- Remaudiere G. Decouverte en France de l'espece Americaine *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell) (Hom., Aphididae) // Annales de la Société entomologique de France (N.S). 1989. Vol. 25, Iss. 1. P. 117.
- Remaudiere G., Quednau F.W. Pucerons Nouveaux et peu. Connus de Mexique. 10e note: Le sous-genre *Myzocallis (Lineomyzocallis)* (Hom.: Aphididae) // Annales de la Société entomologique de France (N.S). 1992. Vol. 28, Iss. 1. P.27–36.
- Ripka G. Egy újabb jövevény levéltetűfaj, a *Drepanaphis acerifoliae* megjelenése Magyarországon // Növényvédelem. 2010. Vol. 46, Iss. 9. P. 413–415.
- Ripka G. Recent data to the knowledge of the aphid fauna of Hungary (Homoptera: Aphidoidea) // Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica. 2004. Vol. 39, Iss. 1–3. P. 91–97.
- Smith C.F., Dillery D.G. The Genus *Drepanaphis* Del Guercio (Homoptera: Aphididae) // Annals of the Entomological Society of America. 1968. Vol. 61, Iss. 1. P. 185–204.
- Smith C.F., Parron C.S. An annotated list of Aphididae (Homoptera) of North America // North Carolina Agricultural Experiment Station Technical Bulletin. 1978. № 255. 428 p.
- South East Wales Biodiversity Records Centre. SEWBRc Hemiptera - True Bugs (South East Wales). (Электронный документ). 2024. <https://doi.org/10.15468/m57wg4> // (<https://www.gbif.org/occurrence/2922907171>). Проверено: 08.11.2024.
- Tasheva-Terzieva E., Tsankov G., Mirchev P., Georgiev G., Petkov P. *Myzocallis walshii* (Monell) (Homoptera: Aphididae) – a new invasive insect pest on red oak (*Quercus rubra* L.) in Bulgaria // Silva Balcanica. 2008. Iss. 9. № 1. P. 91–95.
- Thieme T., Eggers-Schumacher H. Verzeichnis der Blattläuse (Aphidina) Deutschlands // Entomofauna Germanica. 2003. Band 6. P. 167–193.

PAINTED MAPLE APHID (*DREPANAPHIS ACERIFOLIAE*) AND BLACK-BORDERED OAK APHID (*MYZOCALLIS WALSHII*) (HEMIPTERA: APHIDIDAE) – NEW ALIEN INVASIVE SPECIES FOR THE FAUNA OF RUSSIA

© 2024 Martynov V.V.*, Gubin A.I.**, Nikulina T.V.***

Federal State Budgetary Scientific Institution «Donetsk botanical garden», Donetsk, 283059, Russia

e-mail: *aphodius65@mail.ru, **helmintolog@mail.ru, ***nikulinatanya@mail.ru

Two Nearctic aphid species *Drepanaphis acerifoliae* (Thomas, 1878) and *Myzocallis (Lineomyzocallis) walshii* (Monell, 1879) (Homoptera: Aphididae) were reported for the fauna of Russia from urban plantings of Donetsk, Mariupol, and Berdyansk for the first time. The identified species are monoecious holocyclic and trophically associated with introduced North American tree species. Within their secondary range *D. acerifoliae* and *M. walshii* are monophagous, with *D. acerifoliae* feeding on the leaves of *Acer saccharinum* L. and *M. walshii* – on the leaves of *Quercus rubra* L. Feeding on other introduced and autochthonous species of *Quercus* L. and *Acer* L. genera in collection of the Donetsk Botanical Garden was not noted. Also on *Q. rubra*, the feeding of the native European species *Tuberculatus* (s. str.) *querceus* (Kaltenbach, 1843) was first recorded, and the feeding of *Lachnus roboris* (Linnaeus, 1758) was revealed on *Q. rubra* in Russia for the first time. Colonies of *D. acerifoliae* and *M. walshii* were not attended by ants, and no predators or parasitoids were recorded. At this stage of invasion, the identified species do not exhibit significant harmfulness, apart from leaf contamination with sugary secretions. However, population dynamics require monitoring. Given the widespread use of silver maple and red oak in ornamental landscaping and afforestation, it is likely that *D. acerifoliae* and *M. walshii* are more widely distributed throughout the European part of Russia than currently documented.

Key words: *Drepanaphis acerifoliae*, *Myzocallis walshii*, Aphididae, first record, invasion, Donbass, biology, *Acer saccharinum*, *Quercus rubra*.

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOGALE VISON*) В ЕВРАЗИИ

© 2024 Степанова В.В.*, Мамаев Н.В. **, Сидоров М.М. ***, Охлопков И.М. ****

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск 677890

e-mail: *valstep@yandex.ru, **mamaev_88@bk.ru, ***sidorov_michail86@mail.ru, ****imokhlopkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024. После доработки 27.12.2024. Принята к публикации 31.01.2025

В статье дан сравнительный анализ морфометрии американской норки в Евразии, проведены корреляционный и регрессионный анализы основных параметров размерной изменчивости вида (длина тела и хвоста, вес, кондилобазальная длина и скуловая ширина черепа) с макроклиматическими предикторами. По результатам анализа можно проследить устойчивую тенденцию флуктуирующей географической изменчивости морфологических признаков американской норки Евразии: уменьшение размеров с запада на восток. По результатам корреляционного анализа масса тела американской норки Евразии значимо коррелирует со среднегодовой температурой воздуха и влажностью, а также с максимальной высотой снежного покрова. Проявляется хронографическая изменчивость американской норки, обитающей в экстремальных условиях Якутии: в течение 40–50 лет длина хвоста и кондилобазальная длина черепа у обоих полов увеличились.

Ключевые слова: американская норка, морфометрия, краниометрия, температура среды, влажность, количество осадков, снежный покров, изменчивость, хронография.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-118-134

Введение

Мероприятия по искусственному расселению американской норки (*Neogale vison* Schreber, 1777) в совокупности с ее побегими со звероферм в начале-середине прошлого века в различных странах Евразии привели к тому, что в большинстве регионов вид не только прижился, но и широко расселился. В настоящее время по истечении века с начала интродукции вид стал обычным в различных регионах Евразии от Британских островов до о. Хоккайдо, и среди отрицательных последствий его вселения — вытеснение европейской норки [Чашухин, 2009; Самые опасные..., 2018]. В России американская норка распространена широко по околосовхозным биотопам лесных зон от западных до восточных границ, кроме северных регионов и безлесных южных [Хляп и др., 2023].

В прошлом веке изучением интродуцированной американской норки вплотную занимались многие российские исследователи [Попов, 1949; Терновский, 1958; Павлинин, 1962; Беньковский, 1971; Данилов, Туманов, 1976; Чернявский, 1984]. В последние десятилетия морфологии и экологии дикой аме-

риканской норки в России посвящено не так много работ [Дубинин, 1996; Чашухин, 2009; Кораблёв и др., 2012, 2014; Седалищев, Однокурцев, 2012; Аргунов, 2018; Шадрин и др., 2021]. Из зарубежных исследователей американской норки следует отметить работы канадских и британских ученых по морфологии американской норки [Tamlin et al., 2009; Macdonald, Harrington, Yamaguchi, Thom, Bagniewska, 2015], а также работы белорусских и польских авторов [Kruska, Sidorovich, 2003; Taraska et al., 2015], результаты которых использованы в данной статье.

Принимая во внимание большую протяженность ареала американской норки в Евразии в долготном направлении, а также увеличение континентальности климата, снижение среднегодовой температуры и влажности воздуха в Евразии с запада в северо-восточном направлении, мы попытались связать морфологическую изменчивость американской норки с макроклиматическими факторами.

Цель работы — выявить изменчивость морфометрических показателей американской норки Евразии и определить факторы, влияющие на изменчивость.

Материал и методика

Для изучения морфологических признаков американской норки в течение трех лет (2017–2019 гг.) получено от охотников и обработано 116 тушек (69 самцов и 47 самок), а также 85 черепов (54 самцов и 31 самок) взрослых норок. Образцы собраны в долине р. Алдан (правый приток р. Лена, 58–59° с. ш., 126–128° в. д.) и р. Амга (левый приток р. Алдан, 59–60° с. ш., 126–128° в. д.). Для измерения размеров норок отобраны 3 характеристики: длина тела, длина хвоста и масса тела. Самцы и самки рассмотрены отдельно. Для сравнения выбраны промеры тел американских норок из Западной Европы (Великобритания), Восточной Европы (Эстония, Беларусь Ленинградская область, Башкортостан, Татарстан), Азии (Алтай, Якутия, Сахалин) и Северной Америки (Канада) (рис. 1).

Для краниометрии отбирали черепа норок только с закрытыми швами, поскольку это указывает на прекращение роста черепа [Wiig, 1986], без шероховатостей, с развитым сагиттальным гребнем [Саловаров и др., 1997]. При измерениях использовали электронный штангенциркуль с точностью до 0.01 мм. Каждый параметр измеряли три раза и для последующего анализа использовали среднее значение. Исходя из имеющихся материалов, для характеристики географической изменчивости использованы 4 краниологических признака: кондилобазальная длина (CBL), скуловая ширина (ZB), заглазничная ширина (POC) и наибольшая каудальная высота черепа (CSH). Самцы и самки рассмотрены отдельно в силу выраженного размерного полового диморфизма.

Краниометрические показатели американской норки для сравнительного анализа были взяты нами из публикаций, касающихся различных регионов России, а также Польши и Канады: Польша, провинция Померания [Taraska et al., 2015], Ленинградская область [Данилов, Туманов, 1976], Тверская область, Удомельский район [Кораблёв и др., 2012, 2014], Татарстан [Попов, 1949], Башкирия [Павлинин, 1962], Алтайский край [Терновский, 1958], Южная Якутия [Седалищев, Однокурцев, 2012; наши данные], Магаданская область, бассейн р. Омолон [Чернявский,

1984], Чукотка, бассейн р. Анадырь [Чернявский, 1984], о. Сахалин [Беньковский, 1971] (см. рис. 1), Канада, Северное и Центральное Онтарио [Tamlin et al., 2009]. Промеры американских норок из Канады даны для сравнения с представителями вида в нативной части ареала.

Из норок, добытых в пяти различных районах Тверской области [Кораблёв и др., 2012], нами для сравнения выбрана группировка из Удомельского района. По предположению авторов, норки с этого района наиболее близки по размерам к диким норкам в отличие от других промеренных, у которых могут присутствовать гены клеточных норок.

Если рассматривать имеющиеся данные по краниометрии во временном аспекте, то нужно принять во внимание, что данные из Польши, Тверской области и Якутии (наши данные) — это промеры современных норок. Остальные рассмотренные промеры касаются черепов 40–70-летней давности (1950–1980 гг.), в том числе данные по Якутии [Седалищев, Однокурцев, 2012]. Канадский исследователь также указывает, что промеренные черепа принадлежали норкам, отловленным в 1961–1970-х годах в Северном и Центральном Онтарио [Tamlin, 2009].

Для выявления зависимости размера норок от климатических факторов среды обитания выбрали среднегодовую температуру воздуха, среднегодовую влажность воздуха, годовое количество осадков, максимальную высоту снежного покрова. Это во многом перекрывается с предикторными биоклиматическими переменными, которые оказались важными для создания моделей ареала американской норки в Евразии: Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_2 (средняя суточная амплитуда температуры °C), Bio_05 (максимальная температура самого теплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм) и Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм) [Хляп и др., 2023]. За среднюю величину предикторов приняты усредненные данные с 1971 по 2023 г. (табл. 1). В работе использованы макроклиматические переменные из сайта pogoda.klimat.ru по ближайшим к выборкам метеостанциям. При регрессионном анализе краниометрических

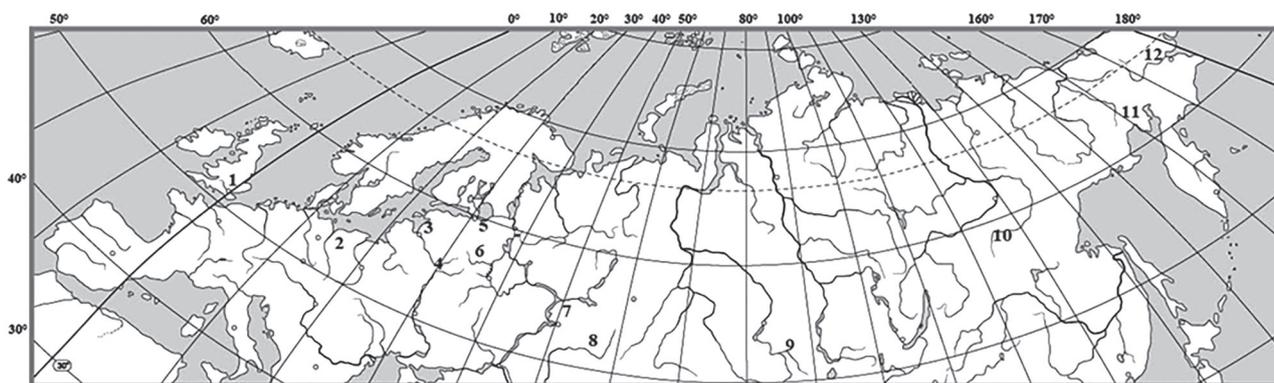


Рис. 1. Размещение в Евразии сравниваемых выборок американских норок: 1 — Великобритания; 2 — Польша; 3 — Эстония; 4 — Белоруссия; 5 — Ленинградская область; 6 — Тверская область; 7 — Татарстан; 8 — Башкортостан; 9 — Алтай; 10 — Южная Якутия; 11 — Магаданская область; 12 — Чукотка.

Таблица 1. Средние показатели климатических факторов по районам выборок

Регион	Локация	Среднегодовая температура воздуха, С°	Среднегодовая влажность воздуха, %	Годовое количество осадков, мм	Максимальная высота снежного покрова, см
Для морфометрии					
Великобритания, р. Темза	51.67°–52°N 0°–2°W	11.3	76.9	329	5.4
Эстония, о. Хийумаа	58°–59°N 22°–23°E	6	81	852	27,5
Белоруссия, Белорусское поозерье	55°–56°N 27°–30°E	6.5	79.6	684.5	29.9
Ленинградская область, оз. Ладога	60°–62°N 31°–33°E	5.2	78.4	630.8	38.4
Татарстан	54.67°–55.8°N 49°–51°E	4.7	74.1	544.9	59.8
Башкортостан	52°–54°N 55°–58°E	3.8	73.9	568.2	59.5
Алтай	48°–52°N 84°–90°E	3.5	72.9	429.4	75.1
Южная Якутия	57°–59°N 124°–136°E	–5.2	72.7	733.3	87.5
Для краниометрии					
Польша, Восточная Померания	53°–55°N 16°–18°E	9.1	77.3	764	-
Ленинградская область, оз. Ладога	60°–62°N 31°–33°E	5.2	78.4	631	-
Тверская область, Удомельский район	57°–58°N 34°–36°E	5.8	78.5	395	-
Татарстан	54.67°–55.8°N 49°–51°E	4.7	74.2	545	-
Башкортастан	52°–56°N 54°–58°E	3.8	73.9	568	-
Алтай	48°–52°N 84°–90°E	3.5	72.9	429	-
Южная Якутия, р. Алдан	57°–60°N 124°–136 E	–5.2	72.7	733	-

Магадан, р. Омолон	64°–68°N 158°–161°E	–11.3	71.2	272	-
Чукотка, р. Анадырь	64°–66°N 170°–174°E	–20.1	80.1	370	-

признаков высота снежного покрова не учитывалась ввиду отсутствия данных из некоторых регионов.

Для анализа корреляции между промерами норок/черепов и макроклиматическими предикторами выбраны 4 основных показателя: длина и масса тела, кондилобазальная длина черепа (CBL) и скуловая ширина черепа (ZB). В данном случае взяты старые промеры норок Южной Якутии [Седалищев, Однокурцев, 2012], так как большинство сравниваемых промеров проведены более полувека назад. Промеры норок с о. Сахалин не были использованы для сравнения, так как, по словам автора [Беньковский, 1971], эти звери имели большие размеры в результате смешения диких норок с клеточными, сбывавшимися из хозяйств.

Вся статистическая обработка выполнена в программе Microsoft Excel. Диаграммы построены в программе Microsoft Excel по точечной диаграмме, чтобы можно было построить линейную аппроксимацию (упрощение исходных данных путем сглаживания и выстраивания их в общую тенденцию) и показать линию тренда.

Результаты

Экстерьерные признаки. Результаты морфометрии американских норок представлены в табл. 2. Анализируя таблицу, можно отметить, что наибольшая длина тела самцов и самок наблюдается на западе континента — у американской норки из Эстонии. Наименьшая длина тела отмечена у самцов из Башкирии и у самок из Ленинградской области. Наибольшая длина хвоста выявлена у самцов и самок норок Татарстана. Наименьший показатель этого признака принадлежит самцам и самкам норок из Южной Якутии (по старым промерам) [Седалищев, Однокурцев, 2012]. Следует отметить, что хвост современных норок Южной Якутии, по нашим данным, гораздо длиннее и уступает только татарским норкам. По массе тела самцы и

самки американских норок намного крупнее на западе (Великобритания, Эстония, Белоруссия), даже больше канадских. Почти вдвое меньше масса норок на востоке ареала в Южной Якутии. Масса тела норок уменьшается с запада на восток.

Корреляционный и регрессионный анализы длины тела. Зависимость длины тела американских норок от большинства макроклиматических предикторов для самцов и самок показала низкие коэффициенты корреляции (r_{xy}) и детерминации (R^2) (табл. 3), кроме влажности воздуха.

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и длиной тела норок:

- со среднегодовой температурой воздуха умеренную положительную связь у обоих полов $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.41$; $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.39$;

- со среднегодовой влажностью воздуха высокую положительную связь у самцов $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.72$ и заметную связь у самок $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.68$;

- с годовым количеством осадков умеренную положительную взаимосвязь у обоих полов $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.38$; $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.43$;

- со средней максимальной высотой снежного покрова заметную отрицательную связь у обоих полов $\hat{\sigma}r_{xy} = -0.63$; $\hat{\sigma}r_{xy} = -0.55$.

Оценка значимости коэффициента корреляции, проведенная по t-критерию, при критическом значении $t_k = 2.364$ ($\alpha=0.05$) признается несущественной во всех случаях, кроме связи длины тела самцов с влажностью воздуха ($\hat{\sigma}r_{xy} = 0.72$ и $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.68$), при котором $t_r = 2.75$.

Индекс детерминации во всех случаях низкий, кроме связи длины тела самца с влажностью воздуха, где он имеет среднее значение $\hat{\sigma}R^2 = 0.52$.

Множественный регрессионный анализ зависимости длины тела американских норок от четырех предикторов в совокупности по-

Таблица 2. Морфометрические показатели американской норки

Регион	Длина тела mean, SD, SE, min–max (mm), n		Длина хвоста mean, SD, SE, min–max (mm), n		Масса тела mean, SD, SE, min–max (g), n	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Великобритания, р. Темза [Macdonald, Harrington, Yamaguchi, Thom, Bagniewska, 2015]	429 SD = 26.6 370–500 n = 51	360 SD = 16.0 327–393 n = 39	–	–	1383 SD = 238.9 900–1900 n = 56	722 SD = 97 480–938 n = 37
Эстония, о. Хийумаа [Macdonald, Harrington, Yamaguchi, Thom, Bagniewska, 2015]	451 SD = 23.6 403–486 n = 9	381.6 SD = 15.9 355–406 n = 14	–	–	1200 SD = 159 940–1400 n = 8	739 SD = 116.7 14
Белоруссия, Белорусское поозерье [Mass: Kruska, Sidorovich, 2003; length: Sidorovich et al., 1999]	430 SD = 25.9 n = 42	370 SD = 12.2 n = 23	–	–	1276 900–2000 n = 50	715 440–930 n = 51
Ленинградская область, оз. Ладога [Данилов, Туманов, 1976]	404.0 SE = 12 332–603 n = 29	339.7 SE = 7.1 285–560 n = 11	182 SE = 3.5 140–212 n = 29	155.4 SE = 2.6 145–170 n = 11	1008.5 SE = 49.2 720–1793 n = 29	604.6 SE = 26.6 456–735 n = 11
Татарстан [Попов, 1949; наша статобработка]	424.5 SD = 17.3 SE = 3.87 390–460 n = 20	357.3 SD = 14.23 SE = 3.95 340–385 n = 13	197.15 SD = 12.43 SE = 2.78 175–215 n = 20	171.77 SD = 11.02 SE = 3.05 160–190 n = 13	975.25 SD = 138.6 SE = 30.99 630–1185 n = 20	550.77 SD = 115.57 SE = 32.05 410–780 n = 13
Башкортостан [Павлинин, 1962]	393 355–440 n = 16	348 320–393 n = 5	176 145–202 n = 16	152 142–170 n = 5	–	–
Алтай [Терновский, 1958]	395 340–450 n = 16	345 310–375 n = 9	184 156–205 n = 16	159 148–173 n = 9	–	–
Южная Якутия, р. Алдан [Седалищев, Однокурцев, 2012]	409 SE = 0.30 392–434 n = 18	348 SE = 0.40 334–372 n = 12	173 SE = 0.31 153–197 n = 18	149 SE = 0.46 125–172 n = 12	–	–
Южная Якутия [наши данные, 2018–2021]	403.61 SD = 16.36 SE = 2.03 370–440 n = 66	358.73 SD = 39.14 SE = 6.04 320–517 n = 42	193.93 SD = 16.6 SE = 2.16 147–225 n = 66	163.63 SD = 14.75 SE = 2.39 125–186 n = 38	687.9 SD = 166.1 SE = 35.4 450–1100 n = 22	404.52 SD = 137.42 SE = 38.11 140–620 n = 13
о. Сахалин [Беньковский, 1971]	430 390–480 n = 25	370 360–380 n = 16	191 170–202 n = 25	166 160–184 n = 16	–	–
Канада [Kruska, Sidorovich, 2003]	–	–	–	–	1126 595–1410 n = 41	624 430–858 n = 47

казал коэффициент детерминации $\hat{R}^2 = 0.65$; $\hat{R}^2 = 0.66$, что указывает на то, что 65–66% дисперсии длины тела норок можно объяснить климатическими показателями. В этой таблице множественный R равен $\hat{R}^2 = 0.8$, $\hat{R}^2 = 0.81$, что указывает на довольно сильную зависимость между предикторами и длиной тела норок.

Регрессионные модели массы тела в зависимости от переменных среды. Зависимость массы тела американских норок от среднегодовой температуры воздуха, среднегодовой влажности воздуха и максимальной высоты снежного покрова отражена на рис. 2.

Таблица 3. Зависимость длины тела американских норок от макроклиматических предикторов

Предикторы	Самцы		Самки	
	r_{xy}	R^2	r_{xy}	R^2
Среднегодовая температура воздуха	0.41	0.17	0.39	0.15
Среднегодовая влажность воздуха	0.72	0.52	0.68	0.46
Годовое количество осадков	0.38	0.15	0.43	0.18
Максимальная высота снежного покрова	-0.63	0.40	-0.55	0.30

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и массой тела норок:

— со среднегодовой температурой воздуха высокую положительную взаимосвязь $\sigma r_{xy} = 0.94$, $\phi r_{xy} = 0.88$, при этом коэффициент детерминации также высокий $\sigma R^2 = 0.87$; $\phi R^2 = 0.78$;

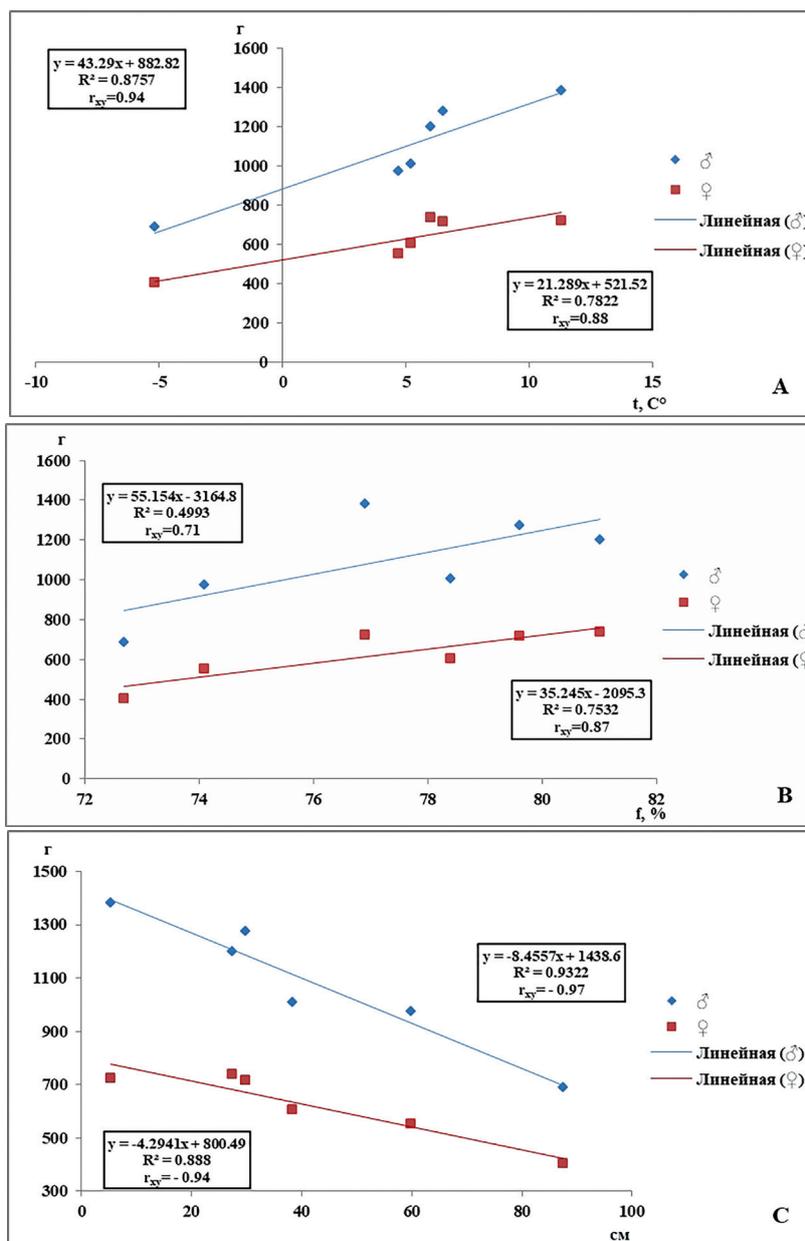


Рис. 2. Клинальная изменчивость массы тела самцов и самок американской норки в зависимости от среднегодовой температуры воздуха (А), среднегодовой влажности воздуха (В) и максимальной высоты снежного покрова (С). Прямая линия — линия тренда, рядом с линией — уравнение линии тренда (y), коэффициент детерминации (R^2) и коэффициент корреляции Пирсона (r_{xy}).

– со среднегодовой влажностью воздуха высокую положительную связь $\sigma r_{xy} = 0.71$, $\rho r_{xy} = 0.87$, при этом коэффициент детерминации средних и выше среднего $\sigma R^2 = 0.50$; $\rho R^2 = 0.75$;

– с высотой снежного покрова отрицательную сильную взаимосвязь $\sigma \rho r_{xy} = -0.97$, $\sigma \rho r_{xy} = -0.94$, при этом коэффициент детерминации также высок $\sigma R^2 = 0.93$; $\rho R^2 = 0.89$.

Оценка значимости коэффициента корреляции, осуществленная по t-критерию, при критическом значении $t_k = 2,364$ ($\alpha=0.05$) признается существенным во всех случаях, кроме связи массы тела самцов с влажностью воздуха, где $t_r = 2.008$.

Линии тренда на рис. 2 показывают тенденцию снижения массы тела при снижении среднегодовой температуры воздуха и влажности, а также при увеличении высоты снежного покрова с запада на восток.

Зависимость массы тела норок от годового количества осадков и у самцов, и у самок показала низкие коэффициенты корреляции и детерминации ($\sigma r_{xy} = -0.38$; $\rho r_{xy} = -0.13$; $\sigma R^2 = 0.15$; $\rho R^2 = 0.02$) и поэтому не отображена на рисунке.

Множественный регрессионный анализ зависимости массы тела американских норок от четырех предикторов в совокупности показал коэффициент детерминации $\sigma R^2 = 0.95$; $\rho R^2 = 0.98$, то есть 95–98% дисперсии массы тела норок можно объяснить климатическими факторами. В таблице множественный R равен $\sigma 0.97$, $\rho 0.99$, что показывает очень сильную линейную зависимость между предикторами и массой тела норок.

Краниометрические признаки. Результаты краниометрии американских норок представлены в табл. 4. Наибольшая кондиллобазальная длина черепа норок зафиксирована в Польше. Наименьшая кондиллобазальная длина черепа самцов норок зарегистрирована в Южной Якутии, самок — на Чукотке. Следует отметить, что в Канаде этот показатель также наименьший.

Скуловая ширина черепа с наибольшим показателем также отмечена в Польше. Наименьшие показатели данного признака имеют самцы норок из Алтая и самки из Чукотки.

Наибольшая посторбитальная ширина черепа выявлена у самцов польских норок и у

самок из Южной Якутии. Самая маленькая заглазничная ширина отмечается у самцов и самок американских норок из Тверской области.

Высота черепа норок оказалась выше на западе — в Польше. А самая низкая высота черепа у самцов из Ленинградской области и у самок из Чукотки.

Корреляционный и регрессионный анализы кондиллобазальной длины черепа. По промерам кондиллобазальной длины черепа норок есть общая тенденция к незначительному уменьшению показателя с запада на восток (см. табл. 4).

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и кондиллобазальной длиной черепа норок:

– со среднегодовой температурой воздуха у самцов заметную $\sigma r_{xy} = 0.55$, у самок высокую $\rho r_{xy} = 0.72$;

– со среднегодовой влажностью воздуха у самцов умеренную $\sigma r_{xy} = 0.32$, у самок слабую $\rho r_{xy} = -0.21$;

– с годовым количеством осадков у обоих полов умеренную $\sigma r_{xy} = 0.35$, $\rho r_{xy} = 0.50$.

Индекс детерминации во всех случаях низкий, кроме связи кондиллобазальной длины черепа самок с температурой воздуха, где он имеет среднее значение ($\sigma R^2 = 0.52$).

Оценка значимости коэффициента корреляции, осуществленная по t-критерию, при критическом значении $t_k = 2.306$ ($\alpha=0.05$) признается несущественной во всех случаях, кроме связи кондиллобазальной длины черепа самок с температурой воздуха, при которой $t_r = 2.75$.

Результаты множественного регрессионного анализа зависимости кондиллобазальной длины черепа американских норок от трех предикторов в совокупности показали, что коэффициент детерминации равны $\sigma R^2 = 0.41$; $\rho R^2 = 0.60$, то есть 41–60% дисперсии кондиллобазальной длины черепа норок можно объяснить климатическими факторами. Множественный R равен $\sigma 0.64$, $\rho 0.77$, что показывает заметную линейную зависимость между предикторами и кондиллобазальной длиной черепа норок.

Таблица 4. Краниометрия американской норки

Регион	CBL mean, SD, SE, min– max (mm)		ZB mean, SD, SE, min– max (mm)		POC mean, SD, SE, min– max (mm)		CSH mean, SD, SE, min– max (mm)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Польша, Восточная Померания [Taraska et al., 2015] n(♂) = 20, n(♀) = 12	769.02	61.94	40.25	34.85	13.20	11.80	24.10	21.57
Ленинградская область, оз. Ладога [Данилов, Туманов, 1976] n(♂) = 41, n(♀) = 16	66.6 SE = 0.10 62.2–75.0	59.0 SE = 0.46 55.2–64.2	38.2 SE = 0.21 36.0–41.8	33.4 SE = 0.31 30.9–35.2	12.8 SE = 0.17 10.5–14.4	11.9 SE = 0.17 10.8–13.0	23.2 SE = 0.2 20.2–25.0	21.0 SE = 0.24 19.4–22.9
Тверская область, Удомельский район [Кораблёв и др., 2012] n(♂) = 22, n(♀) = 9	67.33 SE = 0.36 63.55–69.50	59.03 SE = 0.91 56.45–60.55	39.01 SE = 0.25 36.6–40.5	33.39 SE = 0.29 32.55–34.60	12.26 SE = 0.24	11.73 SE = 0.20	23.51 SE = 0.20	21.13 SE = 0.25
Татарстан [Попов, 1949] n(♂) = 20, n(♀) = 19	68.6 SD = 1.93 SE = 0.43 65–71.5	60.81 SD = 1.48 SE = 0.34 57.9–63.2	39.07 SD = 1.92 SE = 0.44 36.3–42.4	33.99 SD = 1.07 SE = 0.25 32–36.8	12.96 SD = 0.89 SE = 0.2 11.9–15.4	11.95 SD = 0.98 SE = 0.25 10–14.1	23.96 SD = 0.78 SE = 0.17 22.1–25.3	21.36 SD = 0.71 SE = 0.16 20.4–22.5
Башкортостан [Павлинин, 1962] n(♂) = 16, n(♀) = 5	66.4 SE = 0.34 64.2–71.4	59.0 SE = 0.25 57.1–61.1	37.8 SE = 0.42 34.9–42.8	33.0 SE = 0.29 31.2–35.3	–	–	–	–
Алтай [Терновский, 1958] n(♂) = 16, n(♀) = 9	66,4 62.1–72.6	59,3 57.0–61.6	37,1 35.0–41.4	32,8 31.2–34.4	–	–	–	–
Южная Якутия, р. Алдан [Седалищев, Однокурцев, 2012] n(♂) = 18, n(♀) = 12	65.8 SE = 0.45 62.9–68.3	58.8 SE = 0.48 56.3–61.8	38.9 SE = 0.51 34.9–42.6	33.6 SE = 0.59 30.6–36.8	–	–	23.7 SE = 0.22 21.9–25.1	21.5 SE = 0.32 19.6–22.8
Южная Якутия, р. Алдан [наши данные, 2018–2021] n(♂) = 53, n(♀) = 30	67.15 SD = 2.75 SE = 0.40 61.2–73.3	59.79 SD = 1.76 SE = 0.33 56.2–63.9	38.64 SD = 2.35 SE = 0.34 32.3–44.9	33.29 SD = 1.39 SE = 0.26 31.2–36.0	12.42 SD = 0.82 SE = 0.12 10.0–14.1	12.15 SD = 1.93 SE = 0.36 9.4–21.1	23.59 SD = 2.13 SE = 0,31 12.4–29.2	21.28 SD = 0.86 SE = 0.16 19.2–22.9
Магадан, р. Омолон [Чернявский, 1984] n(♂) = 14, n(♀) = 10	66.0 SE = 0.48 63.2–68.0	59.2 SE = 0.61 57.1–62.2	37.7 SE = 0.39 35.2–40.0	32.9 SE = 0.59 30.1–36.2	–	–	23.6 SE = 0.21 22.3–24.8	21.4 SE = 0.35 19.9–23.5
Чукотка, р. Анадырь [Чернявский, 1984] n(♂) = 17, n(♀) = 15	66.5 SE = 0.54 62.3–68.1	57.0 SE = 0.37 55.0–59.6	38.1 SE = 0.32 35.8–40.0	31.6 SE = 0.29 30.0–33.6	–	–	23.6 SE = 0.2 22.1–25.3	19.9 SE = 0.14 19.1–21.5
Канада, Северная и Центральная Онтарио [Tamlin et al., 2009] n(♂) = 65, n(♀) = 35	64.3 SD = 2.45 59.4–69.9	58.1 SD = 2.16 54.7–65.6	–	–	12.5 SD = 0.70 11.2–14.1	11.9 SD = 0.69 10.1–12.8	–	–

Корреляционный и регрессионный анализы скуловой ширины черепа. По промерам скуловой ширины черепа норок также есть общая тенденция к незначительному уменьшению показателя с запада на восток, которая в данном случае ярче выражена у самок (см. табл. 4).

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и скуловой шириной черепа норок:

– со среднегодовой температурой воздуха у самцов умеренную $\hat{r}_{xy} = 0.39$, у самок высокую $\hat{r}_{xy} = 0.79$;

– со среднегодовой влажностью воздуха у самцов умеренную $\hat{r}_{xy} = 0.30$, у самок она отсутствует $\hat{r}_{xy} = -0.08$;

– с годовым количеством осадков у самцов и у самок заметную $\hat{r}_{xy} = 0.57$; $\hat{r}_{xy} = 0.61$.

Коэффициенты детерминации во всех случаях низкие: $R < 0.3$.

Оценка значимости коэффициента корреляции, осуществленная по t -критерию, при критическом значении $t_k = 2.306$ ($\alpha=0.05$) признается несущественной во всех случаях, кроме связи скуловой ширины черепа самок с температурой воздуха, при которой $t_r = 3.4$.

Множественный регрессионный анализ зависимости скуловой ширины черепа американских норок от трех предикторов в совокупности показал коэффициент детерминации $\hat{R}^2 = 0.47$; $\hat{R}^2 = 0.71$ указывает на то, что 47–71% дисперсии скуловой ширины черепа норок можно объяснить климатическими переменными. Множественный R равен $\hat{R} = 0.68$, $\hat{R} = 0.84$, что указывает на довольно сильную линейную зависимость между предикторами и скуловой шириной черепа норок.

Обсуждение

Из результатов проведенных исследований вытекает, что на изменения размерных показателей американской норки влияют как пространственные, так и временные факторы одновременно.

В Евразии с запада на восток постепенно увеличивается континентальность климата, при этом происходит снижение среднегодовой температуры, влажности воздуха и уве-

личение количества осадков, а также максимальной высоты снежного покрова, что отражено в табл. 1.

Следует отметить, что макроклиматические факторы — ключевой фактор в изменчивости морфологических признаков животных, в том числе американской норки, и не только в прямой взаимосвязи, но и в косвенной. Одним из основных факторов, влияющих на размер животных, в настоящее время считают доступность и обилие кормовых ресурсов [McNab, 2010; Meiri, Yom-Tov, Geffen, 2007; Yom-Tov, Geffen, 2011], которые также тесно связаны с климатическими условиями.

Сезон охоты на норку приходится на осенне-зимний период во всех местах ее исследований. Исходя из этого, скорее всего, взвешивание норок происходило в этот период года, а отсюда масса тела характеризует предзимнее состояние популяций американской норки. По массе тела самцы и самки норки намного крупнее на западе (Великобритания, Эстония, Белоруссия). Почти вдвое меньше масса норок на востоке континента — в Южной Якутии. По итогу исследований отмечена тенденция постепенного снижения массы тела норок с запада на восток Евразии. Результаты корреляционного и регрессионного анализа четырех морфометрических показателей норок показывают, что масса тела наиболее значимо коррелирует со всеми выбранными макроклиматическими факторами, 95–98% дисперсии массы тела норок можно объяснить климатическими факторами. При этом влажность воздуха является важным предиктором массы тела для обоих полов относительно других предикторов. При 60% относительной влажности воздуха наряду с высокой температурой воздуха отмечается напряжение процесса метаболизма у клеточных американских норок, при 80% относительной влажности отмечается снижение общей устойчивости их организма [Газизов, Ахметов, 1991]. Клеточные американские норки при воздействии температур выше 29 °С и высокой относительной влажности становились беспокойными, но не испытывали такого дискомфорта при температурах, близких к 0 °С [Farrell, Wood, 1968]. Тем не менее, принимая во внимание малую выборку

усредненных показателей по массе тела норок ($n = 6$), этот факт требует дополнительных исследований и подтверждений. Отсутствие данных по массе тела норок из Евразии на промежутке долготы от 60° до 120° в. д. не дает полноты картины.

Остальные промеры норок редко значимо коррелируют с выбранными предикторами, к таким относятся: длина тела самцов со среднегодовой влажностью воздуха, кондилобазальная длина и скуловая ширина черепа самок со среднегодовой температурой воздуха.

Множественный регрессионный анализ зависимости кондилобазальной длины и скуловой ширины черепа американских норок от трех предикторов показал, что около 40–71% дисперсии кондилобазальной длины и скуловой ширины черепа норок можно объяснить климатическими факторами. При этом годовое количество осадков является важным предиктором кондилобазальной длины черепа норок для обоих полов относительно других предикторов. Среднегодовая температура воздуха является важным предиктором скуловой ширины черепа для самцов относительно других предикторов, а для самок значима среднегодовая влажность воздуха. Однако, по экспериментальным данным В.З. Газизова и И.З. Ахметова [1991], самки клеточных норок лучше переносят температурно-влажностные нагрузки, чем самцы.

Сравнительный анализ показал флуктуирующее уменьшение всех указанных выше размеров тела и черепа американских норок с запада на восток. В этом же направлении уменьшается температура воздуха. Такая прямая взаимосвязь параметров противоречит правилу Бергмана. Противоречие правилу Бергмана наблюдается и у других видов [Корытин, Госьков, 2024; Clauss, Dittmann et al., 2013; Meiri, Dayan, 2003; Meiri, Dayan, Simberloff, 2004; Virgo's, Kowalczyk, Trua, 2011]. Считается, что морфологические изменения по правилам Бергмана и Аллена могут быть утрачены или даже обратимыми при относительно низких и чрезвычайно высоких температурах окружающей среды [Tabh, Nord, 2023]. К тому же американская норка была интродуцирована в Евразии в относительно недавнем прошлом, и говорить о при-

менении правила Бергмана к ней, возможно, слишком рано. По правилу Бергмана морфологические изменения интродуцированных видов происходят в течение продолжительного времени. Также следует принять во внимание, что правило Бергмана в основном рассматривается в широтном направлении, а не в долготном, как в нашем случае.

В то же время не стоит упускать из виду тот факт, что в европейских странах и западных регионах России во второй половине прошлого века было развито клеточное норководство. Частые побеги из звероферм норок, которые прошли селекционный отбор на укрупнение, вполне могли способствовать последующему укрупнению диких норок в той части его ареала.

Можно предположить, что за период времени после интродукции норок в Евразии произошли внутривидовые морфологические изменения, приведшие к укрупнению норок. Измерения тела и черепа якутских норок, отловленных в 1970–1980-х годах [Седалищев, Однокурцев, 2012], не сходятся с нашими промерами норок, отловленных в 2017–2019 годах (см. табл. 1, 2). Аналогичное увеличение размеров тела или черепа в течение XX в. характерно для ласки *Mustela nivalis* [Yom-Tov et al., 2010b], горностаия *Mustela erminea* [Yom-Tov et al., 2010b; Meiri et al., 2009], американской куницы *Martes americana* [Yom-Tov et al., 2008], выдры *Lutra lutra* [Yom-Tov et al., 2010a], европейского барсука *Meles meles* [Yom-Tov et al., 2003], волка *Canis lupus* [Раменский и др., 1983; Раменский и др., 1985], обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* [Yom-Tov et al., 2003; Yom-Tov et al., 2012; Yom-Tov et al., 2013] [цит. по: Korytin, 2018]. По мнению Н.П. Кораблёва [2016], эффект расселения видов вызывает стресс в интродуцируемых популяциях, который проявляется на уровне тенденции увеличения флуктуирующей асимметрии морфологических признаков черепов. Возможно, это формируется в процессе натурализации вида в зоне расселения за большой промежуток времени.

По нашим промерам, хвост современной американской норки Якутии длиннее на 10.8% (♂) и 8.9% (♀) хвоста норки, обитавшей в этом регионе 1970–1980-х годах. Воз-

можно, адаптация к экстремальным условиям в этом участке ареала привела к удлинению хвоста американской норки. Хвост современных норок Южной Якутии, по нашим данным, гораздо длиннее промеров хвостов норок из других мест обитаний и уступает только норкам из Татарстана. Но в этом случае стоит отметить, что промеры из других регионов 50–70-летней давности. Вполне возможно, что и в других регионах в настоящее время могли произойти изменения в экстерьерных параметрах норок.

Причиной изменчивости каудального отдела тела норок могут быть как терморегуляционные мотивы, так и локомоторные. Через хвост у полуводных млекопитающих происходит терморегуляция. При переохлаждении организма кровеносные сосуды в хвосте закрываются, тем самым сохраняется тепло, и обратный процесс наблюдается при перегреве организма [Калугин, Федорова, 2013]. Также хвост млекопитающих служит покрытием или подстилкой при отдыхе в холодное время, что весьма актуально в северных условиях.

Возможно, удлинение данного локомоторного органа связано с продолжительным пребыванием вида в водной среде и от его пищевой ориентации.

В европейской части континента, по данным разных авторов, амфибии составляют значительную часть питания американских норок, особенно в зимне-весенний период года (27.8–57.8%) [Братчиков, 2010; Данилов, Туманов, 1976; Пикулик, Сидорович, 1991; Савонин, Филипьев, 2014; Савонин, Шляхтин, Филипьев, 2015; Сидорович, 1995; Сокольский, 1998; Туманов, Смелов, 1980; Sidorovich, Polozov, Zalewski, 2010]. Плотность населения земноводных, как пойкилотермных животных, напрямую зависит от общей теплообеспеченности территории и поэтому уменьшается к северу [Равкин, Вартапетов и др., 2003]. В европейской части видовое разнообразие амфибий шире, и плотность населения земноводных составляет в Белоруссии примерно от 50–500 до 3000 экз. [Асипчик, Чернецкая, 2019; Пикулик, Сидорович, 1991] на 1 га и в Среднем Поволжье от 120 до 3600 особей на 1 га [Файзулин, 2022].

В Якутии их разнообразие и плотность населения намного ниже: дальневосточная лягушка — 5–8 экз. на 1 га, остромордая лягушка — 11–19 экз. на 1 га, сибирская лягушка — 50–400 экз. на 1 га [Седалищев, Бекенёва, 2004]. При этом два первых вида являются здесь редкими и занесены в Красную книгу Республики Саха (Якутия), как уязвимые виды [Красная книга Республики Саха (Якутия), 2019]. В горных участках региона, где обитает американская норка, плотность населения земноводных еще ниже. Остромордая лягушка в Якутии зимует, в основном зарываясь на дне глубоких озер с мощным слоем придонных органо-илистных отложений (до 1 м и более) [Белимов, Седалищев, 1979]. Данный факт затрудняет добычу его норкой. Сибирская лягушка зимует в непроточных мелких пойменных водоемах, где недостаток кислорода и которые в Якутии при сильных холодах могут промерзнуть до дна [Ларионов, 1974], при этом сибирские лягушки приспособились находиться в условиях глубокой гипоксии [Берман, Булахова, Балан, 2017] и перезимовывать, зарываясь в ил на дне озера [Соломонова, Седалищев, Однокурцев, 2011]. Норки в таких водоемах зимой не селятся.

В некоторых участках ареала американской норки (например, северо-запад России, Южный Урал) основной кормовой объект — мелкие млекопитающие (32.3–64.9%) [Братчиков, 2010; Данилов, Туманов, 1976; Киселева, 2014; Киселева, 2016; Kiseleva, 2012]. В Якутии добыча данного кормового объекта в снежное время года затруднительна ввиду глубокого снежного покрова (60–80 см), который лежит здесь с октября до конца апреля. Норки плохо приспособлены к передвижению по глубокому снегу. Весовая нагрузка на единицу площади опоры у них значительно больше, чем у наземных хищников их семейства [Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1995]. Относительно холодные значения температуры воздуха в Якутии в зимний период (до 50 °С) заставляют норку не вылезать из-под льда, где показатель температуры выше. При понижении температуры воздуха ниже –25 °С следы деятельности норок не отмечаются [Попов, 1949; Владимиров, 1940]. Такие кормовые объекты норки, как водяная полевка и ондатра,

обитают только в северной периферии ареала американской норки в Якутии (Центральная Якутия), в горных участках р. Алдан (Южная Якутия), где сосредоточены основные местообитания американской норки, они отсутствуют или встречаются изредка.

Таким образом, основной кормовой объект американской норки в Якутии — рыба (91.5%) [Седалищев, Однокурцев, 2012]. В рассмотренных нами полных желудках норок ($n = 7$) рыба составила 57.1%, полевки — 28.6% и растительность — 14.3%. В нашем случае учесть обилие кормовых ресурсов норки довольно сложно, принимая во внимание, что и рыбные ресурсы, и обилие мелких млекопитающих очень изменчивы по годам. Тем не менее следует отметить, что биомасса рыбных ресурсов уменьшается при снижении температуры воды и при сокращении продолжительности теплого периода года. В суровых зимних условиях Якутии многие рыбы зимуют в ямах на дне водоемов, где температура воды гораздо выше и достаточно кислорода. В период сильных холодов, который в Якутии растягивается на четыре месяца, метаболизм у многих рыб замедляется, и рыбы становятся менее активными. Эти факты создают благоприятные условия для добычи рыбы норкой.

Стоит подчеркнуть, что в зимний период года основу питания американских норок Тартарстана, имеющих самый длинный хвост из всех исследованных норок, составляет рыба (45,5%) [Попов, 1949].

В Якутии американская норка обитает в горных речках с сильным течением (2–8 м/с), которые в весеннее половодье сильно разливаются и в зимнее время образуют полыньи. Вполне вероятно, что и борьба с сильным течением может повлечь значительное усиление хвоста.

Как видим, из-за отсутствия альтернативы кормовая ориентация американской норки в Якутии в основном нацелена на добычу рыбы, причем в реках с сильным течением. Вполне возможно, это обстоятельство впоследствии способствовало появлению морфологической адаптации в виде удлинения хвоста, так как хвост играет роль руля при маневрировании в толще воды, тем самым ускоряя плава-

ние. Исходя из этих причин, правило Аллена в данном случае может не соблюдаться.

Кондилобазальная длина черепа современной американской норки Якутии больше на 2% (♂) и 1.5% (♀) таковой норки, обитавших в Якутии 50 лет назад. Такие временные изменения признаков черепа отмечены также у выдры (*Lutra lutra*) в Швеции: увеличение скуловой ширины черепа и массы тела составило 3.5% и 32.2% соответственно между 1962 и 2008 гг. [Yom-Tov et al., 2010]. Необходимо отметить, что для лисицы и волка во второй половине XX в. во многих популяциях Евразии, включая европейскую территорию России (вплоть до Урала) и Дальний Восток, исследователи отмечали тенденцию увеличения размеров, в первую очередь длины черепа [Юдин, 1986; Кoryтин, Госьков 2016; Yom-Tov, Yom-Tov, 2012; Goskov, Korytin, 2016, цит. по: Кораблёв, 2018]. Увеличение средних значений краниометрических признаков лисиц выявлено на Среднем Урале [Goskov, Korytin, 2016]. Также было подтверждено статистически, что за три десятилетия на территории Тверской области хронографическая изменчивость лисицы (*Vulpes vulpes*) достоверно присутствует [Кораблёв и др., 2018]. По данным отдельных авторов, хронографическая изменчивость размеров преобладала над географической [Goskov, Korytin, 2016].

По В.А. Лобкову [2023] увеличенные размеры черепа лисицы и волка наблюдаются на фазах выхода из депрессии численности и начала ее роста, хронографические изменения размеров черепа крапчатого суслика и лисицы коррелируют с изменениями показателей размножения и численности. По его мнению, вероятной причиной хронографических изменений является соматический гетерозис, обусловленный в естественных условиях обитания чередованием преобладающих типов спаривания (аутбридинг и инбридинг).

Следует принимать во внимание климатические изменения, произошедшие в течение существования американской норки в России, и последствия этих изменений. По мнению Н.С. Кoryтина [2018] увеличение размеров черепа тесно связано с увеличением среднегодовой температуры, то есть с глобальным потеплением.

В Южной Якутии изменение среднегодовой температуры за период 1960–2010 гг. составило 1.0° [Кириллина, 2013], за период 1966–2020 гг. — около 2.4° [Ананичева и др., 2021]. Особенно четко потепление климата прослеживается после 1980-х годов [Пучнин, Якутин, 2008; данные станции: Джикимда https://data.giss.nasa.gov/cgi-bin/gistemp/stddata_show_v4.cgi?id=RSM00030089&ds=14&dt=1]. Потепление климата осуществилось за счет роста зимних температур. На территории Южной Якутии также отмечается повышение количества выпадающих атмосферных осадков [Кириллина, 2013]. Эти факты привели к относительному удлинению осени и весны, усилению весенних паводков, позднему ледоставу и раннему вскрытию рек в Якутии, что также немаловажный фактор для полуводного животного.

Ареал американской норки в Якутии после интродукции в течение полувека расширился в северо-восточном направлении примерно на 150 000 кв. км. Кроме того, после интродукции американской норки в Якутии последующие 35 лет шло постепенное увеличение численности. В середине 1970-х годов насчитывалось примерно 900 особей. Через 10 лет в середине 1980-х годов ее численность увеличилась в 2,8 раза и насчитывала около 2500 особей. Еще через 10 лет в 1990-е годы ресурсы норки увеличились до 4000 особей. К 2000 году численность норки достигла около 5600 особей [Степанова и др., 2023].

Далее численность вида стабилизировалась и держится на этом уровне с некоторыми колебаниями по годам, исключая 2005 и 2018 гг., когда наблюдалось резкое увеличение количества встреченных следов норки в два раза. Это не может быть погрешностью учетных работ, так как увеличение количества учтенных следов норки в эти годы было зарегистрировано во всех районах, где обитает норка.

Резкое увеличение численности американской норки в Якутии, как это произошло у интродуцированной ондатры, не наблюдалось. Главными лимитирующими факторами для резкого увеличения численности американской норки и усиленного расширения его ареала на север в Центральную Якутию явля-

ются: 1) недостаточное количество благоприятных мест для зимовки; 2) широкое развитие налелей; 3) высокие летние паводки в период рождения детенышей и лактации.

Гипотетически можно предположить, что потепление климата привело к улучшению условий продуцентов, которые по пищевой цепочке улучшили кормовую базу американской норки и создали условия для ее укрупнения. По Н.П. Кораблёву [2020] следует учитывать силу влияния географического (пространственного) фактора и хронографической изменчивости в совокупности, так как они определяют пространственно-временную внутриволюционную динамику морфологического разнообразия.

Выводы

Проведенные исследования выявили устойчивую тенденцию географической изменчивости морфометрических и краниометрических признаков американской норки в Евразии. С запада на восток уменьшались длина и масса тела, кондиллобазальная длина и скуловая ширина черепа.

Пространственная изменчивость американской норки Евразии, возможно, определена прямым и косвенным влиянием макроклиматических факторов, влиянием их на первичную продуктивность, а также популяционными процессами, сопровождающими расширение ареала интродуцента.

По результатам корреляционного анализа масса тела американской норки Евразии значимо коррелирует со среднегодовыми значениями температуры и влажности воздуха, а также с максимальной высотой снежного покрова.

Корреляция длины тела, кондиллобазальной длины и скуловой ширины черепа американских норок с макроклиматическими предикторами почти во всех случаях мало значима, кроме длины тела самцов со среднегодовой влажностью воздуха, кондиллобазальной длины и скуловой ширины черепа самок со среднегодовой температурой воздуха. В корреляции наименее значимо из всех предикторов — годовое количество осадков.

Во временном аспекте в течение 40–50 лет у американских норок, обитающих в экс-

тремальных зимних температурных условиях Якутии, отмечается удлинение хвоста и увеличение кондиллобазальной длины черепа у обоих полов. Хронографическая изменчивость морфологических размеров американской норки, скорее всего, основана на макроклиматических изменениях и кормодобывающих адаптациях. В данном случае наблюдается увеличение выступающих частей тела американских норок, обитающих в условиях Якутии.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Ананичева М.Д., Литвиненко Т.В., Филиппова В.В. Изменение климата в Республике Саха (Якутия) и его влияние на население: инструментальные измерения и наблюдения местных жителей // Географическая среда и живые системы. 2021. № 3. С. 6–21. DOI: 10.18384/2712-7621-2021-3-6-21

Аргунов А.В. Чужеродные виды териофауны Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 20–38. DOI: 10.1134/S2075111718040033

Асипчик М.Н., Чернецкая А.Г. Биотопическое распределение земноводных на территории Республики Беларусь // Сахаровские чтения 2019 года: экологические проблемы XXI века: материалы 19-й Международной научной конференции, 23–24 мая 2019 г., г. Минск, Республика Беларусь: в 3 ч. / МГЭИ им. А. Д. Сахарова БГУ. Минск: ИВЦ Минфина, 2019. Ч. 2. С. 141–143.

Белимов Г. Т., Седалищев В. Т. К биологии остромордой лягушки, обитающей в Якутии // Экология. 1979. № 5. С. 92–95.

Беньковский Л.М. К характеристике американской норки (*Mustela vison* Schr.) о. Сахалина // Вестник зоологии. 1971. № 2. С. 31–37.

Берман Д.И., Булахова Н.А., Балан И.В. Самая сибирская лягушка // Природа. 2017. № 8. С. 3–14.

Братчиков Д.Н. Биология и экология европейской и американской норки // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2010. № 2. С. 6–10.

Владимиров К.А. Американская норка в Иркутской области. Иркутск: Иркутское областное издательство, 1940. 50 с.

Газизов В.З., Ахметов И.З. Эндокринный статус млекопитающих при физиологических и экстремальных нагрузках. Киров: ВНИИОЗ, 1991. - 172 с.

Госьков А.М., Корягин Н.С. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. 2016. № 6. С. 468–471. DOI: 10.7868/S0367059716060068

Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука, 1976. 256 с.

Дубинин Е.А. Американская норка (*Mustela vison* Scireber, 1777) севера Дальнего Востока России (акклиматизация, экология и промысловое значение): автореферат дис. ... кандидата биологических наук. Магадан, 1996. 22 с.

Калугин Ю.А., Федорова О.И. Морфофизиологические особенности наземных и окловодных пушных зверей // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2013. Т. 214, № 2. С. 203–207.

Кириллина К.С. Современные тенденции изменения климата Республики Саха (Якутия) // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2013. № 30. С. 69–77.

Киселева Н.В. Изменчивость рациона американской норки *Neovison vison* на водоемах Ильменского заповедника // Экология. 2014. № 4. С. 317–320. DOI: 10.7868/S0367059714040064

Киселева Н.В. Структура и динамика трофического спектра американской норки (*Neovison vison*) на Южном Урале // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 65–71. DOI: 10.15372/SEJ20160107

Кораблёв Н.П. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки: автореф. дис. ... на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. 2016. 40 с.

Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Дикарёв С. В. Внутрипопуляционный полиморфизм симпатричных псовых (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): краниометрические данные // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 17–39. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10482

Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Морфо-генетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56. DOI: 10.1134/S2075111713010050

- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв А.П., Кораблёв П.Н., Зиновьев А.В., Жагарайте В.А., Туманов И.Л. Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной в центре Европейской части России // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, № 9. С. 1175–1188. DOI: 10.1134/S0044513418090064
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 30–54. DOI: 10.1134/S207511171501004X
- Кораблёв Н.П., Савельев А.П., Пузаченко Ю.Г. Факторы полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евразийского бобра (*Castor fiber*, *Castoridae*, *Rodentia*) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 2. С. 241–258. DOI: 10.7868/S0044513414120095
- Корытин Н.С. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX века // Экология. 2018. № 1. С. 60–65. DOI: 10.7868/S0367059718010079
- Корытин Н.С., Госьков А.М. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 191.
- Корытин Н.С., Госьков А.М. Изменчивость размеров черепа обыкновенной лисицы вдоль Уральского меридиана: правило Бергмана или правило оптимума? // Экология. 2024. № 1. С. 56–64. DOI: 10.31857/S367059724010069
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / отв. ред. Н.Н. Винокуров. М.: Наука, 2019. 270 с.
- Ларионов П.Д. Размножение сибирской лягушки (*Rana cruenta*) в окрестностях Якутска // Зоологический журнал. 1974. Т. LIII, вып. 5. С. 804–806.
- Лобков В.А. О закономерностях и причине хронографической изменчивости морфологических признаков у некоторых видов млекопитающих: отряды *Rodentia* и *Carnivora* // Зоологический журнал. 2023. Т. 102, № 10. С. 1172–1188. DOI: 10.31857/S0044513423100069
- Павлинин В.Н. Материалы по изменчивости американской норки на Урале // Тр. ин-та биол. УФ АН СССР. Вып. 2: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. С. 97–119.
- Пикулик М.М., Сидорович В.Е. Оценка структурно-функциональных отношений популяций полуводных хищников и амфибий Белоруссии // Экология. 1991. № 6. С. 28–36.
- Попов В.А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison Br.*) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР // Труды Казанского филиала Академии наук СССР. Серия: Биологические и сельскохозяйственные науки. Вып. 2. Казань: Издательство Казанского филиала Академии наук СССР, 1949. 143 с.
- Пучнин А.Н., Якутин М.В. Изменение климата Центральной Якутии в XX веке и эволюция аласных экосистем // Гео-Сибирь. 2008. Т. 3, № 2. С. 119–124.
- Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Блинов В.Н., Жуков В.С., Добротворский А.К., Блинова Т.К., Стариков В.П., Ануфриев В.М., Торопов К.В., Соловьев С.А., Тертицкий Г.М., Шор Е.Л. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2003. № 5. С. 603–610.
- Раменский С.Е., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983. С. 92–102.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г. и др. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в. // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
- Савонин А.А., Филипьев А.О. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison Schreber, 1777*) на территории Волгоградского водохранилища // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, № 2. С. 201–208.
- Савонин А.А., Шляхтин Г.В., Филипьев А.О. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison Schreber, 1777*) в прибрежной зоне р. Большой Иргиз // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2015. Т. 15, № 3. С. 95–102. DOI: 10.18500/1816-9775-2015-15-3-95-102
- Саловаров В.О., Ивонин Ю. В., Водопьянов Б. Г., Кузнецов Д. В. Методика определения возраста американской норки по развитию костей черепа // Вестник ИГСА. 1997. № 4. С. 17–19.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Седалищев В.Т., Бекенёва Г.Н. К экологии амфибий и рептилий юго-западной Якутии // Самарская Лука: Бюллетень. 2004. № 15. С. 330–338.
- Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. К экологии американской норки (*Neovison vison Schreber, 1777*) Южной Якутии // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 302–310.
- Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. Минск: Ураджай, 1995. 191 с.
- Сокольский С.М. *Mustela (Lutreola) vison*, американская норка // Фауна европейского Северо-востока России. Млекопитающие. Китообразные. Хищные. Парнопадные. Т. II. Ч. 2. СПб.: Наука, 1998. С. 167–169.
- Соломонова Т.Н., Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. Сибирская лягушка (*Rana amurensis Bulenger, 1886*) в Якутии // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. XVIII, № 1. С. 93–98.
- Степанова В.В., Мамаев Н.В., Сидоров М.М., Охлопков И.М. Американская норка (*Neovison vison*) в Якутии: морфология, распространение, численность // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 184–195. DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-184-195 [Stepanova V.V., Mamaev N.V., Sidorov M.M., Okhlopkov I.M. American Mink (*Neovison vison*) in

- Yakutia: Morphology, Distribution, Abundance. Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14, No. 4. P. 634–644. DOI: 10.1134/S207511172304015X
- Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison Briscon*) на Алтае. Новосибирск: Новосиб. книж. изд-во, 1958. 138 с.
- Туманов И.Л., Смелов В.А. Кормовые связи куньих на северо-западе РСФСР // Зоологический журнал. 1980. Т. 59, вып. 10. С. 1536–1544.
- Файзулин А.И. Земноводные Среднего Поволжья: фауна и экология. 2-е изд. испр. и доп. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2022. 196 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Петросян В.Г. Самые опасные инвазионные околотоводные млекопитающие России: ансамблевые модели пространственного распространения // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16, № 2. С. 238–271. DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-238-271 [Khlyap L.A., Warshavsky A.A., Dergunova N.N., Osipov F.A., Petrosyan V.G. The Most Dangerous Invasive Near-Water Mammals in Russia: Ensemble Models of Spatial Distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14. No. 3. P. 457–483]. <https://doi.org/10.1134/S2075111723030104>
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего Северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Охлопков И.М. Интродукция млекопитающих в Якутии: анализ результативности, перспектив и негативных последствий // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 4. С. 134–156. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-134-156
- Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.
- Clauss M., Dittmann M.T., Müller D.W.H., Meloro C., Codron D. Bergmann's rule in mammals: a cross-species interspecific pattern // Oikos. 2013. Vol. 122 (10). P. 1465–1472.
- Goskov A.M., Korytin N.S. Changes of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) during the second half of the 20th century in the Middle Urals and Neighboring regions // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47 (6). P. 568–571. DOI: 10.1134/S1067413616060060
- Farrell D.J., Wood A.J. The nutrition of the female mink (*Mustela vison*). I. The metabolic rate of the mink. 1968. Vol. 46, No 1. P. 47–52.
- Kiseleva N.V. Trophic and spatial relationships of the pine marten (*Martes martes*) and American mink (*Neovison vison*) on mountain rivers of the Southern Urals // Biology Bulletin. 2012. Vol. 39. P. 634–639. DOI: 10.1134/S1062359012070059
- Korytin N.S. Increase in skull size of red fox (*Vulpes vulpes*) in the second half of the XX century in Northeastern Europe // Russian Journal of Ecology. 2018. Vol. 49, No 1. P. 75–79. DOI: 10.1134/S1067413618010095
- Kruska C.T., Sidorovich V.E. Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison Schreber, 1777*) of Canadian and Belarus origins taxonomic status // Mamm. Boil. 2003. V. 68(5). P. 257–276. DOI: 10.1078/1616-5047-00095
- Macdonald D., Harrington L.A., Yamaguchi N., Thom M.D.F., Bagniewska J.M. Biology, ecology and reproduction of the American mink *Neovison vison* on lowland farmland // Wildlife conservation on farmland. Vol. 2: Conflict in the countryside. 2015. P. 126–147. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198745501.003.0006
- McNab K. B. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule // Oecologia. 2010. V. 164(1). P. 13–23. DOI: 10.1007/s00442-010-1621-5
- Meiri S., Dayan T. On the validity of Bergmann's rule // Journal of Biogeography. 2003. V. 30. P. 331–351. DOI: 10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Carnofores, biases and Bergmann's rule // Biol. J. Linn. Soc. 2004. V. 81. P. 579–588. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00310.x
- Meiri S., Guy D., Dayan T. et al. Global change and carnivore body size: data are stasis // Glob. Ecol. Biogeogr. 2009. Vol. 18, No 2. P. 240–247. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2008.00437.x
- Meiri Sh., Yom-Tov Y., Geffen E. What determines conformity to Bergmann's rule? // Global Ecology and Biogeography. 2007. V. 16 (6). P. 788–794. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00330.x
- Sidorovich V.E., Kruuk H., Macdonald D.W. Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe. Journal of Zoology. 1999. 248(4). 521–527. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1999.tb01051.x
- Sidorovich V.E., Polozov A.G., Zalewski A. Food niche variation of European and American mink during the American mink invasion in north-eastern Belarus // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 2207–2217. DOI: 10.1007/s10530-009-9631-0
- Tabh J.K.R., Nord A. Temperature-dependent Developmental Plasticity and Its Effects on Allen's and Bergmann's Rules in Endotherms // Integrative and Comparative Biology. 2023. Vol. 0. P. 1–14. DOI: 10.1093/icb/icad026
- Tamlin A. L., Bowman J., Hackett D. F. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // Wildl. Biol. 2009. Vol. 15, No 3. P. 266–277. DOI: 10.2981/08-004
- Taraska M., Sulik M., Lasota B. Comparison of the craniometric parameters of wild and farm American mink (*Mustela vison*) // Folia Morphologica. 2015. Vol. 75, No 2. P. 251–256. DOI: 10.5603/FM.a2015.0092
- Virgos E., Kowalczyk R., Trua A. et al. Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis // Journal of Biogeography. 2011. V. 38. P. 1546–1556. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02512.x
- Wiig Ø. Sexual dimorphism in the skull of minks *Mustela vison*, badgers *Meles meles* and otters *Lutra lutra* // Biological Journal of Linnean Society. 1986. No 87. P. 163–179.
- Yom-Tov Y., Geffen E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: Probable causes and pitfalls // Biol. Rev. 2011. Vol. 86 (2). P. 531–541. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x

- Yom-Tov Y., Roos A., Mortensen P., Wiig Ø., Yom-Tov S. and Heggberget T.M. Recent changes in body size of the Eurasian otter *Lutra lutra* in Sweden // *AMBIO*. 2010a. No 39. P. 496–503. DOI: 10.1007/s13280-010-0074-8
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Angerbjorn A. Body size of the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *M. erminea* in Sweden // *Mamm. Biol. – Zeitschrift für Säugetierkd.* 2010b. Vol. 75, No 5. P. 420–426. DOI: 10.1016/j.mambio.2009.06.003
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagøe H. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: An effect of improved diet? // *Evol. Ecol. Res.* 2003. Vol. 5, No 7. P. 1037–1048. DOI: 10.1134/S1067413618010095
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zool. Anz.* 2012. Vol. 251, No 4. P. 331–334. DOI: 10.1016/j.jcz.2011.12.003
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G. Recent increase in body size of the American marten *Martes americana* in Alaska // *Biological J. of the Linnean society.* 2008. Vol. 93, No 4. P. 701–707. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2007.00950.x
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Zachos F.E. Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria // *Biol. J. Linn. Soc.* 2013. Vol. 108, No 3. P. 579–585. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2012.02028.x

MORPHOMETRIC VARIABILITY OF THE AMERICAN MINK (*NEOGALE VISON*) IN EURASIA

© 2023 Stepanova V.V.*, Mamaev N.V. **, Sidorov M.M. ***, Okhlopkov I.M. ****

Institute of Biological Problems of the Cryolithozone of SB of the RAS, Yakutsk 677890
e-mail: *valstep@yandex.ru, **mamaev_88@bk.ru, ***sidorov_michail86@mail.ru, ****imokhlopkov@yandex.ru

The article presents a comparative analysis of morphometric parameters of the American mink in Eurasia; correlation and regression analyses of the main morphological parameters allowing us to judge about the peculiarities of dimensional variability of the species (body length, weight, condylobasal length of the skull, zygomatic width of the skull) with macroclimatic predictors were carried out. According to the results of the analysis, we can see a stable trend of fluctuating geographical variability of morphological traits of the American mink of Eurasia from the west to the east towards a decrease in the main metric parameters of the mink. According to the results of correlation analysis, the body mass of the Eurasian American mink is significantly correlated with the average annual air temperature and humidity, as well as with the maximum height of snow cover. The chronographic variability of American mink inhabiting extreme conditions of Yakutia for 40-50 years with the tendency of increasing tail length and condylobasal skull length in both sexes is revealed.

Key words: American mink, morphometry, craniometry, environmental temperature, humidity, precipitation, snow cover, variability, chronography.

ОБЗОР МЕХАНИЗМОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ РАННИЕ СТАДИИ ПЕРЕХОДА НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ НА ПИТАНИЕ ЧУЖЕРОДНЫМИ РАСТЕНИЯМИ

© 2024 Устинова Е.Н. *, Лысенков С.Н.**

Кафедра биологической эволюции, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/12, Москва 119234, Россия
email: *ustinolena@ya.ru, **s_lysenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 11.10.2024. После доработки 13.02.2025. Принята к публикации 16.02.2025

Чужеродные растения, внедряясь в экосистему, могут стать новыми кормовыми объектами для аборигенных насекомых-фитофагов, но на ранних этапах инвазии насекомые часто не приспособлены к их использованию. В статье рассматриваются адаптационные механизмы насекомых-фитофагов при переходе на новые кормовые растения. Описаны морфологические, физиологические и поведенческие изменения, необходимые для освоения нового кормового ресурса. Физиологические адаптации могут включать изменение экспрессии генов, в частности детоксицирующих и пищеварительных ферментов, мутации в детоксицирующих ферментах, повышающие эффективность метаболизма, мутации в целевом сайте фитотоксина, повышение устойчивости за счёт горизонтального переноса генов или ассоциации с микробиотой. Рассмотрены возможные сценарии при переходе насекомых-фитофагов на чужеродное кормовое растение в зависимости от соотношения скорости развития физиологических и поведенческих адаптаций в популяции фитофага.

Ключевые слова: инвазионные виды, насекомые-фитофаги, адаптационные механизмы, физиологические адаптации, детоксикация.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-135-150

Введение

Внедряясь в экосистему, инвазионные растения оказывают влияние на различные компоненты экосистемы, её структуру и функционирование [Walker, Smith, 1997; Mitchell et al., 2006]. Для аборигенных насекомых-фитофагов чужеродный вид может служить потенциальным кормовым объектом, хотя на ранних этапах инвазии они могут быть не адаптированы к питанию на этом растении [Liu, Stiling, 2006; Meijer et al., 2016]. За 400 миллионов лет совместной эволюции с растениями насекомые-фитофаги выработали разнообразные механизмы, позволяющие справиться с механической и химической защитой растений [Feeny, 1973; Arora, 2012; Kariñho-Betancourt, 2020]. Внедрение нового вида, однако, создаёт новый вектор отбора, и насекомые фитофаги сталкиваются с уникальными химическими веществами, к которым они вынуждены адаптироваться [Carruccino, Arnason, 2006;

Lind, Parker, 2010]. В процессе освоения нового кормового объекта у насекомых могут происходить морфологические, физиологические и поведенческие изменения, которые могут быть опосредованы фенотипической пластичностью или вызваны мутациями и зафиксированы генетически. Переход на новое кормовое растение совсем не обязательно связан с интродукцией чужеродного растения, и рассмотренные в данном обзоре механизмы могут быть реализованы и при включении в диету нового кормового растения из числа аборигенных. Однако глобальное распространение чужеродных растений создаёт удобную модель для изучения формирования начальных этапов формирования новых коэволюционных связей.

В данном обзоре мы поставили цель рассмотреть многообразие механизмов, способствующих переходу насекомых-фитофагов на новые, в том числе чужеродные, кормовые растения.

Морфологические адаптации

Чужеродные растения могут отличаться от аборигенных по своим физическим характеристикам, что требует от насекомых изменений в морфологии. Например, переход клопов *Jadera haematoloma* (Herrich-Schäffer) (Hemiptera: Rhopalidae) на питание интродуцированными в Северную Америку растениями с разным размером плодов привёл к быстрому (20–50 лет) адаптивному изменению длины хоботка в популяциях этих насекомых [Carroll, Boydl, 1992; Carroll, Fox, 2007]. Увеличение длины хоботка, а также изменение соотношения длины хоботка к длине тела наблюдалось также в Австралии у другого вида клопов из семейства булавников *Leptocoris tagalicus* Burmeister (Hemiptera: Rhopalidae) при переходе на питание инвазионным *Cardiospermum halicacabum* L. (Sapindaceae) с большим размером плодов по сравнению с основным кормовым растением *Alectryon tomentosus* (F.Muell.) Radlk. (Sapindaceae) [Carroll et al., 2005]. Другим примером является моль *Prodoxus quinquepunctellus* (Chambers) (Lepidoptera: Prodoxidae), у которой популяции, откладывающие яйца на интродуцированную *Yucca aloifolia* L. (Asparagaceae), имеют более тонкий яйцеклад с меньшим числом зубцов по сравнению с популяциями на аборигенной *Y. filamentosa* L., имеющей более жёсткие цветоносы [Groman, Pellmyr, 2000]. Тонкий яйцеклад в популяциях с *Y. aloifolia* может облегчать откладывание яиц или быть результатом ослабленного отбора на утолщение яйцеклада.

Помимо изменений в строении яйцеклада, имаго *P. quinquepunctellus*, ассоциированные с интродуцированным видом юкки, имеют меньший размер тела [Groman, Pellmyr, 2000]. В целом изменение размеров тела у насекомых может быть связано с размером нового кормового растения. Например, личинки *Tetraopes tetraphthalmus* (Forster) (Coleoptera: Cerambycidae), питавшиеся на корневищах дополнительного кормового растения *Asclepias verticillata* L. (Aprocynaceae), имели меньший размер по сравнению с личинками, развивавшимися на основном кормовом растении *A. syriaca* L. с более крупным диаметром стебля, что коррелировало с сокращени-

ем продолжительности жизни, уменьшением числа овариол, размера яиц и снижением вероятности спаривания с крупными жуками [Price, Willson, 1976]. При этом скорость развития на *A. syriaca* была ниже, что авторы связывают с произрастанием этого растения в более холодной почве [Price, Willson, 1976].

Однако в некоторых случаях увеличение размера кормового растения может привести к обратному эффекту. Эксперимент по выращиванию жуков *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae) на новом кормовом растении *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (Fabaceae) с более крупными семенами показал, что за 40 поколений их масса тела значительно уменьшилась по сравнению с жуками на исходном растении *V. radiata* (L.) R. Wilczek [Messina, 2004]. Смена хозяина способствовала снижению конкуренции между личинками, улучшению выживаемости и сокращению времени развития на новом кормовом растении [Messina, 2004].

Уменьшение размеров тела часто является проявлением не генетических изменений, а фенотипической пластичности и связано с худшим качеством нового кормового растения. Качество кормового растения, определяемое содержанием углерода, азота и защитных метаболитов, является ключевым фактором, влияющим на плодовитость фитофагов и их репродуктивные стратегии, включая размер и качество яиц, а также распределение ресурсов на их развитие [Awmack, Leather, 2002].

С другой стороны, размер яиц может служить буфером для нейтрализации токсичных эффектов нового кормового растения. В Аризоне (США) у жуков *Stator limbatus* Horn (Coleoptera: Chrysomelidae) имеется пластичность в размере яиц в зависимости от встреченных растений-хозяев: на мелкие семена *Acacia greggii* A.Gray (Fabaceae) они откладывают маленькие яйца, а на крупные семена *Cercidium floridum* Benth. ex A.Gray (Fabaceae) — большие. Личинки, вылупившиеся из крупных яиц, имеют в 10 раз больше шансов на выживание на семенах интродуцированного *Chloroleucon ebanum* (Berland.) L. Rico (Fabaceae), чем личинки из маленьких яиц, что указывает на важность пластичности размера яиц для успешного колонизиро-

вания новых растений [Fox, Savalli, 2000]. Материнский эффект, по-видимому, играет важную роль и для расширения ареала питания у бабочки *Euphydryas phaeton* (Drury) (Lepidoptera: Nymphalidae) с аборигенного растения *Chelone glabra* L. (Scrophulariaceae) на интродуцированный *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) в США. Личинки на *P. lanceolata* медленнее росли и имели более низкие показатели эффективности пищеварения, но сразу после вылупления весили больше [Bowers et al., 1992]. Увеличение размера яиц *Drosophila sechellia* Tsacas & Bächli (Drosophilidae) на плодах *Morinda citrifolia* L. (Rubiaceae), токсичного для других видов группы *melanogaster*, повышает раннюю выживаемость потомства за счёт присутствия в плодах *M. citrifolia* IDOPA [Lavista-Llanos et al., 2014].

Физиологические адаптации

У растений существует множество биохимических механизмов защиты от фитофагов [Fürstenberg-Hägg et al., 2013; Belete, 2018], среди которых особое место занимают вторичные метаболиты, такие как серосодержащие соединения (например, терпены и флавоноиды) и азотсодержащие соединения (например, алкалоиды, цианогенные гликозиды и небелковые аминокислоты). Эти соединения играют ключевую роль в защите от насекомых-фитофагов благодаря своему разнообразию и пластичности [Mazid et al., 2011; War et al., 2020]. Они могут присутствовать в растениях конститутивно или индуцироваться в ответ на поедание насекомыми, оказывая на них разнообразное воздействие: разрушая мембраны, ингибируя метаболизм и транспорт питательных веществ и ионов, препятствуя передаче сигналов и нарушая гормональный контроль физиологических процессов [Mithöfer, Boland, 2012; War et al., 2018].

У насекомых, в свою очередь, имеется целый арсенал механизмов, чтобы обходить или нейтрализовать эту защиту, включая выведение, метаболическую детоксикацию, секвестрацию токсинов, а также мутацию целевого сайта фитотоксина [Panini et al., 2016; Dowd, 2018]. Среди ферментов детоксикации наиболее известны три основных суперсемейства:

монооксигеназы цитохрома P450 (CYP), глутатион-S-трансферазы (GST) и карбоксилэстеразы (CarE) [Després et al., 2007].

Многие исследования посвящены анализу разнообразия защитных веществ растений и механизмов детоксикации у насекомых [Heckel, 2014; Sharma et al., 2022]. Считается, что такое разнообразие является результатом эволюционной гонки вооружений между растениями и фитофагами [Ehrlich, Raven, 1964; Vecerra et al., 2009]. Однако непосредственные наблюдения эволюционных изменений встречаются редко. Распространение инвазивных растений и использование молекулярных методов исследования открывают новые возможности для изучения того, как насекомые адаптируются к новым фитохимическим веществам [Simon et al., 2015; Vertacnik, Linen, 2017].

В первую очередь некоторые из существующих механизмов универсальны и могут подходить для детоксикации непривычной химии чужеродных растений. Ещё в 1980 году Джанзен [Janzen, 1980] в своём известном эссе обратил внимание на то, что адаптированность фитофага к растению не является свидетельством их коэволюции. Паразит питается теми видами, чью защиту способен обойти благодаря уже имеющимся у него способностям, что без знания эволюционной истории невозможно отличить от развития способности обходить защиту, находясь в трофическом контакте со своим хозяином [Janzen, 1980]. Явление кросс-резистентности, когда защитные механизмы против одного токсина также обеспечивают устойчивость к другим химическим веществам, даже если насекомое ранее не подвергалось воздействию этих соединений, часто обнаруживаются по отношению к инсектицидам [Liu, Yue, 2000; Dunley et al., 2006]. Этот феномен может быть обусловлен неспецифическими ферментами, атакующими функциональные группы токсинов, а не конкретные молекулы [Panini et al., 2016]. Так, широкий спектр субстратов предполагается для некоторых цитохромов. Например, CYP6A1 метаболизирует плоские стероиды и объёмные циклодиеновые инсектициды, а также различные сесквитерпеноиды [Feyereisen, 2012]. У полифагов *Papilio*

glaucus L. и *Papilio canadensis* Rothschild & Jordan (Lepidoptera: Papilionidae) CYP6B4 и CYP6B17 катализируют более широкий спектр фуранокумаринов с меньшей эффективностью, чем CYP6B1 *Papilio polyxenes* Fabricius, который питается исключительно растениями с фуранокумарином [Li et al., 2003].

Одним из распространенных объяснений успешности инвазионных растений во вторичном ареале является гипотеза освобождения от фитофагов за счёт того, что местные фитофаги не адаптированы к защитным веществам чужеродных видов [Blossey, 2011; Виноградова и др., 2010]. Хотя у успешных инвазионных видов растений в среднем больше общее количество метаболитов и больше уникальных видов метаболитов по сравнению с их местными родственниками [Macel et al., 2014; Cappuccino, Arnason, 2006], они необязательно обладают принципиально новой для данного сообщества химией [Lind, Parker, 2010]. Защитные соединения у инвазионных растений могут быть аналогичны таковым у близкородственных аборигенных видов, но встречаться в других пропорциях. При столкновении с новыми биохимическими профилями чужеродных растений может быть достаточно изменить экспрессию генов, ответственных за синтез различных защитных соединений. У личинок *Hypphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) при выращивании на искусственной диете с добавлением танина увеличивается активность детоксицирующих ферментов GST, CYP, CarE, но снижается активность ацетилхолинэстеразы (AChE) [Yuan et al., 2020]. Активность этих ферментов у *H. cunea* также значительно варьировала при выращивании на восьми различных растениях [Li, 2018].

При этом активность детоксицирующих ферментов, как правило, выше на менее пригодных для развития растениях. Так, у *Helopeltis theivora* Waterhouse (Heteroptera: Miridae) активность общих эстераз (GE), GST и CYP значительно повышалась при питании на альтернативных хозяевах *Mikania micrantha* Kunth (Asteraceae) и *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) по сравнению с основным кормовым растением *Camellia sinensis*

(L.) Kuntze (Theaceae), которое является предпочтительным и обеспечивает наилучшее развитие [Saha et al., 2012]. В Каталонии личинки *Leptidea sinapis* L. (Lepidoptera: Pieridae) на *Lotus dorycnium* L. (Fabaceae) развиваются дольше, имеют меньший размер тела во взрослом состоянии и обладают более высокой экспрессией многих генов по сравнению с развитием на *Lotus corniculatus* L. [Näsval et al., 2020]. Интересно, что в шведской популяции эти бабочки избегают откладывать яйца на *L. dorycnium*, и у них разница в экспрессии генов между личинками, выращенными на этих двух растениях, менее выражена, что указывает на развитие механизмов идентификации вместо физиологической адаптации [Näsval et al., 2020]. В соответствии с гипотезой о более высокой защищённости инвазионных растений по сравнению с чужеродными неинвазионными видами, *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) в Китае при откладке яиц отдаёт предпочтение чужеродному неинвазионному растению *Phytolacca icosandra* L. (Phytolaccaceae) перед инвазионным *P. americana* L., а скорость развития личинок на последнем ниже. При этом активность AchE и GST у *S. litura*, питающихся на *P. americana*, была выше, чем у тех, кто питался искусственными диетами или *P. icosandra* [Wu et al., 2023].

С другой стороны, у жёлтой рисовой огневки *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae) наблюдается повышение экспрессии генов в ответ на новый кормовой вид *Zizania latifolia* (Griseb.) Hance ex F. Muell. (Poaceae), хотя на этом растении у них наблюдается более высокий уровень роста и выживаемости по сравнению с рисом [Zhong et al., 2017]. У *Heliconius melpomene* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) при питании на неосновном кормовом растении *Passiflora biflora* Lam. (Passifloraceae), обладающем значительно более низким содержанием цианогенов по сравнению с основным кормовым растением *P. menispermifolia* Kunth, уровень экспрессии большинства GST и генов, кодирующих перитрофные белки и хитинсинтазу, повышался [Yu et al., 2016]. Однако из экспрессирующихся дифференциально почти все гены CYP и CarE, транспортеров и гомо-

логов фермента β -глюкозидазы (катализирует деградацию цианогенов) имели повышенную активность у личинок, выращенных на *P. menispermifolia*. Такие различные транскрипционные реакции на двух растениях могут отражать различные механизмы детоксикации защитных соединений этих растений, так как эти два вида растений различаются не только концентрацией, но и основными классами цианогенных соединений [Yu et al., 2016].

Оверэкспрессия детоксицирующих ферментов может быть вызвана мутацией и быть конститутивной, а может отражать фенотипическую пластичность и индуцироваться при контакте с токсичными веществами. Так, например, у тлей *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae), адаптированных к развитию на табаке, оверэкспрессия гена *CYP6CY3*, позволяющая эффективно детоксицировать никотин, является конститутивной и вызвана расширением динуклеотидного микросателлита в промоторной области гена и амплификацией самого гена *CYP6CY3* [Bass et al., 2013]. С другой стороны, у полифагов кормовое растение может влиять на индукцию определённого пути. Например, у белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) перенос взрослых особей с одного сорта хлопка на другой повышал активность CarE, GST, протеиназы и амилазы, но снижал активность полифенолоксидазы и пероксидазы, а перенос с хлопка на предпочитаемое кормовое растение *Abutilon theophrasti* Medik. (Malvaceae) был связан с повышенной активностью CYP и амилазы и сниженной активностью полифенолоксидазы и пероксидазы [Deng et al., 2013]. У тли *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae) различные расы, специализирующиеся на различных растениях семейства бобовых (Fabaceae), имеют разную экспрессию генов, причём различия в экспрессии между дивергентными расами затрагивают большее число генов, чем изменения экспрессии генов в ответ на смену кормового растения [Euges et al., 2016]. Это говорит о том, что, несмотря на наличие фенотипической пластичности, в разных расах идёт и генетическая адаптация к своему кормовому растению.

Насекомые-фитофаги получают из растительных тканей азот, натрия и другие необходимые питательные вещества, соотношение которых в разных растениях может быть различным [Vogel et al., 2014]. Даже справившись с токсичными веществами чужеродных растений, насекомые могут испытывать снижение приспособленности из-за недостатка каких-либо питательных веществ, поэтому при переходе на новое кормовое растение часто наблюдается изменение активности пищеварительных ферментов [Deng et al., 2013]. Гусеницы *Helicoverpa zea* Boddie (Lepidoptera: Noctuidae), питавшиеся на обработанных жасмонатом растениях, показали значительное повышение уровня транскрипции не только для детоксицирующих генов, таких как *CYP* и *GST*, но и генов пищеварительных ферментов, таких как α -амилаза и аминопептидаза, протеаза, липаза [Moody, 2010 цит. по Vogel et al., 2014]. Изменение активности ферментов может быть также необходимо при наличии в кормовом растении ингибиторов протеиназы [Fan, Guo-jiang, 2005; Habib, Fazili, 2007].

Помимо увеличения экспрессии детоксицирующих ферментов, насекомые могут повышать устойчивость к фитотоксинам через мутации, которые увеличивают аффинность ферментов к определённым токсинам и повышают эффективность метаболизма. Например, у *Depressaria pastinacella* Duponchel (Lepidoptera: Elachistidae) и *Papilio polyxenes* Fabricius (Lepidoptera: Papilionidae) мутации в генах *CYP6B* обеспечивают высокую специфичность и эффективность ферментов в метаболизме специфичных для их кормовых растений фуранокумаринов по сравнению с соответствующими *CYP6B*-ферментами у полифагов, которые метаболизируют более широкий спектр фуранокумаринов, но с низкой эффективностью [Mao et al., 2006; Wen et al., 2006]. Эффективные ортологи генов *CYP6B* в *P. polyxenes* и *D. pastinacella*, вероятно, возникли в результате дубликации и последующей субфункционализации [Wen et al., 2006].

Дубликация генов детоксикации вторичных метаболитов широко распространена у насекомых-фитофагов [Heidel-Fischer, Vogel, 2015]. Анализ геномов двух видов долгоносиков *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* (Mot-

schulsky) и *E. brandti* Harold (Coleoptera: Curculionidae), живущих на высокотоксичном растении *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (Simaroubaceae), показал у обоих видов увеличенное число копий генов *GST* [Wei et al., 2024]. Путём дубликации с последующей неофункционализацией возникли белки-нитрилоспецификаторы, которые перенаправляют гидролиз глюкозинолатов растений на менее токсичные продукты распада у бабочек семейства Pieridae [Fischer et al., 2008]. У бабочки *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) аналогичный процесс привёл к развитию глюкозинолат-сульфатазы, предотвращающей образование токсичных продуктов гидролиза глюкозинолатов [Chen et al., 2023]. У *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera: Erebidae) в результате дубликации и неофункционализации флавин-зависимой монооксигеназы возникла пирролизидин-алкалоид-N-оксигеназа — фермент, предотвращающий биоактивацию пирролизидиновых алкалоидов [Sehlmeyer et al., 2010].

Альтернативным механизмом приобретения новых ферментативных функций для детоксикации ксенобиотиков является горизонтальный перенос генов [Wybouw et al., 2016; Xing et al., 2023]. Например, филогенетический анализ показал, что у паутиных клещей и некоторых видов бабочек от бактерий был приобретён фермент β-цианоаланин-синтаза, который эффективно детоксицирует цианиды, повышая устойчивость этих членистоногих к растительным токсинам [Wybouw et al., 2014]. Происхождение путём горизонтального переноса генов от бактерий или грибов имеют также различные ферменты деградации клеточной стенки растений [Rauchet, Heckel, 2013; Kirsch et al., 2014]. Множественные случаи горизонтального переноса генов были выявлены у *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae), *Danaus plexippus* (L.) и *Heliconius melpomene* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae), что привело к появлению не менее 20 генов у каждого вида (некоторые из них образовались в результате дубликации после переноса), которые в основном участвуют в метаболизме сахаров и аминокислот [Sun et al., 2013].

Другой способ повышения устойчивости к токсинам растений — мутации в целевых

белках, которые делают их нечувствительными к определённым химическим соединениям. Например, насекомые из шести отрядов, разделённых более чем 300 миллионами лет эволюции, устойчивы к карденолидам — специфическим ингибиторам Na⁺/K⁺-АТФазы, благодаря одной или нескольким аминокислотным заменам в этом ферменте, обеспечивающим нечувствительность целевого сайта и высокую устойчивость к токсинам [Dobler et al., 2015]. Некоторые насекомые также способны секвестрировать карденолиды и использовать их в качестве защиты от хищников. Молочайные клопы (Hemiptera: Lygaeidae) секвестрируют карденолиды для защиты от хищников из кормовых растений семейства Аросунасеae, но существующие механизмы устойчивости и секвестрации позволили трём видам освоить и другие растения со сходной биохимией [Petschenka et al., 2022]. При этом употребление токсичных семян не улучшало рост или скорость развития у трёх исследованных видов молочайных клопов, однако эксперименты показали, что секвестрирование защитных соединений обеспечивало защиту от естественных хищников: личинок златоглазок и больших синиц [Petschenka et al., 2022]. Механизмы хранения, выделения и транспортировки токсинов могут служить физиологической преадаптацией, способствующей секвестрации новых неродственных токсических соединений. Например, клоп *Neacoryphus bicrucis* (Say) (Hemiptera: Lygaeidae) секвестрирует пирролизидиновые алкалоиды, класс соединений, не связанных с карденолидами [McLain, Shure, 1985]. Другой вид, *Spilostethus saxatilis* (Scopoli) (Hemiptera: Lygaeidae), адаптировался к новым источникам токсинов, перенося и секвестрируя алкалоиды из *Colchicum autumnale* L. (Colchicaceae), которые высоко токсичны из-за производства колхицина и алкалоидов, ингибирующих полимеризацию тубулина [Petschenka et al., 2022].

Другим примером секвестрации, которая способствует включению в диету дополнительных кормовых растений, является предпочтение гусениц *Estigmene acrea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) к смешанной диете с включением *Senecio longilobus* Benth.

(Asteraceae), из которого они секвестрируют пирролизидиновые алкалоиды для защиты от паразитоидов [Singer et al., 2004]. Развитие на основном кормовом растении *Viguiera dentata* (Cavanilles) Spreng. (Asteraceae) обеспечивает лучший рост по сравнению с чистой или смешанной диетой из *S. longilobus* в отсутствие паразитизма, однако при умеренном риске паразитизма смешанная диета обеспечивает преимущество в выживаемости [Singer et al., 2004]. Можно предположить, что новая химия чужеродных растений также может быть использована насекомыми-фитофагами для защиты от хищников и паразитоидов.

Важную роль в адаптации насекомых к новым кормовым растениям может играть кишечная микробиота, помогая переваривать пищу, метаболизировать пестициды, патогены и вторичные метаболиты растений [Adams et al., 2013; Welte et al., 2016; Verasategui et al., 2017; Zhang et al., 2020]. Изменение состава микробиоты может происходить за счёт изменения кишечной среды, конкуренции и аккумуляции в кишечнике насекомого ассоциированных с кормовым растением бактерий из внешней среды. Например, у белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) при переходе с арбуза на перец наблюдалось значительное увеличение количества некоторых родов бактерий, в основном *Mycobacterium*, а также повышение метаболического потенциала, связанного с разложением ксенобиотиков и вторичных метаболитов, что коррелировало со значительным увеличением выживаемости на перце [Santos-Garcia et al., 2020]. У мухи *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) в экспериментах по пересаживанию между четырьмя видами растений было выявлено, что кишечные микроорганизмы существенно зависели от кормового растения, и изменения в микробиоме после смены хозяина предполагали важную роль микроорганизмов в разложении вторичных метаболитов [Tian et al., 2023]. Аналогично у бабочки *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) смена хозяина привела к значительным изменениям в микробиоме и метаболизме, что способствовало адаптации к новому кормовому растению *Pisum sativum* L. (Fabaceae). У насе-

комых в течение 17 поколений, живущих на *P. sativum*, усилились функции энергетического метаболизма, передачи сигналов и биодеградации ксенобиотиков, что коррелировало с составом микробиоты [Yang et al., 2020]. С другой стороны, сильная зависимость от узкоспециализированной микробиоты может затруднять переход на новые кормовые растения из-за отсутствия необходимых симбионтов, создавая «эволюционный тупик» для насекомых с сильными симбиотическими связями [Bennett, Moran, 2015].

Разнообразие адаптаций насекомых-фитофагов к их кормовым растениям велико, но механизмы возникновения этих черт не всегда удается выявить. Часть из этих адаптаций являются комплексными и затрагивают множество генов, что замедляет адаптацию к новому кормовому растению [Orr, 2000]. Однако популяции могут быть преадаптированы к новому растению, обладая значительной генетической изменчивостью [Вилкова, Фасулати, 2001; Hermisson, Pennings, 2005; Barrett, Schluter, 2008], которая может быть нейтральной (или псевдонейтральной), но проявляться при изменении векторов отбора [Креславский-Смирнов, 1988; Михеев и др., 1984], например, за счёт внедрения чужеродного вида. У *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera: Tephritidae) вариации во времени диапаузы, вызванные древними инверсиями, способствовали образованию «яблочной расы», адаптированной к более раннему времени плодоношения чужеродного кормового растения — яблони. При этом, хотя североамериканская яблочная раса существует только 150 лет, филогенетический анализ показывает, что инверсии возникли как минимум 1.5 миллиона лет назад в Мексике, то есть долгое время присутствовали в популяции [Feder et al., 2003]. Существование изменчивости по приспособленности к новым кормовым растениям в естественных популяциях было проверено с помощью экспериментов по переносу жуков-листоедов на ранее не использовавшиеся ими в качестве кормовых растений [Креславский-Смирнов, 1988]. Эксперимент с массовым переносом личинок *Lochmaea caprea* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) на листья рябины показал, что из 4.5 тысячи личинок 50

начали питаться, 12 дошли до стадии куколки и три вылупились во взрослых жуков. При переносе на ольху личинок *Gonioctena viminalis* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) из 2 тысяч личинок удалось получить одного взрослого жука. С другой стороны, ни одна из 50 тысяч личинок *Agelastica alni* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) не смогла перейти на питание орешником, для которого характерно высокое содержание ювенильного гормона. Интересно, что причиной гибели большинства личинок *L. capraea* на рябине были не какие-то токсические вещества этого растения, а отказ от питания: если смочить листья рябины экстрактом из листьев ивы (основного кормового растения), то все личинки приступали к питанию и до имаго удалось довести 18 из 100 личинок [Креславский-Смирнов, 1988]. Таким образом, в популяциях жуков-листоедов существует генетическая изменчивость, влияющая на способность перехода на новые кормовые растения, которая может быть связана не только с физиологическими преадаптациями, но и поведенческими стратегиями.

Поведенческие стратегии

Выбор кормового растения во многом зависит от развития системы распознавания специфических аттрактантов, которая формируется в процессе длительной коэволюции с этим видом растений и позволяет оценить химический состав и качество кормовых растений [Thompson, Pellmyr, 1991]. В поисках пищи насекомые используют все свои чувства, причём доминирует ольфакторный анализатор [Павлов, 2016]. Однако в случае чужеродных растений насекомые могут не иметь соответствующих механизмов разли-

чения подходящих и неподходящих растений для питания или откладки яиц [Thompson, 1988; Jones et al., 2019]. Метаанализ 43 работ с аборигенными растениями показал, что 77% насекомых откладывали яйца на растения, которые обеспечивали наилучшие условия для развития потомства. В то же время в выборке из 22 исследований с чужеродными растениями только 64% насекомых смогли сделать оптимальный выбор [Jones, 2022].

В зависимости от соотношения скорости развития физиологических и поведенческих адаптаций в популяции фитофага возможны различные сценарии при внедрении чужеродного растения (табл.).

Если аборигенный фитофаг способен использовать чужеродное растение в пищу и при этом может выбирать его в качестве кормового, то он может перейти на новое растение. В таком случае может произойти либо смена кормового растения и дивергенция популяций [Filchak et al., 2000; Carroll, Fox, 2007], либо появляется возможность питаться на ещё одном виде, что приводит к расширению трофической ниши [Branco et al., 2015]. Например, во Флориде у *Jadera haematoloma* (Herrich-Schäffer) (Hemiptera: Rhopalidae), адаптированных к чужеродному виду *Koeleria elegans* (Seem.) A.C.Sm. (Sapindaceae), при выращивании на этом новом кормовом растении по сравнению с аборигенным видом *Cardiospermum corindum* L. (Sapindaceae) насекомые развиваются на 25% быстрее, у них на 20% выше вероятность выживания, и они откладывают почти в два раза больше яиц, то есть потеряли приспособленность на аборигенном растении [Carroll, 2007]. При этом происходит потеря не всех компонентов

Таблица. Возможные сценарии при переходе насекомых-фитофагов на чужеродное кормовое растение в зависимости от наличия в популяции фитофага физиологических и поведенческих адаптаций к данному растению

		Физиологические адаптации	
		+	-
Поведенческие адаптации	+	Переход на новое кормовое растение, расширение трофической ниши	Эволюционная ловушка – вымирание популяции фитофага
	-	Фитофаг имеет возможность питаться на инвазионном растении, но остаётся на аборигенном кормовом растении	Фитофаг остаётся на аборигенном кормовом растении

приспособленности: плодовитость у насекомых, адаптированных к чужеродному виду, в два раза выше, чем у насекомых исходного типа, выращенных на любом из хозяев, хотя яйца на 20% меньше [Carroll, 2007]. С другой стороны, многие насекомые расширяют свою трофическую нишу, используя интродуцированные виды деревьев в качестве новых кормовых растений. В общей сложности 372 вида насекомых, аборигенных для Европы, расширили свой диапазон хозяев на один или несколько чужеродных видов деревьев, интродуцированных в Европу [Branco et al., 2015].

Если фитофаг не имеет необходимых физиологических адаптаций для питания на чужеродном виде, но не способен распознать его как неподходящее для питания, такие растения могут играть роль «эволюционных ловушек», привлекая насекомых-фитофагов, приспособленность которых снижается по сравнению с теми, кто питается аборигенными растениями [Keeler, Chew, 2008, Schlaepfer et al., 2005; Yoon, Read, 2016]. Особенно опасный сценарий возникает, когда взрослые насекомые используют интродуцированное растение и откладывают яйца, но растение оказывается токсичным для их личинок [Graves, Shapiro, 2003; Nakajima et al., 2013; Steward et al., 2019]. Например, бабочки *Laelia coenosa* Hübner (Lepidoptera: Erebidae) предпочитают откладывать яйца на инвазионное растение *Spartina alterniflora* Loisel. (Poaceae), однако их потомство на этом растении развивается хуже, чем на аборигенном *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae) [Sun et al., 2020]. Самки бабочек рода *Pieris* (Lepidoptera: Pieridae) откладывают яйца на инвазионном *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande (Brassicaceae), однако их личинки не могут завершить развитие, питаясь этим растением [Keeler, Chew, 2008; Davis, Cipollini, 2014]. Аналогично самки *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae), когда им предоставляется выбор между аборигенным растением *Asclepias syriaca* L. (Asteraceae) и интродуцированным *Vincetoxicum nigrum* (L.) Moench (Asteraceae), откладывают около 25% своих яиц на последний вид [Casagrande, Dasey, 2014], хотя их личинки не могут раз-

виваться на *V. nigrum*. Из 76 исследований по развитию личинок, выживанию, предпочтению мест откладки яиц, обилию и видовому разнообразию чешуекрылых на аборигенных и экзотических растениях 37.5% выявили возможность функционирования чужеродных растений как эволюционных ловушек для насекомых [Yoon, Read, 2016].

Однако если первоначально физиологические адаптации отсутствовали, то они могут развиваться со временем. Например, исследование предпочитаемых мест откладки яиц самками *Pieris oleracea* (Harris) (Lepidoptera: Pieridae) и развития их потомства показало, что в районах, где горчица хорошо закрепилась, *P. oleracea* адаптируется к этому растению как путём повышения приспособленности личинок, так и усилением предпочтений взрослых самок откладывать яйца на этом растении [Keeler, Chew, 2008].

Насекомые могут не распознавать химические сигналы, указывающие на питательную ценность или токсичность растения из-за отсутствия коэволюционной истории с этими растениями, что приводит к ошибкам при выборе кормовых объектов. Однако наличие пищевых предпочтений к чужеродным растениям необязательно является ошибкой, а может просто сформироваться в процессе адаптации к новому кормовому растению раньше, чем физиологические адаптации: например, у *Ophraella notulata* (Fabricius) (Coleoptera: Chrysomelidae) смена кормового растения на *Iva frutescens* L. (Asteraceae) происходила за счёт изменения поведения без увеличения физиологической способности использовать *I. frutescens*, хотя этот вид менее эффективно переваривается, чем исходное кормовое растение *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) [Gassmann et al., 2006].

В случаях, когда выбор фитофагов в пользу чужеродного вида не оптимален, но его выживаемость на этом растении ненулевая, данные растения могут служить в качестве альтернативного местообитания, когда основное кормовое растение временно недоступно или перенаселено [Schlaepfer et al., 2011; Laska et al., 2021]. Например, *Bromus inermis* Leyss. (Poaceae) может служить временным дополнительным источником питания, ко-

торое позволяет популяциям клеща *Aceria tosichella* Keifer (Trombidiformes: Eriophyidae) сохраняться, когда основное кормовое растение *Triticum aestivum* L. (Poaceae) недоступно, хотя скорость прироста популяции на этом растении отрицательна [Laska et al., 2021].

Стоит отметить, что важно оценивать приспособленность на всех стадиях жизненного цикла. Например, вопреки предыдущим исследованиям, предполагающим, что *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) может быть эволюционной ловушкой для бабочки *Euphydryas phaeton* (Drury) (Lepidoptera: Nymphalidae), исследование на популяционном уровне показало более высокие темпы роста популяции на интродуцированном растении по сравнению с аборигенным, несмотря на то, что некоторые компоненты приспособленности были выше на аборигенном растении [Brown et al., 2017]. К тому же фитофаги могут выбирать более токсичные или менее питательные чужеродные растения, так как они могут обеспечивать пространство, свободное от хищников и паразитов [Jeffries, Lawton, 1984; Mulatu et al., 2004; Murphy, 2004]. Например, в Китае плотность личинок *Laelia coenosa* Hübner (Lepidoptera: Erebididae) была значительно выше в монокультурах инвазионного растения *Spartina alterniflora* Loisel. (Poaceae) по сравнению с аборигенным *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae), несмотря на то, что лабораторные эксперименты показали снижение темпов роста личинок, веса куколок, продолжительности жизни взрослых особей и плодовитости самок на инвазионном растении [Zhang et al., 2019]. Однако полевые наблюдения показали, что в природе смертность личинок и частота заражений специализированным паразитоидом *Telenomus laelia* Wu et Huang (Hymenoptera: Scelionidae) были ниже в монокультурах *S. alterniflora*, которая таким образом обеспечивает пространство, свободное от врагов [Zhang et al., 2019].

В случае если фитофаг имеет возможность питаться на чужеродном растении, но предпочитает аборигенное, он может остаться на прежнем кормовом растении, несмотря на доступность нового. В некоторых исследованиях личинки выживают и развиваются

одинаково хорошо на различных видах растений, но взрослые насекомые откладывают значительное количество яиц только на одном или нескольких из них [Jones et al., 2019; Ladner, Altizer, 2005]. Например, самки бабочек *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) при выборе из четырёх различных видов *Asclepias* (Aprocynaceae) откладывали больше всего яиц на *A. incarnata* L., а меньше всего — на *A. fascicularis* Desne., хотя личинки из обеих популяций имели наиболее высокую выживаемость и темпы роста на обоих этих растениях [Ladner, Altizer, 2005]. Из 83 видов насекомых, протестированных на растениях из их аборигенных ареалов, 19 видов (22.9%) откладывали меньше яиц на растениях с высокой выживаемостью, а 14 видов (16.9%) — много яиц на растениях с низкой выживаемостью [Jones et al., 2019]. Для инвазионных растений из 96 видов насекомых только 8 (8.3%) откладывали меньше яиц на растениях с высокой выживаемостью, а 42 вида (43.8%) — много яиц на растениях с низкой выживаемостью [Jones et al., 2019]. Таким образом, отказ от подходящего для развития растения, по-видимому, редко происходит по отношению к чужеродным растениям. Без выработки соответствующих поведенческих адаптаций переход на инвазионное растение произойдёт, если оно вытеснит аборигенное.

Если отсутствуют как физиологические, так и поведенческие адаптации к новому растению, фитофаг остаётся на аборигенном кормовом растении. Если инвазионное растение будет активно распространяться и вытеснять аборигенное, то и популяция фитофага придёт в упадок.

Полная неспособность переваривать незнакомое растение будет более характерна для высокоспециализированных фитофагов. Насекомые-генералисты, однако, скорее всего смогут завершить развитие на неоптимальном кормовом растении за счёт их более гибкой пищеварительной системы и способности детоксигировать широкий спектр растительных химических веществ [Huang et al., 2010; Wang et al., 2017]. При этом насекомые с широким пищевым спектром даже при отсутствии предпочтений будут чаще попадать на чужеродные растения, так как они медленнее

и менее точно способны идентифицировать кормовые растения по сравнению со специализированными насекомыми [Bernays, 1998]. При сравнении самок *Polygona c-album* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) из двух популяций (Швеция и Англия), различающихся по степени специализации к основному кормовому растению *Urtica dioica* L. (Urticaceae), было выявлено, что самки из шведской популяции с более низким уровнем специализации чаще ошибочно откладывали яйца на не кормовое, но визуально сходное растение *Lamium album* L. (Lamiaceae) [Nylin et al., 2000].

Заключение

Рассмотренные механизмы адаптации необходимы для начальных этапов перехода насекомых-фитофагов на новое кормовое растение. Для дальнейшего закрепления этих изменений и дивергенции необходимо формирование репродуктивной изоляции, которая может быть обеспечена пониженной приспособленностью потомства при спаривании между популяциями, адаптированными к разным растениям, наличием предпочтений к кормовому растению и спариванием на нём, аллохронным развитием на разных кормовых растениях и различиями в сроках размножения [Forbes et al., 2017]. Таким образом, успешная адаптация насекомых к новым кормовым растениям не только повышает их шансы на выживание, но и может впоследствии способствовать дивергенции популяций, создавая условия для появления новых видов.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ) в рамках научного проекта № 23-24-00090.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

Список литературы

- Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений // Труды Русского энтомологического общества. 2001. Т. 72. С. 107–128.
- 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.
- Креславский-Смирнов А.Г. Эколого-генетическая структура популяций у насекомых: дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1988. 497 с.
- Михеев А.В., Креславский А.Г., Соломатин В.М., Гриценко В.В. Связи с кормовыми растениями и структура ивовой расы *Lochmaea carpeae* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, № 2. С. 209–217.
- Павлов С.И. Стратегия трофического поведения насекомых-фитофагов (на примере жуков-листоедов Coleoptera, Chrysomelidae) // Самарский научный вестник. 2016. Т. 4, № 17. С. 48–54.
- Adams A.S., Aylward F.O., Adams S.M., Erbilgin N., Aukema B.H., Currie C.R., Raffa K.F. Mountain pine beetles colonizing historical and naive host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism // Applied and Environmental Microbiology. 2013. Vol. 79. P. 3468–753648045. <https://doi.org/10.1128/AEM.00068-13>
- Arora R. Co-evolution of insects and plants // In: Theory and Practice of Integrated Pest Management, Arora R., Singh B., Dhawan A.K., Eds., Scientific Publishers, Jodhpur, India, 2012. P. 49–75.
- Awmack C.S., Leather S.R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects // Annual Review of Entomology. 2002. Vol. 47, No 1. P. 817–844. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145300>
- Barrett R.D., Schluter D. Adaptation from standing genetic variation // Trends in Ecology and Evolution. 2008. Vol. 23. P. 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.008>
- Bass C., Zimmer C.T., Riveron J.M., Wilding C.S., Wondji C.S., Kaussmann M., Nauen R. Gene amplification and microsatellite polymorphism underlie a recent insect host shift // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013. Vol. 110. P. 19460–19465. <https://doi.org/10.1073/pnas.1314122110>
- Becerra J.X., Noge K., Venable D.L. Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant–herbivore arms race // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. Vol. 106, No 43. P. 18062–18066. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904456106>
- Belete T. Defense mechanisms of plants to insect pests: from morphological to biochemical approach // Trends Tech. Sci. Res. 2018. Vol. 2, No 2. P. 30–38.
- Bennett G.M., Moran N.A. Heritable symbiosis: The advantages and perils of an evolutionary rabbit hole // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2015. Vol. 112. P. 10169–10176. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421388112>

- Berasategui A., Salem H., Paetz C., Santoro M., Gershenzon J., Kaltenpoth M., Schmidt A. Gut microbiota of the pine weevil degrades conifer diterpenes and increases insect fitness // *Molecular Ecology*. 2017. Vol. 26, No 15. P. 4099–4110. <https://doi.org/10.1111/mec.14186>
- Bernays E.A. The value of being a resource specialist: Behavioral support for a neural hypothesis // *Am. Nat.* 1998. Vol. 151. P. 451–464. <https://doi.org/10.1086/286132>
- Blossey B. Enemy release hypothesis // In: *Encyclopedia of Biological Invasions*. – Berkeley: University of California Press, 2011. P. 193–196.
- Bowers M.D., Stamp N.E., Collinge S.K. Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae) // *Ecology*. 1992. Vol. 73, No 2. P. 526–536. <https://doi.org/10.2307/1940758>
- Branco M., Brockerhoff E.G., Castagneyrol B., Orazio C., Jactel H. Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and the presence of congeneric native trees // *Journal of Applied Ecology*. 2015. Vol. 52, No 1. P. 69–77. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12362>
- Brown L.M., Breed G.A., Severns P.M., Crone E.E. Losing a battle but winning the war: moving past preference–performance to understand native herbivore–novel host plant interactions // *Oecologia*. 2017. Vol. 183. P. 441–453. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3787-y>
- Cappuccino N., Arnason J.T. Novel chemistry of invasive exotic plants // *Biology Letters*. 2006. Vol. 2, No 2. P. 189–193. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0433>
- Carroll S.P. Natives adapting to invasive species: ecology, genes, and the sustainability of conservation // *Ecological Research*. 2007. Vol. 22. P. 892–901. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0352-5>
- Carroll S.P., Boyd C. Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history // *Evolution*. 1992. Vol. 46, No 4. P. 1052–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb00619.x>
- Carroll S.P., Fox C.W. Dissecting the evolutionary impacts of plant invasions: bugs and beetles as native guides // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 1644–1657. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01403.x>
- Carroll S.P., Loye J.E., Dingle H., Mathieson M., Famula T.R., Zalucki M.P. And the beak shall inherit – evolution in response to invasion // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8, No 9. P. 944–951. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00800.x>
- Casagrande R.A., Dacey J.E. Monarch butterfly oviposition on swallow-worts (*Vincetoxicum* spp.) // *Environmental Entomology*. 2014. Vol. 36, No 3. P. 631–636. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[631:MBOOSV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[631:MBOOSV]2.0.CO;2)
- Chen W., Amir M.B., Liao Y., Yu H., He W., Lu Z. New insights into the *Plutella xylostella* detoxifying enzymes: Sequence evolution, structural similarity, functional diversity, and application prospects of glucosinolate sulfatases // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2023. Vol. 71, No 29. P. 10952–10969. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c03246>
- Davis S.L., Cipollini D. Do mothers always know best? Oviposition mistakes and resulting larval failure of *Pieris virginiensis* on *Alliaria petiolata*, a novel, toxic host // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16. P. 1941–1950. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0637-2>
- Deng P., Chen L.J., Zhang Z.L., Lin K.J., Ma W.H. Responses of detoxifying, antioxidant and digestive enzyme activities to host shift of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) // *Journal of Integrative Agriculture*. 2013. Vol. 12. P. 296–304. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60228-2](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60228-2)
- Després L., David J.-P., Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22, No 6. P. 298–307. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>
- Dobler S., Petschenka G., Wagschal V., Flacht L. Convergent adaptive evolution – how insects master the challenge of cardiac glycoside-containing host plants // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2015. Vol. 157. P. 30–39. <https://doi.org/10.1111/eea.12340>
- Dowd P.F. Detoxification of plant substances by insects // In: *Handbook of Natural Pesticides*, CRC Press, 2018. P. 181–225.
- Dunley J.E., Brunner J.F., Doerr M.D., Beers E.H. Resistance and cross-resistance in populations of the leafrollers, *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis pyrusana*, in Washington apples // *Journal of Insect Science*. 2006. Vol. 6, No 1. P. 14. https://doi.org/10.1673/2006_06_14.1
- Ehrlich P.R., Raven P.H. Butterflies and plants: a study in coevolution // *Evolution*. 1964. P. 586–608. <https://doi.org/10.2307/2406212>
- Eyres I., Jaquière J., Sugio A., Duvaux L., Gharbi K., Zhou J.J., Ferrari J. Differential gene expression according to race and host plant in the pea aphid // *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25, No 17. P. 4197–4215. <https://doi.org/10.1111/mec.13771>
- Fan S.G., Guo-Jiang W.U. Characteristics of plant proteinase inhibitors and their applications in combating phytophagous insects // *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 2005. Vol. 46. P. 273–292.
- Feder J.L., Berlocher S.H., Roethele J.B., Dambroski H., Smith J.J., Perry W.L., Aluja M. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis* // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2003. Vol. 100, No 18. P. 10314–10319. <https://doi.org/10.1073/pnas.1730757100>
- Feeny P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores // In: Gilbert L., Raven P. (Eds.) *Coevolution of Animals and Plants: Symposium V, First International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, 1973*. – New York, USA: University of Texas Press. P. 1–19.
- Feyereisen R. Insect CYP Genes and P450 Enzymes // In: *Insect Molecular Biology and Biochemistry*, 2012. P. 236–316. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384747-8.10008-X>
- Filchak K.E., Roethele J.B., Feder J.L. Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella* // *Nature*. 2000. Vol. 407, No 6805. P. 739–742. <https://doi.org/10.1038/35037578>
- Fischer H.M., Wheat C.W., Heckel D.G., Vogel H. Evolutionary origins of a novel host plant detoxification gene in

- butterflies // *Molecular Biology and Evolution*. 2008. Vol. 25. P. 809–820. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn014>
- Forbes A.A., Devine S.N., Hippee A.C., Tvedte E.S., Ward A.K., Widmayer H.A., Wilson C.J. Revisiting the particular role of host shifts in initiating insect speciation // *Evolution*. 2017. Vol. 71, No 5. P. 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/evo.13164>
- Fox C.W., Savalli U.M. Maternal effects mediate host expansion in a seed-feeding beetle // *Ecology*. 2000. Vol. 81, No 1. P. 3–7. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0003:MEMHEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0003:MEMHEI]2.0.CO;2)
- Fürstenberg-Hägg J., Zagrobelny M., Bak S. Plant defense against insect herbivores // *International Journal of Molecular Sciences*. 2013. Vol. 14, No 5. P. 10242–10297. <https://doi.org/10.3390/ijms140510242>
- Gassmann A.J., Levy A., Tran T., Futuyma D.J. Adaptations of an insect to a novel host plant: a phylogenetic approach // *Functional Ecology*. 2006. Vol. 20, No 3. P. 478–485. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01118.x>
- Graves S.D., Shapiro A.M. Exotics as host plants of the California butterfly fauna // *Biological Conservation*. 2003. Vol. 110, No 3. P. 413–433. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00233-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00233-1)
- Groman J., Pellmyr O. Rapid evolution and specialization following host colonization in a yucca moth // *Journal of Evolutionary Biology*. 2000. Vol. 13, No 2. P. 223–236. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00159.x>
- Habib H., Fazili K.M. Plant protease inhibitors: a defense strategy in plants // *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*. 2007. Vol. 2, No 3. P. 68–85. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20083089387>
- Heckel D.G. Insect detoxification and sequestration strategies // *Annual Plant Reviews: Insect-Plant Interactions*. 2014. Vol. 47. P. 77–114. <https://doi.org/10.1002/9781118829783.ch3>
- Heidel-Fischer H.M., Vogel H. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds // *Current Opinion in Insect Science*. 2015. Vol. 8. P. 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.02.004>
- Hermisson J., Pennings P.S. Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation // *Genetics*. 2005. Vol. 169, No 4. P. 2335–2352. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.036947>
- Huang W., Siemann E., Wheeler G.S., Zou J., Carrillo J., Ding J. Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant // *Journal of Ecology*. 2010. Vol. 98, No 5. P. 1157–1167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01704.x>
- Janzen D.H. When is it coevolution? // *Evolution*. 1980. Vol. 34, No 3. P. 611–612. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04849.x>
- Jeffries M.J., Lawton J.H. Enemy free space and the structure of ecological communities // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1984. Vol. 23, No 4. P. 269–286. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00145.x>
- Jones L.C. Insects allocate eggs adaptively according to plant age, stress, disease or damage // *Proceedings of the Royal Society B*. 2022. Vol. 289, No 1978. P. 20220831. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0831>
- Jones L.C., Rafter M.A., Walter G.H. Insects allocate eggs adaptively across their native host plants // *Arthropod-Plant Interactions*. 2019. Vol. 13, No 2. P. 181–191. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09688-x>
- Kariñho-Betancourt E. Coevolution: plant-herbivore interactions and secondary metabolites of plants // *Co-evolution of Secondary Metabolites*. 2020. P. 47–76. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_41
- Keeler M.S., Chew F.S. Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host // *Oecologia*. 2008. Vol. 156. P. 559–568. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1005-2>
- Kirsch R., Gramzow L., Theissen G., Siegfried B.D., Ffrench-Constant R.H., Heckel D.G., Pauchet Y. Horizontal gene transfer and functional diversification of plant cell wall degrading polygalacturonases: key events in the evolution of herbivory in beetles // *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2014. Vol. 52. P. 33–50. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2014.06.008>
- Ladner D.T., Altizer S. Oviposition preference and larval performance of North American monarch butterflies on four *Asclepias* species // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2005. Vol. 116, No 1. P. 9–20. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00308.x>
- Laska A., Magalhães S., Lewandowski M., Puchalska E., Karpicka-Ignatowska K., Radwańska A., Skoracka A. A sink host allows a specialist herbivore to persist in a seasonal source // *Proceedings of the Royal Society B*. 2021. Vol. 288, No 1958. P. 20211604. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1604>
- Lavista-Llanos S., Svatoš A., Kai M., Riemensperger T., Birman S., Stensmyr M.C., Hansson B.S. Dopamine drives *Drosophila sechellia* adaptation to its toxic host // *Elife*. 2014. Vol. 3. P. e03785. <https://doi.org/10.7554/eLife.03785>
- Li L., Yuan Y., Wu L., Chen M. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae // *Acta Entomologica Sinica*. 2018. Vol. 61, No 2. P. 232–239. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20183148030>
- Li W., Schuler M.A., Berenbaum M.R. Diversification of furanocoumarin-metabolizing cytochrome P450 monooxygenases in two papilionids: specificity and substrate encounter rate // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2003. Vol. 100, No suppl_2. P. 14593–14598. <https://doi.org/10.1073/pnas.1934643100>
- Lind E.M., Parker J.D. Novel weapons testing: are invasive plants more chemically defended than native plants? // *PLoS One*. 2010. Vol. 5, No 5. P. e10429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010429>
- Liu H., Stiling P. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 1535–1545. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5845-y>
- Liu N., Yue X. Insecticide resistance and cross-resistance in the house fly (Diptera: Muscidae) // *Journal of Economic Entomology*. 2000. Vol. 93, No 4. P. 1269–1275. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.4.1269>

- Macel M., de Vos R.C., Jansen J.J., van der Putten W.H., van Dam N.M. Novel chemistry of invasive plants: exotic species have more unique metabolomic profiles than native congeners // *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4, No 13. P. 2777–2786. <https://doi.org/10.1002/ece3.1132>
- Mao W., Rupasinghe S., Zangerl A.R., Schuler M.A., Berenbaum M.R. Remarkable substrate-specificity of CYP6AB3 in *Depressaria pastinacella*, a highly specialized caterpillar // *Insect Molecular Biology*. 2006. Vol. 15. P. 169–179. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2006.00623.x>
- Mazid M., Khan T.A., Mohammad F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants // *Biology & Medicine*. 2011. Vol. 3. P. 232–249. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20113298981>
- McLain D.K., Shure D.J. Host plant toxins and unpalatability of *Neacoryphus bicrucis* (Hemiptera: Lygaeidae) // *Ecological Entomology*. 1985. Vol. 10. P. 291–298. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00726.x>
- Meijer K., Schilthuizen M., Beukeboom L., Smit C. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant–herbivorous insect systems // *PeerJ*. 2016. Vol. 4. P. e2778. <https://doi.org/10.7717/peerj.2778>
- Messina F.J. Predictable modification of body size and competitive ability following a host shift by a seed beetle // *Evolution*. 2004. Vol. 58, No 12. P. 2788–2797. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01630.x>
- Mitchell C.E., Agrawal A.A., Bever J.D., Gilbert G.S., Hufbauer R.A., Klironomos J.N., et al. Biotic interactions and plant invasions // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9. P. 726–740. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x>
- Mithöfer A., Boland W. Plant defense against herbivores: chemical aspects // *Annual Review of Plant Biology*. 2012. Vol. 63. P. 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- Moody B.F. Tomato oligo microarray investigation of exogenous jasmonic acid induced changes in gene expression. Masters Thesis, Western Illinois University, USA. 2010.
- Mulatu B., Applebaum S.W., Coll M. A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space // *Oikos*. 2004. Vol. 107, No 2. P. 231–238. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13157.x>
- Murphy S.M. Enemy-free space maintains swallowtail butterfly host shift // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004. Vol. 101, No 52. P. 18048–18052. <https://doi.org/10.1073/pnas.0406490102>
- Nakajima M., Boggs C.L., Bailey S., Reithel J., Paape T. Fitness costs of butterfly oviposition on a lethal non-native plant in a mixed native and non-native plant community // *Oecologia*. 2013. Vol. 172. P. 823–832. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2537-z>
- Näsvall K., Wiklund C., Mrazek V., Künstner A., Talla V., Busch H., Backström N. Host plant diet affects growth and induces altered gene expression and microbiome composition in the wood white (*Leptidea sinapis*) butterfly // *Molecular Ecology*. 2020. Vol. 30, No 2. P. 499–516. <https://doi.org/10.1111/mec.15745>
- Nylin S., Bergström A., Janz N. Butterfly host plant choice in the face of possible confusion // *Journal of Insect Behavior*. 2000. Vol. 13. P. 469–482. <https://doi.org/10.1023/A:1007839200323>
- Orr H.A. Adaptation and the cost of complexity // *Evolution*. 2000. Vol. 54. P. 13–20. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00002.x>
- Panini M., Manicardi G.C., Moores G.D., Mazzoni E. An overview of the main pathways of metabolic resistance in insects // *Invertebrate Survival Journal*. 2016. Vol. 13, No 1. P. 326–335. <https://doi.org/10.25431/1824-307X/isj.v13i1.326-335>
- Pauchet Y., Heckel D.G. The genome of the mustard leaf beetle encodes two active xylanases originally acquired from bacteria through horizontal gene transfer // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. Vol. 280. P. 20131021. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1021>
- Petschenka G., Halitschke R., Züst T., Roth A., Stiehler S., Tenbusch L., Exnerová A. Sequestration of defenses against predators drives specialized host plant associations in preadapted milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeinae) // *The American Naturalist*. 2022. Vol. 199, No 6. P. E211–E228. <https://doi.org/10.5061/dryad.bk3j9kdcc>
- Price P.W., Willson M.F. Some consequences for a parasitic herbivore, the milkweed longhorn beetle, *Tetraopes tetraphthalmus*, of a host-plant shift from *Asclepias syriaca* to *A. verticillata* // *Oecologia*. 1976. Vol. 25. P. 331–340. <https://doi.org/10.1007/BF00345606>
- Saha D., Mukhopadhyay A., Bahadur M. Effect of host plants on fitness traits and detoxifying enzymes activity of *Helopeltis theivora*, a major sucking insect pest of tea // *Phytoparasitica*. 2012. Vol. 40. P. 433–444. <https://doi.org/10.1007/s12600-012-0244-2>
- Santos-Garcia D., Mestre-Rincon N., Zchori-Fein E., Morin S. Inside out: microbiota dynamics during host-plant adaptation of whiteflies // *The ISME Journal*. 2020. Vol. 14, No 3. P. 847–856. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0576-8>
- Schlaepfer M.A., Sax D.F., Olden J.D. The potential conservation value of non-native species // *Conservation Biology*. 2011. Vol. 25, No 3. P. 428–437. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>
- Schlaepfer M.A., Sherman P.W., Blossey B., Rynge M.C. Introduced species as evolutionary traps // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8. P. 241–246. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005>
- Sehlmeyer S., Wang L., Langel D., Heckel D.G., Mohagheghi H., Petschenka G., Ober D. Flavin-dependent monooxygenases as a detoxification mechanism in insects: new insights from the arctiids (Lepidoptera) // *PLoS One*. 2010. Vol. 5, No 5. P. e10435. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010435>
- Sharma I., Thakur A., Sharma A., Singh N., Kumar R., Sharma A. Plant secondary metabolites. Singapore: Springer. 2022. 479 pp.
- Simon J.C., d’Alençon E., Guy E., Jacquin-Joly E., Jaquier J., Nouhaud P., Streiff R. Genomics of adaptation to host-plants in herbivorous insects // *Briefings in Functional Genomics*. 2015. Vol. 14, No 6. P. 413–423. <https://doi.org/10.1093/bfgp/elv015>

- Singer M.S., Rodrigues D., Stireman III J.O., Carrière Y. Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore // *Ecology*. 2004. Vol. 85, No 10. P. 2747–2753. <https://doi.org/10.1890/03-0827>
- Steward R.A., Fisher L.M., Boggs C.L. Pre- and post-ingestive defenses affect larval feeding on a lethal invasive host plant // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2019. Vol. 167, No 4. P. 292–305. <https://doi.org/10.1111/eea.12773>
- Sun B.F., Xiao J.H., He S.M., Liu L., Murphy R.W., Huang D.W. Multiple ancient horizontal gene transfers and duplications in lepidopteran species // *Insect Molecular Biology*. 2013. Vol. 22, No 1. P. 72–87. <https://doi.org/10.1111/imb.12004>
- Sun K.K., Yu W.S., Jiang J.J., Richards C., Siemann E., Ma J., et al. Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap // *Journal of Ecology*. 2020. Vol. 108. P. 719–732. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13277>
- Thompson J.N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1988. Vol. 47, No 1. P. 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb02275.x>
- Thompson J.N., Pellmyr O. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera // *Annual Review of Entomology*. 1991. Vol. 36, No 1. P. 65–89. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.000433>
- Tian Z., Chen L., Chen G., Wang J., Ma C., Zhang Y., Zhou Z. Effect of host shift on the gut microbes of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) // *Frontiers in Microbiology*. 2023. Vol. 14. P. 1264788. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1264788>
- Vertacnik K.L., Linnen C.R. Evolutionary genetics of host shifts in herbivorous insects: insights from the age of genomics // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2017. Vol. 1389, No 1. P. 186–212. <https://doi.org/10.1111/nyas.13311>
- Vogel H., Musser R.O., Paz Celorio-Mancera M. de la. Transcriptome responses in herbivorous insects towards host plant and toxin feeding // *Annual Plant Reviews*. 2014. P. 197–233. <https://doi.org/10.1002/9781118829783.ch6>
- Walker L.R., Smith S.D. Impacts of invasive plants on community and ecosystem properties // *Assessment and Management of Plant Invasions*. New York, NY: Springer New York. 1997. P. 69–86. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1926-2_7
- Wang Y., Ma Y., Zhou D.S., Gao S.X., Zhao X.C., Tang Q.B., van Loon J.J. Higher plasticity in feeding preference of a generalist than a specialist: Experiments with two closely related *Helicoverpa* species // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7, No 1. P. 17876. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18244-7>
- War A.R., Buhroo A.A., Hussain B., Ahmad T., Nair R.M., Sharma H.C. Plant defense and insect adaptation with reference to secondary metabolites // *Co-evolution of Secondary Metabolites*. 2020. P. 795–822. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_60
- War A.R., Taggar G.K., Hussain B., Taggar M.S., Nair R.M., Sharma H.C. Plant defence against herbivory and insect adaptations // *AoB Plants*. 2018. Vol. 10, No 4. P. ply037. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply037>
- Wei S.J., Song W., Cao L.J., Chen J.C., Guo W.J., Li H.J., Wen J.B. Deciphering genomic arms race between the chemical defense of a tree and counter-defense of insect herbivores // *Preprint*. 2024. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4245247/v1>
- Welte C.U., de Graaf R.M., van den Bosch T.J.M., Op den Camp H.J.M., van Dam N.M., Jetten M.S.M. Plasmids from the gut microbiome of cabbage root fly larvae encode SaxA that catalyses the conversion of the plant toxin 2-phenylethyl isothiocyanate // *Environmental Microbiology*. 2016. Vol. 18. P. 1379–1390. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12997>
- Wen Z., Rupasinghe S., Niu G., Berenbaum M.R., Schuler M.A. CYP6B1 and CYP6B3 of the black swallowtail (*Papilio polyxenes*): adaptive evolution through subfunctionalization // *Molecular Biology and Evolution*. 2006. Vol. 23, No 12. P. 2434–2443. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl118>
- Wu S., Li C., Zhou Y., Xiao F., Liu D., Wang Y. Invasive plants have higher resistance to native generalist herbivores than exotic noninvasive congeners // *Environmental Entomology*. 2023. Vol. 52, No 1. P. 81–87. <https://doi.org/10.1093/ee/nvac108>
- Wybouw N., Dermauw W., Tirry L., Stevens C., Grbic M., Feyereisen R., Van Leeuwen T. A gene horizontally transferred from bacteria protects arthropods from host plant cyanide poisoning // *eLife*. 2014. Vol. 3. P. 39. <https://doi.org/10.7554/eLife.02365>
- Wybouw N., Pauchet Y., Heckel D.G., Van Leeuwen T. Horizontal gene transfer contributes to the evolution of arthropod herbivory // *Genome Biology and Evolution*. 2016. Vol. 8, No 6. P. 1785–1801. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw119>
- Xing B., Yang L., Gulinuer A., Ye G. Research progress on horizontal gene transfer and its functions in insects // *Tropical Plants*. 2023. Vol. 2, No 1. P. 11–12. <https://doi.org/10.48130/TP-2023-0003>
- Yang F.-Y., Saqib H.S.A., Chen J.-H., Ruan Q.-Q., Vasseur L., He W.-Y., You M.-S. Differential profiles of gut microbiota and metabolites associated with host shift of *Plutella xylostella* // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21, No 17. P. 6283. <https://doi.org/10.3390/ijms21176283>
- Yoon S., Read Q. Consequences of exotic host use: impacts on Lepidoptera and a test of the ecological trap hypothesis // *Oecologia*. 2016. Vol. 181. P. 985–996. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3560-2>
- Yu Q.-Y., Fang S.-M., Zhang Z., Jiggins C.D. The transcriptome response of *Heliconius melpomene* larvae to a novel host plant // *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25, No 19. P. 4850–4865. <https://doi.org/10.1111/mec.13826>
- Yuan Y., Li L., Zhao J., Chen M. Effect of tannic acid on nutrition and activities of detoxification enzymes and acetylcholinesterase of the fall webworm (Lepidoptera: Arctiidae) // *Journal of Insect Science*. 2020. Vol. 20, No 1. P. 8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieaa001>

- Zhang J., Ju R.T., Pan H., Pan S.F., Wu J. Enemy-free space is important in driving the host expansion of a generalist herbivore to an inferior exotic plant in a wetland of Yangtze Estuary // *Biological Invasions*. 2019. Vol. 21. P. 547–559. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1845-6>
- Zhang S., Shu J., Xue H., Zhang W., Zhang Y., Liu Y., Wang H. The gut microbiota in camellia weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation // *mSystems*. 2020. Vol. 5, No 2. P. 10–1128. <https://doi.org/10.1128/msystems.00692-19>
- Zhong H., Li F., Chen J., Zhang J., Li F. Comparative transcriptome analysis reveals host-associated differentiation in *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. P. 13778. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14137-x>

OVERVIEW OF MECHANISMS UNDERLYING THE EARLY STAGES OF PHYTOPHAGOUS INSECT TRANSITION TO ALIEN PLANTS

E.N. Ustinova*, **S.N. Lysenkov****

Department of Biological Evolution, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, 1/12, Moscow 119234, Russia
email: *ustinolena@ya.ru, **s_lysenkov@mail.ru

Alien plants, when introduced into an ecosystem, can become new food sources for native phytophagous insects. However, in the early stages of invasion, insects are often not adapted to utilizing these plants. This paper examines the adaptive mechanisms of phytophagous insects during their host shift to new plants. Morphological, physiological, and behavioral changes necessary for exploiting a new food resource are described. Physiological adaptations may include changes in gene expression, particularly detoxification and digestive enzymes, mutations in detoxifying enzymes that increase metabolic efficiency, mutations in toxin target sites, and increased resistance through horizontal gene transfer or associations with microbiota. Possible scenarios for phytophagous insect transition to alien host plants are discussed, depending on the relative rates of development of physiological and behavioral adaptations in the insect population.

Key words: invasive species, phytophagous insects, adaptive mechanisms, physiological adaptations, detoxification.

ДОПОЛНЕНИЕ К ЧУЖЕРОДНОЙ ФЛОРЕ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

© 2024 Цепкова Н.Л.*, Чадаева В.А.***, Саблирова Ю.М.***

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051
e-mail: *cenelli@yandex.ru; **v_chadayeva@mail.ru; ***sablirva@mail.ru

Поступила в редакцию 5.11.2024; После доработки 30.12.2024. Принята к публикации 30.01.2025

В работе приведены сведения о находке *Sicyos angulatus* L. (Cucurbitaceae) – нового вида чужеродной фракции флоры Кабардино-Балкарской Республики. *S. angulatus*, карантинный объект Евразийского экономического союза, обнаружен на одной из улиц городского округа Нальчик. Отмечено активное расселение вида по территории частного домовладения. С момента опубликования региональных сводок по чужеродной флоре в 2019–2021 гг. установлены новые местонахождения восьми инвазионных видов растений Кабардино-Балкарии. Отмечено расширение ареала *Ambrosia artemisiifolia* L. и *Erigeron annuus* (L.) Pers. у верхних высотных границ произрастания в горах (2000–2300 м над уровнем моря). По результатам мониторинга изменен инвазионный статус *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray., *Bidens frondosa* L., *Euphorbia humifusa* Willd., *Eleusine indica* (L.) Gaertn. из-за массового распространения видов. В перечень инвазионных видов региона предложено включить *Lycopersicon esculentum* Mill., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. и *Vitis vinifera* L.

Ключевые слова: *Sicyos angulatus*, новые местонахождения, инвазионный статус, Кабардино-Балкарская Республика.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-151-161

Введение

Высокий уровень геоморфологического, климатического и ландшафтного разнообразия наряду с интенсивной антропогенной нагрузкой и современными климатическими изменениями определяют уязвимость горных экосистем Кавказа к биологическим инвазиям [Акатова, Акатов, 2019; Егошин, 2021; Пшегусов, Чадаева, 2023; и др.]. В последнее десятилетие данная проблема нашла отражение в исследованиях, направленных на моделирование распространения инвазионных растений в условиях горных территорий [Егошин, 2016, 2021; Пшегусов, Чадаева, 2022, 2023], на изучение их биотических взаимодействий [Чадаева, Пшегусов, 2021; Акатов и др., 2023, 2024], составление региональных списков чужеродных видов Кавказа [Акатова, Акатов, 2019; Шхагапсоев и др., 2018, 2022; Чадаева и др., 2019; Tuniyev, Timukhin, 2017] и подготовку региональных Черных книг [Шхагапсоев и др., 2021].

Ранее по итогам инвентаризации чужеродной флоры Кабардино-Балкарской Республики (Кабардино-Балкарии) нами была представле-

на комплексная информация о 69 видах растений, внедряющихся в антропоценозы, луговые и лесные фитоценозы Центрального Кавказа, с присвоением соответствующего инвазионного статуса [Шхагапсоев и др., 2018, 2021; Чадаева и др., 2019]. В рамках продолжающегося мониторинга чужеродной флоры Кабардино-Балкарии за последние годы получены сведения, позволяющие пересмотреть инвазионный статус ряда видов с учетом тенденций их современного распространения. Для отдельных представителей чужеродной флоры региона отмечено устойчивое возобновление в местах произрастания, что определяет возможность перевода их в категорию инвазионных растений. Особое внимание уделено обнаружению очагов произрастания новых чужеродных видов Кабардино-Балкарии, а также случаям расширения площади произрастания инвазионных растений у верхней высотной границы распространения в горах (выше 2000 м над уровнем моря).

Цель исследования – выявить новые чужеродные виды растений Кабардино-Балкарской Республики, а также новые место-

нахождения известных инвазионных видов для оценки динамики их распространения в регионе.

Материал и методика

Исследования проводили в 2021–2024 гг. на северном макросклоне Центрального Кавказа в границах Кабардино-Балкарской Республики (между 42°54′–44°01′ с. ш. и 42°24′–44°28′ в. д.). На Центральном Кавказе расположены обширные площади территорий свыше 2000 м над уровнем моря, а также все «пятитысячники» Российской Федерации: Эльбрус (5642 м), Дыхтау (5204 м), Шхара (5193 м) и др. Регион характеризуется умеренно теплым и сухим климатом равнинной части, умеренно теплым и влажным климатом предгорий, сухим и холодным климатом горных районов. Восточная часть Кабардино-Балкарии (терский вариант поясности) включает предгорные степи, лесостепь, широколиственные леса из *Fagus orientalis* Lipsky, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный пояса. Западная часть региона (эльбрусский вариант поясности) отличается отсутствием выраженного пояса лесов и более широким распространением ксерофильных видов растений.

В работе использован широко распространенный в настоящее время подход к дифференциации групп инвазионных растений с присвоением одного из четырех инвазионных статусов – по интенсивности захвата новых территорий, способности к натурализации в антропогенных, полуестественных и естественных сообществах, способности к изменению состава и структуры фитоценозов [Виноградова, Майоров, Нотов, 2011; Баранова и др., 2016; и др.]. Названия видов приведены согласно открытому онлайн-атласу и определителю растений «Плантариум» [Плантариум, 2024]. Гербарные образцы растений переданы в Гербарий Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова (ТИЕМТ).

Полученные результаты и их обсуждение

Новый чужеродный вид флоры Кабардино-Балкарии

Sicyos angulatus L. (Cucurbitaceae) – сициос угловатый. Инвазионный статус в

Кабардино-Балкарии: 4 (потенциально инвазионный вид). Однолетняя лиана североамериканского происхождения с тонкими угловато-бороздчатыми стеблями, крупными округлыми 5-лопастными листьями, раздельнополыми желтоватыми цветками и ореховидными односемянными плодами, покрытыми жесткими волосками (рис. 1). Отличается быстрым ростом побегов – до 2–3 м за неделю в начале вегетационного сезона [Разумова, 2022; Туаев, Баззаева, 2022; Önen et al., 2015]. Интенсивным ростом также характеризуются 2–5-ветвистые усики, что позволяет растениям эффективно оплетать объекты антропогенной инфраструктуры, деревья и кустарники (до 6 м в высоту), быстро распространяться по сельскохозяйственным посевам, создавая проективное покрытие около 100% [Gibson et al., 2005; Önen et al., 2015; Thakur, 2016; Farooq et al., 2017; Zhao et al., 2019]. Семена, продуцируемые в августе – ноябре в количестве до 40–80 тыс. шт. на одно растение, способны длительное время сохранять жизнеспособность в почве за счет плотной оболочки [Mann et al., 1981; Smeda, Weller, 2001; Thakur, 2016].

Высокая семенная продуктивность и наличие клювообразных шипов на плодах способствуют эффективному распространению *Sicyos angulatus* на далекие расстояния с семенным, посадочным и продовольственным материалами, грунтом, на колесах автотранспорта и сельскохозяйственной техники, с водными потоками, на одежде людей и шерсти животных [Mann et al., 1981; Smeda, Weller, 2001; Kill et al., 2006; Uchida et al., 2012; Önen et al., 2015].

Нативный ареал вида охватывает восточную часть Северной Америки, откуда *Sicyos angulatus* проник в Канаду и южные штаты США (Флорида, Техас) [EPPO, 2010]. Инвазионный ареал вида включает территорию США и Мексики, а также страны Европы (Норвегия, Швеция, Австрия, Англия, Франция, Германия, Испания, Италия, Греция, Хорватия, Украина, Чехия, Болгария, Грузия и др.) и Азии (Турция, Индия, Корея, Япония, Китай) [Duman, Güner, 1996; Kill et al., 2006; EPPO, 2010; Uchida et al., 2012; Mikeladze et al., 2015; Thakur, 2016]. В Европу вид был

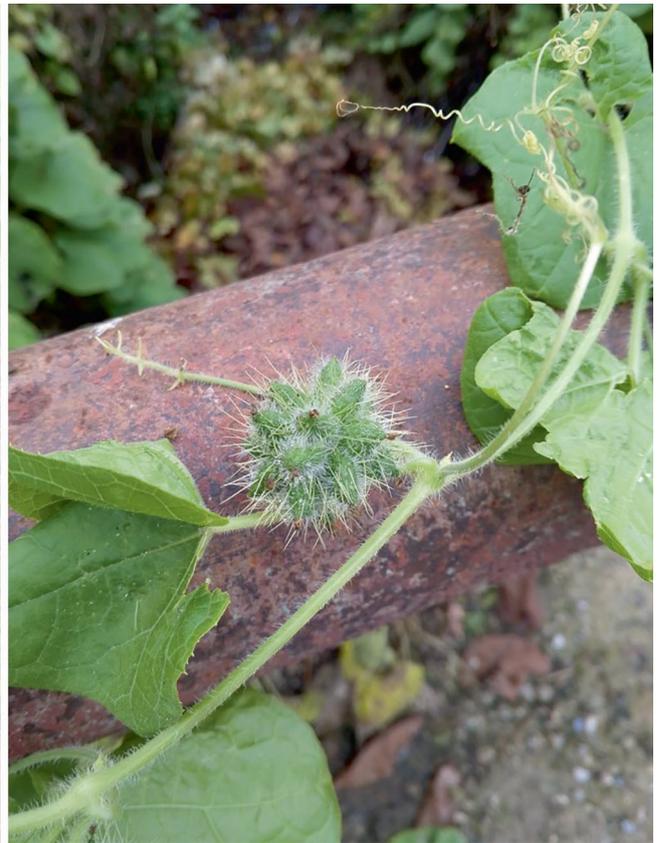


Рис. 1. Соцветие (слева) и плод (справа) *Sicyos angulatus*. Фото Н.Л. Цепковой.

завезен в XIX в. для декорирования стен и заборов домовладений, откуда распространился по антропогенным, полуестественным и естественным сообществам [EPPO, 2010; Mikeladze et al., 2015; Önen et al., 2015]. *Sicyos angulatus* предпочитает влажные местообитания (берега водоемов, речные террасы, канавы, пойменные луга и леса), включая орошаемые сельскохозяйственные поля (посевы кукурузы, сорго, фасоли и сои, плантации томата, сахарного тростника, винограда и фундука) [Schmelzer, Wolf, 1971; Esbenshade et al., 2001; Gibson et al., 2005; Uchida et al., 2012; Mikeladze et al., 2015]. Встречается также по обочинам дорог, на свалках, пустырях населенных пунктов преимущественно равнинных территорий [Smeda, Weller, 2001; Kill et al., 2006; Önen et al., 2015].

У себя на родине, а также в странах Европы и Азии *Sicyos angulatus* считается одним из наиболее агрессивных и трудноискоренимых сорных видов, наносящих серьезный вред сельскохозяйственным посевам, вызывая полегание и обламывание побегов культурных растений, препятствуя доступу света к фотосинтезирующим органам, затрудняя

сбор урожая [Esbenshade et al., 2001; Shimizu et al., 2001; Gibson et al., 2005; Mikeladze et al., 2015], способствуя распространению вредителей и вирусных заболеваний [Schmelzer, Wolf, 1971]. Вид внесен в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза (Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 30.11.2016 № 158), в список инвазивных растений Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO) [EPPO, 2010].

В Российской Федерации *Sicyos angulatus* впервые был отмечен в Республике Северная Осетия – Алания в 2022 г. на территории Бесланского городского поселения на площади около 7 га [Туаев, Базаева, 2022]. Более ранние находки вида в Воронежской области (Юго-Западный парк г. Воронеж, поселок Института им. В.В. Докучаева в Таловском районе) не подтвердились по итогам мониторинга 2019–2012 гг. [Разумова, 2022].

В Кабардино-Балкарской Республике вид был обнаружен нами 19 октября 2024 г. в селении Белая Речка городского окру-

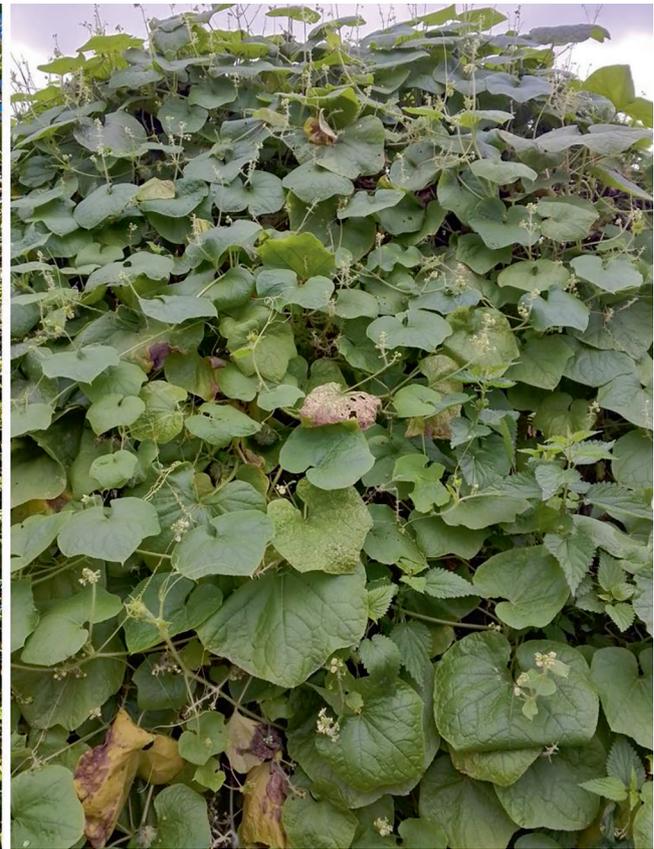
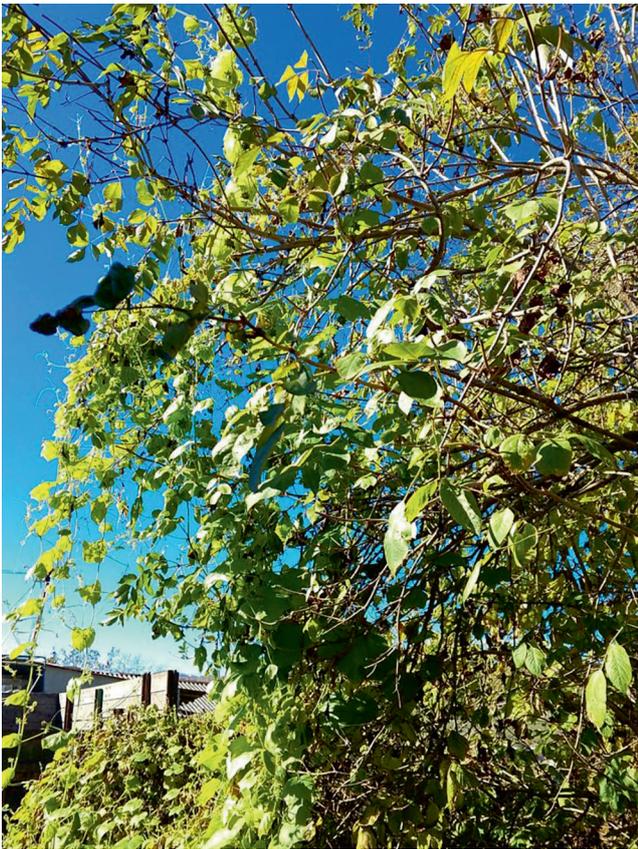


Рис. 2. Побеги *Sicyos angulatus* на кусте *Sambucus nigra* (слева) и заборе частного домовладения (справа) в поселке Белая Речка городского округа Нальчик. Фото Н.Л. Цепковой.

га Нальчик на территории, примыкающей к частному домовладению (43°25'41.7" с. ш., 43°31'54.2" в. д.). На площади 13×5 м побеги *Sicyos angulatus* оплетают кусты *Corylus avellana* L. и *Sambucus nigra* L., газопроводные трубы и забор, стелются по почве (рис. 2). По словам местных жителей, вид появился на данной территории в 2022 г. самостоятельно (не был интродуцирован) и его происхождение неизвестно. По результатам находки было подготовлено информационное письмо в Кабардино-Балкарский референтный центр Россельхознадзора.

Новые местонахождения инвазионных видов растений

Ambrosia artemisiifolia L. (амброзия полыннолистная) – однолетнее растение североамериканского происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 1 (чужеродные виды, способные к натурализации в естественных, полуестественных и антропогенных биоценозах с изменением их состава и структуры). В условиях высокогорья вид был отмечен по обочинам дорог сел.

Терскол на высоте 2100 м над уровнем моря [Шагагпсоев и др., 2021]. В августе 2024 г. массовое произрастание цветущих растений *Ambrosia artemisiifolia* (не менее 200 особей) выявлено нами на высоте 2300 м над уровнем моря в окрестностях поляны Азау у подножия г. Эльбрус (43°15'31.0" с. ш., 42°29'47.3" в. д.) (рис. 3), что полностью согласуется с ранее построенными моделями потенциального распространения вида в горах Кавказа [Пшегусов, Чадаева, 2023]. Вероятнее всего, плоды амброзии на данную территорию были завезены с грунтом при строительстве крупной парковочной автостоянки. Кроме того, одиночные растения *Ambrosia artemisiifolia* впервые отмечены по обочинам грунтовых дорог в лесном массиве у подножия г. Чегет на высоте 2000 м над уровнем моря (43°14'49.0" с. ш., 42°31'12.5" в. д.), куда семенной материал вида, вероятно, попал на колесах автомобилей.

Erigeron annuus (L.) Pers. (мелколепестник однолетний) – однолетнее растение североамериканского происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 1. Ранее

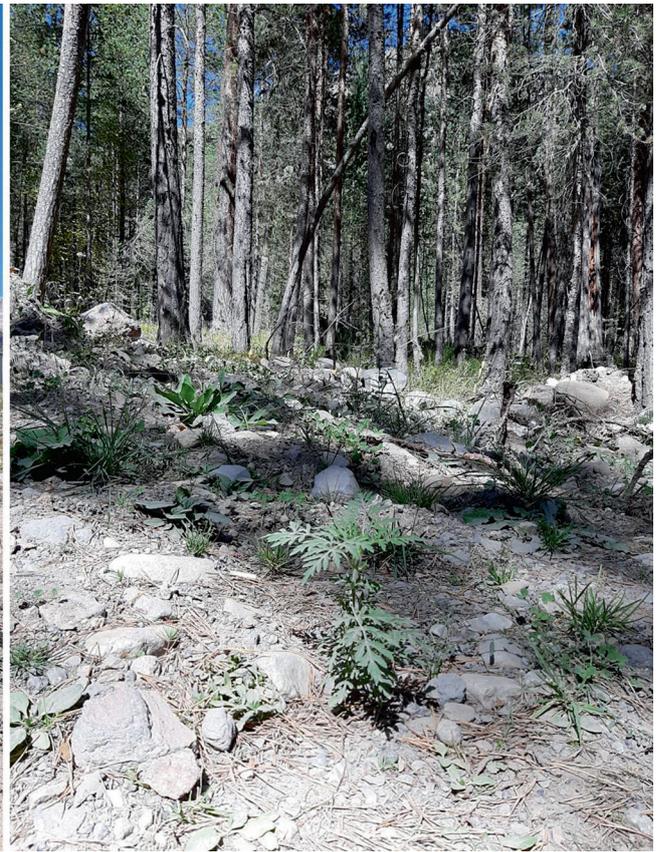


Рис. 3. *Ambrosia artemisiifolia* в высокогорьях Кабардино-Балкарской Республики: окрестности поляны Азау у подножия г. Эльбрус (слева) и обочина грунтовой дороги в лесном массиве у подножия г. Чегет (справа). Фото В.А. Чадаевой.

у верхней высотной границы распространения в горах одиночные особи вида были отмечены нами на высоте 2300 м над уровнем моря по экологической тропе в окрестностях поляны Азау [Шхагапсоев и др., 2021]. В августе 2024 г. в данном районе ($43^{\circ}15'31.0''$ с. ш., $42^{\circ}29'47.3''$ в. д.) выявлено массовое произрастание *Erigeron annuus* (не менее 500 особей) на протяжении около 200 м, что свидетельствует об успешном возобновлении вида в условиях высокогорий Центрального Кавказа и согласуется с ранее построенными моделями пространственного распределения мелколепестника на Кавказе [Pshegusov et al., 2020].

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. & A. Gray. (колючеплодник лопастный) – однолетнее вьющееся растение североамериканского происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 2 (чужеродные виды, активно внедряющиеся в нарушенные, естественные и полуестественные сообщества, продолжая распространение по всей площади обитания). Ранее в регионе отдельные

экземпляры вида были неоднократно отмечены по пустырям, вдоль железнодорожного полотна, на берегу реки в Нальчике, по зарослям кустарников в окрестностях села Урух [Чадаева и др., 2019; Шхагапсоев и др., 2021], что позволило присвоить ему инвазионный статус 4. В ходе полевых экспедиций 2022 г. плотные заросли *Echinocystis lobata* были выявлены нами в пойменном лесу по правому берегу р. Терек в окрестностях села Плановское ($43^{\circ}26'06.8''$ с. ш., $44^{\circ}08'55.5''$ в. д.). Побеги растения массово оплетали подлесок, подрост *Fraxinus excelsior* L. и *Populus tremula* L., доминируя на площади около 1800 м². Вероятно, распространение вида в лесном массиве связано с расположенными неподалеку заброшенными дачными участками, где *Echinocystis lobata* мог культивироваться в качестве декоративного растения. Внедрение вида в естественный биоценоз с распространением на значительной по площади территории, а также неоднократные находки в нарушенных и полуестественных сообществах региона позволяют в настоящее время при-

своить ему инвазионный статус 2. Необходим дальнейший мониторинг распространения *Echinocystis lobata* в пойменных лесах и по прибрежным кустарниковым зарослям.

Bidens frondosa L. (череда олиственная) – однолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 3 (чужеродные виды, активно расселяющиеся в антропоценозах – рудеральных сообществах, урбо- и агроценозах). Из соседних регионов (Северо-Кавказский и Южный федеральные округа) вид внесен в список инвазионных растений южного и северного макросклонов Западного Кавказа, в том числе Черноморского побережья [Акатова, Акатов, 2019; Tuniyev, Timukhin, 2017]. В 2018 г. череда была отмечена нами в четырех локациях по сорным местам в Нальчике с присвоением инвазионного статуса 4 [Чадаева и др., 2019]. К 2024 г. вид массово распространился в черте города, ежегодно возобновляясь в десятках местобитаний: пустыри, обочины дорог, канавы, водостоки, берега озер в курортной зоне, что обусловило изменение его инвазионного статуса.

Euphorbia humifusa Willd. (молочай приземистый) – однолетнее травянистое растение, родиной которого считается Восточная Азия. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 3. Вид внесен в список инвазионных растений Черноморского побережья российской части Кавказа [Tuniyev, Timukhin, 2017]. В 2007 и 2020 гг. вид был отмечен нами единично – в курортной зоне Нальчика и на площади перед Кабардино-Балкарским аграрным университетом (инвазионный статус 4) [Шхагапсоев и др., 2018, 2021]. В настоящее время молочай массово встречается по всей территории Нальчика (сотни локаций), произрастая в трещинах асфальта, межплиточном пространстве, на неухоженных газонах, что свидетельствует об интенсивном распространении *Euphorbia humifusa* в антропоценозах региона.

Eleusine indica (L.) Gaertn. (элевзина индийская) – однолетний плотнокустовой злак, происхождение которого связано с тропическими районами (описан из Индии). Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 3. Вид

внесен в список инвазионных растений южного и северного макросклонов Западного Кавказа, включая Черноморское побережье [Акатова, Акатов, 2019; Tuniyev, Timukhin, 2017]. Впервые в Кабардино-Балкарии вид был найден нами в 2020 г. на газоне частного домовладения в микрорайоне Вольный Аул городского округа Нальчик и на территории бальнеологического курорта в окрестностях села Гедуко (инвазионный статус 4) [Шхагапсоев и др., 2021]. В 2023–2024 гг. вид получил массовое распространение по антропоценозам Нальчика, возобновляясь в местах проникновения. Отмечены десятки новых локаций *Eleusine indica* по обочинам дорог, на газонах, в трещинах асфальтового покрытия, в связи с чем виду присвоен инвазионный статус 3.

Ambrosia trifida L. (амброзия трехраздельная) – однолетнее травянистое растение североамериканского происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 3. Вид внесен в список инвазионных растений Черноморского побережья российской части Кавказа [Tuniyev, Timukhin, 2017]. В 2012 г. очаг амброзии трехраздельной был найден в окрестностях села Средний Урух [Цепкова и др., 2013]. За последующие шесть лет популяция, ежегодно возобновляясь, распространилась на 4 км по окраинам сельскохозяйственных полей и вдоль грунтовых дорог – до села Новый Урух [Чадаева и др., 2019]. К 2024 г. вид продвинулся на 17 км по сельскохозяйственным угодьям до села Аргудан (43°24'15.2" с. ш., 43°54'30.1" в. д.).

Euphorbia davidii Subils (молочай Давида) – однолетнее травянистое растение, естественный ареал которого охватывает север Канады, США и Мексику. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 4. Вид внесен в список инвазионных растений Чеченской Республики [Шхагапсоев и др., 2022]. В Кабардино-Балкарии вид впервые найден в 2014 г. на откосах железной дороги в черте Нальчика [Цепкова, Таумурзаева, 2016]. В 2020 г. второй очаг вида был обнаружен нами в 1,5 км от первого в пойме р. Нальчик. В 2023 г. третья находка одиночных побегов выявлена так же на набережной р. Нальчик (прогулочная зона) в 3,5 км от второго очага (43°28'39.6" с. ш.,

43°36'49.2" в. д.). Во всех местах обнаружения отмечено ежегодное возобновление вида.

Виды, рекомендуемые для включения в черный список

Digitaria sanguinalis (L.) Scop. (росичка кроваво-красная) – однолетнее травянистое злаковое растение, родиной которого считают Средиземноморье. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 3. Вид указан среди основных сорных растений газонов г. Ставрополь [Гречушкина-Сухорукова, 2019], встречается на песках и галечниках, обочинах дорог Республики Адыгея [Сиротюк, Остапенко, 2016], в прибрежных экосистемах низменного Дагестана [Солтанмурадова, Теймуров, 2012], засоряет посевы пропашных культур лесостепной зоны Чеченской Республики [Накаева, Оказова, 2016] и рисовые поля Краснодарского края [Зеленская, 2013]. Нами массовое произрастание *Digitaria sanguinalis* отмечено по сорным местам, обочинам дорог и луговым фитоценозам Черноморского побережья в селах Кепша, Хоста, Кудепста, Хлебороб, г. Адлер (Краснодарский край).

Из соседних регионов (Северо-Кавказский и Южный федеральные округа) вид указан в списке инвазионных растений Черноморского побережья и Чеченской Республики [Шхагапсоев и др., 2022; Tuniyev, Timukhin, 2017]. В 2018–2021 гг. в Кабардино-Балкарии вид имел ограниченное распространение, встречаясь по рудеральным местам и обочинам дорог в предгорной зоне республики (например, в пригороде Нальчика – села Адиух). В 2023–2024 гг. вид получил массовое повсеместное распространение (сотни новых локаций) по сорным местам, газонам, цветникам, обочинам дорог городского округа Нальчик, нередко формируя проективное покрытие около 100%.

Lycopersicon esculentum Mill. (томат съедобный) – многолетнее (в культуре однолетнее) растение южноамериканского происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 4. В регионе культивируется как важнейшее овощное растение. В одичавшем виде массово встречается по сорным местам, строительным площадкам, неухоженным газонам населенных пунктов, в



Рис. 4. *Lycopersicon esculentum* в сосновом лесу у подножия г. Чегет (2000 м над уровнем моря): общий вид (слева) и плодоносящее растение (справа). Фото В.А. Чадаевой.

поймах рек (например, р. Нальчик), по окраинам сельскохозяйственных полей от равнины до среднегорий (до 1700 м над уровнем моря). Распространяется посредством антропохории и зоохории. Вид изредка возобновляется в местах произрастания, в связи с чем не был включен в Черную книгу Кабардино-Балкарской Республики [Шагапсоев и др., 2021]. В августе 2024 г. массовое произрастание плодноящихся растений *Lycopersicon esculentum* было выявлено нами в природном лесном массиве (*Pinus sylvestris* L.) у подножия г. Чегет на высоте 2000 м над уровнем моря (43°14'49.1" с. ш., 42°31'50.0" в. д.). На площади около 450 м² томаты выступали доминантом напочвенного покрова с проективным покрытием 70–95% (рис. 4).

Проникновение семенного материала вида может быть связано с расположенными неподалеку экологической тропой и пикниковыми площадками или, что более вероятно, с периодическим разливом на участке сточных вод из проложенных через лесной массив изношенных канализационных коммуникаций. Требуется дальнейший мониторинг данного участка на предмет возможного возобновления *Lycopersicon esculentum* в 2025 г.

Vitis vinifera L. (виноград культурный) – многолетнее вьющееся длительно культивируемое растение, предположительно средиземноморского (средне-, переднеазиатского) происхождения. Инвазионный статус в Кабардино-Балкарии: 4. Повсеместно возделывается от равнинных до среднегорных районов Кавказа, иногда дичает, внедряясь в лесные фитоценозы. В Кабардино-Балкарии в дикорастущем виде *Vitis vinifera* отмечен нами на окраине леса на г. Большая Кизилвка (43°27'50.7" с. ш., 43°36'09.7" в. д.), по зарослям кустарников на пустырях Нальчика.

Заключение

Sicyos angulatus – новый карантинный вид чужеродной фракции флоры Кабардино-Балкарской Республики, обнаружение которого в регионе является второй подтвержденной находкой для Российской Федерации. Вид выявлен на территории городского округа Нальчик среди сорной растительности одного из частных домовладений, где произрастает с

2022 г. Информационное сообщение о находке передано в Кабардино-Балкарский референтный центр Россельхознадзора.

Новые местонахождения *Echinocystis lobata*, *Bidens frondosa*, *Euphorbia humifusa* и *Eleusine indica* свидетельствуют об интенсивном распространении видов на территории Кабардино-Балкарии с 2019–2021 гг. Для *Echinocystis lobata* предложено изменение инвазионного статуса 4 (потенциально инвазионный вид) на статус 2 (вид, активно распространяющийся по антропогенным, естественным и полустественным сообществам), для *Bidens frondosa*, *Euphorbia humifusa* и *Eleusine indica* – инвазионного статуса 4 на статус 3 (виды, интенсивно распространяющиеся по антропоценозам).

Ambrosia artemisiifolia и *Erigeron annuus* активно распространяются у верхней высотной границы произрастания в горах (2300 м над уровнем моря), что свидетельствует о высоком адаптивном потенциале видов в высокогорьях Центрального Кавказа. Постепенное расширение площади произрастания в регионе отмечено также для ранее единично встречавшихся *Ambrosia trifida* и *Euphorbia davidii*. Возобновление в местах произрастания позволяет включить в черный список Кабардино-Балкарии виды *Digitaria sanguinalis* (инвазионный статус 3), *Lycopersicon esculentum* и *Vitis vinifera* (инвазионный статус 4).

Изложенные в работе сведения являются частью долгосрочного мониторинга инвазионных процессов на Кавказе и представляют интерес для анализа закономерностей распространения чужеродных видов растений в условиях горных территорий.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Ескина Т.Г., Сушкова Н.М., Чефранов С.Г. О площади растительных сообществ, обеспечивающей сохранение их видового богатства в условиях воздействия доминирующих видов // *Экология*. 2023. № 5. С. 396–400. <https://doi.org/10.31857/S0367059723050037> [Akotov V.V., Akatova T.V., Afanasyev D.F., Eskina T.G., Sushkova E.G., Chefranov S.G. On the area of plant communities providing the preservation of their species richness under the impact of the dominant species // *Russian Journal of Ecology*. 2023. Vol. 54, № 5. P. 463–466. <https://doi.org/10.1134/s106741362305003x>].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г. Доминанты в растительных сообществах: характер воздействия на биомассу определяет пороги воздействия на локальное видовое богатство // *Журнал общей биологии*. 2024. Т. 85, № 2. С. 95–108. <https://doi.org/10.31857/S0044459624020025>
- Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. Т. 12, № 2. С. 11–29 [Akatova T.V., Akatov V.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10, Iss. 3. P. 205–219. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030044>].
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н., Колдомова Е.А., Маркова Е.М., Пузырев А.Н. Черная книга флоры Удмуртской Республики. М.: Ижевск, 2016. 67 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды в экосистемах Тверского региона. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. 292 с.
- Гречушкина-Сухорукова Л.А. Ассортимент дернообразующих злаков, используемых для создания декоративных газонов в г. Ставрополе // *Вестник АПК Ставрополя*. 2019. № 3 (35). С. 38–41.
- Егошин А.В. Иноземные виды Юга Российского Причерноморья, их биоклиматические и эколого-географические требования // *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности*. 2016. № 1. С. 7–17.
- Егошин А.В. Прогнозирование влияния климатических изменений на пространственное распределение чужеродного компонента флоры юга черноморского побережья Краснодарского края // *Экосистемы*. 2021. № 26. С. 23–32.
- Зеленская О.В. Анализ синантропной флоры рисовых систем Краснодарского края // *Научный журнал Кубанского государственного аграрного университета*. 2013. № 93 (09). С. 377–393.
- Накаева А.А., Оказова З.П. Флористический состав сорных растений пропашных культур лесостепной зоны Чеченской Республики // *Современные проблемы науки и образования*. 2016. № 4 [Электронный ресурс] // (<https://www.science-education.ru/ru/article/view?d=24909>). Проверено 15.10.2024.
- Плантариум (Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн-атлас и определитель растений) [Электронный ресурс] // (<https://www.plantarium.ru/>). Проверено 25.10.2024.
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Моделирование экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов // *Российский журнал биологических инвазий*. 2022. № 1. С. 107–122. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-107-122> [Pshegusov R., Chadaeva V. Ecological niche modeling of *Galinsoga* Ruiz et Pav. species in the native and Caucasian part of the invasive ranges // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13, № 2. P. 107–122. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020102>].
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Комплексный подход учета экологических факторов в моделях современного распределения и климатогенной динамики *Ambrosia artemisiifolia* L. на Кавказе // *Российский журнал биологических инвазий*. 2023. № 3. С. 149–167. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-149-167> [Pshegusov R.H., Chadaeva V.A. Integrated approach to accounting for environmental factors in models of the current distribution and climatic dynamics of *Ambrosia artemisiifolia* L. in the Caucasus // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2023. Vol. 14, № 4. P. 149–167. <https://doi.org/10.1134/S2075111723040136>].
- Разумова Е.В. Сициос угловатый (*Sicyos angulatus* L.) – карантинный вредоносный организм для России // *Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия растений: мат. Всерос. науч. конф. с международ. участием. Воронеж: Цифровая полиграфия*, 2022. С. 137–142.
- Сиротюк Э.А., Остапенко О.А. Конспект водной и прибрежно-водной флоры Республики Адыгея // *Вестник Адыгейского государственного университета*. 2016. Вып. 1 (176). С. 70–82.
- Солтанмурадова З.И., Теймуров А.А. Фитогеографический анализ флоры прибрежных экосистем низменного Дагестана // *Юг России: экология, развитие*. 2012. № 2. С. 73–79.
- Туаев Д.Н., Баззаева З.И. Сициос угловатый – новый карантинный объект в РСО – Алалия // *Научное обеспечение сельского хозяйства горных и предгорных территорий: мат. III Всерос. студенч. научно-практ. конф. Ч. 1. Владикавказ: Горский госагроуниверситет*, 2022. С. 28–29.
- Цепкова Н.Л., Абрамова Л.М., Таумурзаева И.Т. Инвазивные растения семейства Asteraceae и их сообщества в Кабардино-Балкарии // *Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества*. Т. 2. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 336–337.
- Цепкова Н.Л., Таумурзаева И.Т. Новые виды адвентивных растений в Кабардино-Балкарии // *Труды Ку-*

- банского государственного аграрного университета. 2016. № 6 (63). С. 102–107.
- Чадаева В.А., Пшегусов Р.Х. Закономерности адвентивизации придорожных сообществ юга Российского Причерноморья // Ученые записки Казанского ГУ. 2021. Т. 163, кн. 1. С. 115–136. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2021.1.115136>
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к черному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики). Ч. 2 // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 2. С. 96–113 [Chadaeva V.A., Shhagapsoev S.H., Tsepko N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic): Part 2 // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10, № 3. P. 269–281. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030056>].
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Тайсумов М.А., Шхагапсоева К.А. Черный список флоры Чеченской Республики // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 3. С. 186–200. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-186-200> [Shkhagapsoev S.H., Chadaeva V.A., Taysumov M.A., Shkhagapsoeva K.A. Blacklist of Flora of the Chechen Republic // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13, № 4. P. 551–561. <https://doi.org/10.1134/S2075111722040129>].
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к черному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11, № 3. С. 119–129. [Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A., Tsepko N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic) // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 9, Iss. 4. P. 384–391. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040124>].
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А. Черная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2021. 200 с.
- Duman H., Güner A. A New Record for the Flora of Turkey, Tübitak // Turk. Journal of Botany. 1996. Vol. 20. P. 383–384.
- EPPO. EPPO datasheet on invasive alien plants. *Sicyos angulatus*. Bulletin OEPP / EPPO Bulletin. 2010. Vol. 40 (3). P. 401–406. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2338.2010.02415.x/abstract>
- Esbenshade W.R., Curran W.S., Roth G.W., Hartwig N.L., Orzolek M.D. Effect of row spacing and herbicides on bur cucumber (*Sicyos angulatus*) control in herbicide-resistant corn (*Zea mays*) // Weed Technology. 2001. Vol. 15. P. 348–354.
- Farooq S., Tad S., Onen H., Gunal H., Caldiran U., Ozaslan C. Range expansion potential of two co-occurring invasive vines to marginal habitats in Turkey // Acta Oecologica. 2017. Vol. 84. P. 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.08.004>
- Gibson K.D., Johnson W.G., Hillger D.E. Farmer perceptions of problematic cornsoybean weeds in Indiana // Weed Technology. 2005. Vol. 19. P. 1065–1070.
- Kill J.H., Kong H.Y., Koh K.S., Kim J.M. Management of *Sicyos angulata* spread in Korea // Neobiota. From Ecology to Conservation: 4th European Conference on Biological Invasions. Vienna: BfN-Skripten, 2006. P. 170.
- Mann R.K., Rieck C.E., Witt W.W. Germination and emergence of burcucumber (*Sicyos angulatus*) // Weed Science. 1981. Vol. 29. P. 83–86.
- Mikeladze I., Bolkvadze G., Metreveli M., Chagalidze R., Davitadze M. *Sicyos angulatus* L. new alien species in Southern Colkheta flora (Adjara, Georgia) // Biological Forum-an International Journal. 2015. Vol. 7. P. 266–268.
- Önen H., Cumali Ö., Sonnur T. *Sicyos angulatus* // Türkiye İstilaç Bitkiler Kataloğu / Ed. H. Önen. Ankara: Orta Karadeniz Geçit Kuşağı Tarımsal Araştırma İstasyonu Müdürlüğü. 2015. P. 458–472.
- Pshegusov R., Nazranov Kh., Chadayeva V., Nazranov B. *Erigeron annuus* (L.) Pers. invasion in hay and pasture meadows of the Greater Caucasus: modeling of current and foreseeable spatial distribution // Issue E3S Web of Conferences. 2020. Vol. 222. Article Number 04001. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202022204001>
- Schmelzer K., Wolf P. Wirtspflanzen der Viren und Virosen Europas / Hrsg. M. Klinkovski. Leipzig: Barth, 1971. 262 pp.
- Shimizu N., Morita H., Hirota S. *Sicyos angulatus* L. // Naturalized plant invaders of Japan – 600 Invaders / Eds N. Shimizu, H. Morita, S. Hirota. Tokyo: Zenkokunsonkyoikukyokai, 2001. P. 199.
- Smeda R.J., Weller S.C. Biology and control of bur cucumber // Weed Science. 2001. Vol. 49 (1). P. 99–105.
- Thakur A.K. *Sicyos angulatus* L. (Cucurbitaceae): A new adventive species for the flora of India // Current Science. 2016. Vol. 111 (5). P. 789.
- Tuniyev I.N., Tuniyev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea Coast (Russia) // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2, № 4. P. 2–25. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.046>
- Uchida T., Nomura R., Asaeda T., Rasid H. Co-existence of *Sicyos angulatus* and native plant species in the floodplain of Tama River, Japan // International Journal of Biodiversity and Conservation. 2012. Vol. 4 (9). P. 336–347.
- Zhao F.X., Yan S.H., Li M.H., Liu X.Y., Zhang X.W., Cao Zhao H. Adaptive Strategies of Structures that Enhance Invasion in *Sicyos angulatus* // Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca. 2019. Vol. 47 (4). P. 1323–1330. <https://doi.org/10.15835/nbha47411596>

COMPLEMENT TO THE ALIEN FLORA OF THE KABARDINO-BALKAR REPUBLIC

© 2024 Tsepkova N.L.*, Chadaeva V.A.**, Sablirova Y.M.***

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences, Nalchik 360051
e-mail: *cenelli@yandex.ru; **v_chadayeva@mail.ru; ***sablirova@mail.ru

The paper contains information on the find of *Sicyos angulatus* L. (Cucurbitaceae), a new alien species in the Kabardino-Balkar Republic. *S. angulatus*, a quarantine plant species of the Eurasian Economic Union, was found on one of the streets of the city of Nalchik. We noted an active spread of the species within the territory of one of the households. Since the publication of regional reports on alien flora in 2019-2021, new locations of eight invasive plant species of Kabardino-Balkaria have been established. The range of *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Erigeron annuus* was expanded at the upper altitude boundaries of species occurrence in the mountains (2000-2300 m above the sea level). According to monitoring results, the invasive status of *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray., *Bidens frondosa* L., *Euphorbia humifusa* Willd., *Eleusine indica* (L.) Gaertn was changed due to the massive spread of the species. *Lycopersicon esculentum* Mill., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., and *Vitis vinifera* L. were suggested to include in the list of invasive species of the region.

Key words: *Sicyos angulatus*, new locations, invasive status, Kabardino-Balkar Republic.

NEW HOSTS AND RECORDS OF THE ALIEN ASIAN ANCHOR WORM *LERNAEA CYPRINACEA* LINNAEUS, 1758 (CRUSTACEA: COPEPODA) IN MOROCCO

El Caidi S.¹, Taybi A.F. ²(<http://orcid.org/0000-0001-9652-5407>),
Mabrouki Y.¹(<https://orcid.org/0000-0002-7336-8717>) *

¹ Biotechnology, Conservation and Development of Natural Resources Laboratory, Faculty of Sciences Dhar El Mehraz, University Sidi Mohamed Ben Abdellah, Fez, 30000, Morocco.

E-mail: *youness.mabrouki@usmba.ac.ma

² Applied Biology and Biotechnology Research Team, Nador Multidisciplinary Faculty, University Mohammed Premier, Nador, 62702, Morocco.

Received December 13, 2024; revised December 29, 2024; accepted February 20, 2025

The issue of biological invasions represents a significant global challenge, with invasive species causing considerable losses of biodiversity and disruption to the functioning of ecosystems. Furthermore, alien species can facilitate the introduction of alien and invasive parasites, which can lead to the emergence of novel host-parasite relationships and, consequently, the alteration of the structure of native communities. In this paper, we provide the first record of the Asian anchor worm *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758, in northern Morocco, affecting two endemic freshwater fish species i.e. the Moroccan barb *Carasobarbus fritschii* Günther, 1874, and the Moroccan spiny loach *Cobitis maroccana* Pellegrin, 1929. The infected fishes were found at two different locations in the Sebou stem, demonstrating the gradual spread of the parasitic copepod through the country's northern watersheds. The Asian anchor worm represents an additional threat to these vulnerable fish species, increasing their vulnerability to predation and other environmental and anthropogenic stresses.

Keywords: Anchor worm, alien species, endemic species, co-invasion, new records, North Africa, Sebou River Basin.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-162-164

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Berry C.R., Babey G.J. and Shrader T. Effect of *Lernaea Cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) On Stocked Rainbow Trout (*Oncorhynchus Mykiss*), *J Wildl Dis.*, 1991, vol. 27, no. 2, pp. 206–213.
<https://doi.org/10.7589/0090-3558-27.2.206>
- Bond N.R. Observations on the Effects of the Introduced Parasite *Lernaea Cyprinacea* on a Lowland Population of a Small Native Australian Fish, Mountain Galaxias *Galaxias Olidus*, *Vic. Nat.*, 2004, vol. 121, no. 5, pp. 194–198.
- Clavero M., Esquivias J., Qninba A. et al. Fish Invading Deserts: Non-native Species in Arid Moroccan Rivers, *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 2014, vol. 25, no. 1, pp. 49–60.
<https://doi.org/10.1002/aqc.2487>
- Crivelli A.J. Are Fish Introductions a Threat to Endemic Freshwater Fishes in the Northern Mediterranean Region?, *Biol. Conserv.*, 1995, vol. 72, no. 2, pp. 311–319.
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)00092-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)00092-5)
- Daszak P., Cunningham A.A. & Hyatt A.D. Emerging infectious diseases of wildlife--threats to biodiversity and human health, *science*, 2000, vol. 287, no. 5452, pp. 443–449.
- Demaree J.R., Richard S. Ecology and external morphology of *Lernaea cyprinacea*, *Am. Midl. Nat.*, 1967, pp. 416–427.
- Freyhof J. (Museum für Naturkunde LI for E and BS and Fish) MF (Seriously. IUCN Red List of Threatened Species: *Cobitis Maroccana*. IUCN Red List of Threatened Species 2021. [Last accessed: 10/22/2024].
- Fryer, G., Variation and systematic problems in a group of lemaeid copepods, *Crustaceana*, 1961a, vol. 2, pp. 275–285.
- Fryer, G., The parasitic Copepoda and Branchiura of the fishes of Lake Victoria and the Victoria Nile, *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1961b, vol. 137, no. 1, pp. 41–60. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Fryer G. Habitat selection and the gregarious behaviour in parasitic crustacea, *Crustaceana*, 1966, vol. 10, pp. 199–209.
- Gozlan R.E. St-Hilaire, S., Feist, S.W., Martin, P., & Kent, M.L., Disease Threat to European Fish, *Nature*, 2005, vol. 435, no. 7045, pp. 1046–1046.
- Hassan M., Beatty S.J., Morgan D.L., Doupe R.G. & Lymbery A.J. An Introduced Parasite, *Lernaea Cyprinacea* L., Found on Native Freshwater Fishes in the South West of Western Australia, *J. R. Soc. West. Aust.*, 2008, vol. 91, no. 2, pp. 149–153.

- Hoffman G.L. Parasites of North American Freshwater Fishes, *Cornell. U.P.*, 1976.
- Hossain M.M.M., Ferdoushi J. & Rupom A.H. Biology of anchor worms (*Lernaea cyprinacea*). *J. Entomol. Zool. Stud.*, 2018, vol. 6, no. 1, pp. 910-917.
- Hua C.J., Zhang D., Zou H., Li M. and al. Morphology is not a reliable taxonomic tool for the genus *Lernaea*: molecular data and experimental infection reveal that *L. cyprinacea* and *L. cruciata* are conspecific. *Parasites Vectors*, 2019, vol. 12, pp. 1-13.
- Kabata Z. Parasites and diseases of fish cultured in the tropics, London, 1985.
- Kelly, D.W., Paterson, R.A., Townsend, C.R., et al., Has the Introduction of Brown Trout Altered Disease Patterns in Native New Zealand Fish?, *Freshw. Biol.*, 2009a, vol. 54, no. 9, pp. 1805–1818.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02228.x>
- Kelly D.W., Paterson R.A., Townsend C.R., Poulin R. & Tompkins D.M. Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology?, *Ecology*, 2009b, vol. 90, no. 8, pp. 2047-2056.
- Khalifa K.A. and Post G. Histopathological Effect of *Lernaea Cyprinacea* (a Copepod Parasite) on Fish, *Prog. Fish-Cult.*, 1976, vol. 38, no. 2, pp. 110–113.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1976\)38\[110:HEOL-CA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1976)38[110:HEOL-CA]2.0.CO;2)
- Lebarbenchon C., Poulin R. and Thomas F. Parasitism, Biodiversity, and Conservation Biology, in *Ecology & evolution of parasitism*, Thomas, F., Guégan, J.F., and Renaud, F., Ed., Oxford University Press, New York, USA, 2009, pp. 149–160.
- Lester R.J.G. and Hayward C.J. Phylum Arthropoda, in *Fish Diseases and Disorders*, Woo, P.T.K., Ed., CABI: UK, 2006, vol. 1, pp. 466–565.
<https://doi.org/10.1079/9780851990156.0466>
- Lernaeidae in GBIF Secretariat. 2023. Available from: <https://www.gbif.org/species/9083> [Last accessed: 10/19/2024].
- Lockwood J.L., Hoopes M.F. and Marchetti M.P. *Invasion Ecology*, Wiley, 2013.
- Lymbery A. J., Morine M., Kanani H. G., Beatty S. J. & Morgan D. L. Co-invaders: the effects of alien parasites on native hosts, *Int. J. Parasitol.*, 2014, vol. 3, no. 2, pp. 171-177.
- Mabrouki Y., Taybi A.F., Skalli A. & Sánchez-Vialas A. Amphibians of the Oriental Region and the Moulouya River Basin of Morocco: Distribution and Conservation Notes, *Basic Appl. Herpetol.*, 2019, vol. 33, pp. 19–32.
<https://doi.org/10.11160/bah.134>
- Mabrouki Y., Taybi A.F., Bahhou, J. & Doadrio I. The First Record of the Swordtail *Xiphophorus Herrerii* Heckel, 1848 (Poeciliidae, Actinopterygii) Established in the Wild from Morocco, *J. Appl. Ichthyol.*, 2020, vol. 36, no. 6, pp. 795–800.
<https://doi.org/10.1111/jai.14105>
- Mabrouki Y. & Taybi A.F. The first record of the invasive Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) in the African continent. *Nat. Croat.*, 2022, vol. 31, no. 2, pp.393-398.
<https://doi.org/10.20302/NC.2022.31.28>
- Mastitsky S. E. & Veres J. K. Field evidence for a parasite spillback caused by exotic mollusc *Dreissena polymorpha* in an invaded lake, *Parasitol. Res.*, 2010, vol.106, pp. 667-675.
- Morgan D.L., Gill H.S., Maddern M.G. et Beatty S.J. Distribution and Impacts of Introduced Freshwater Fishes in Western Australia, *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 2004, vol. 38, no. 3, pp. 511–523.
<https://doi.org/10.1080/00288330.2004.9517257>
- Oscoz J., Giménez P. and Durán C. Review and New Records of Non-Indigenous Freshwater Invertebrates in the Ebro River Basin (Northeast Spain), *Aquat. Invasions*, 2010, vol. 5, pp. 263–284.
<https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.3.04>
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M. et al. Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders, *Biol. Invasions*, 1999, vol. 1, pp. 3–19.
- Peeler E.J., Oidtmann B.C., Midtlyng P.J., Miossec L. & Gozlan R.E. Non-Native Aquatic Animals Introductions Have Driven Disease Emergence in Europe, *Biol. Invasions*, 2011, vol. 13, no. 6, pp. 1291–1303.
<https://doi.org/10.1007/s10530-010-9890-9>
- Poulin R. Invasion Ecology Meets Parasitology: Advances and Challenges, *Int. J. Parasitol.: Parasites Wildl.*, 2017, vol. 6, no. 3, pp. 361–363.
<https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.03.006>
- Robinson J. & Avenant-Oldewage A. Aspects of the morphology of the parasitic copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 and notes on its distribution in Africa, *Crustaceana*, 1996, vol. 69, no. 5, pp 610-626.
- Sato M., Kawaguchi Y., Nakajima J., Mukai T., Shimatani Y. & Onikura N. A Review of the Research on Introduced Freshwater Fishes: New Perspectives, the Need for Research, and Management Implications, *Landsc. Ecol. Eng.*, 2010, vol. 6, pp. 99–108.
<https://doi.org/10.1007/s11355-009-0086-3>
- Shariff M., Kabata Z. and Sommerville C. Host Susceptibility to *Lernaea Cyprinacea* L. and Its Treatment in a Large Aquarium System, *J. Fish Dis.*, 1986, vol. 9, no. 5, pp. 393–401.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1986.tb01032.x>
- Stavrescu-Bedivan M.M., Popa O.P. and Popa L.O. Infestation of *Lernaea Cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in Two Invasive Fish Species in Romania, *Lepomis Gibbosus* and *Pseudorasbora Parva*, *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.*, 2014, no. 414, p. 12.
<https://doi.org/10.1051/kmae/2014024>
- Strayer D.L. Alien Species in Fresh Waters: Ecological Effects, Interactions with Other Stressors, and Prospects for the Future, *Freshw. Biol.*, 2010, vol. 55, no. s1, pp. 152–174.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Taraschewski H. Hosts and parasites as aliens, *J. Helminthol.*, 2006, vol. 80, no. 2, pp. 99-128.
- Taybi, A., Mabrouki, Y., & Doadrio, I., The Occurrence, Distribution and Biology of Invasive Fish Species in Fresh and Brackish Water Bodies of NE Morocco, *Arch. Misc. Zool.*, 2020, vol. 18, pp. 59–73.

- <https://doi.org/10.32800/amz.2020.18.0059>
Taybi A.F., Mabrouki Y. & Piscart C. Distribution of Freshwater Alien Animal Species in Morocco: Current Knowledge and Management Issues. *Diversity*, 2023, vol. 15, no. 2, p. 169.
- <https://doi.org/10.3390/d15020169>
Telfer S. and Bown K. The Effects of Invasion on Parasite Dynamics and Communities, *Funct. Ecol.*, 2012, vol. 26, no. 6, pp. 1288–1299.
- <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02049.x>
Waicheim M.A., Arbetman M.P., Rauque Perez C.A. & Viozzi G.P. The invasive parasitic copepod *Lernaea cyprinacea*: updated host-list and distribution, molecular identification and infection rates in Patagonia, *Aquat. Invasions*, 2019, vo. 14, no. 2, pp. 50–364.
- <https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.2.12>
Welicky R.L., De Swardt J., Gerber R., Netherlands E.C. & Smit N.J. Drought-Associated Absence of Alien Invasive Anchorworm, *Lernaea Cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae), Is Related to Changes in Fish Health, *Int. J. Parasitol.: Parasites Wildl.*, 2017, vol. 6, no. 3, pp. 430–438.
- <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.01.004>
Woo P.T.K. and Shariff M. *Lernaea Cyprinacea* L. (Copepoda: Caligidea) in *Helostoma Temmincki* Cuvier & Valenciennes: The Dynamics of Resistance in Recovered and Naive Fish, *J. Fish Dis.*, 1990, vol. 13, no. 6, pp. 485–493.
- <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1990.tb00807.x>

MONOGENEA ON EXOTIC INDIAN FRESHWATER FISH. 6. CO-INTRODUCTION OF *CICHLIDOGYRUS SCLEROSUS* (PLATYHELMINTHES: MONOGENEA) WITH AN INVASIVE NILE TILAPIA *OREOCHROMIS NILOTICUS* (TELEOSTEI: CICHLIDAE)

Matey C., Singh S., Prakash S., Tripathi A.*

Department of Zoology, University of Lucknow, Lucknow-226007, India
e-mail: *tripathi_amit@lkouniv.ac.in (<https://orcid.org/0000-0002-2751-4437>)

Received August 17, 2024; revised December 28, 2024; accepted February 20, 2025

Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Cichliformes: Cichlidae) is one of the most widespread invasive fish species and is host to a plethora of pathogens and parasites. However, no information is available about the health status or infectious diseases of either cultured or wild *O. niloticus* in India. This article provides the first report of *Cichlidogyrus sclerosus*, an exotic monogenean (platyhelminth) parasite, from wild *O. niloticus* in north India. Partial sequence data from the 28S rRNA gene fragments and the 18S-ITS1 region corroborated the initial determination based on morphological characteristics. The potential impact of parasite assemblage of invasive *O. niloticus*, including *C. sclerosus*, are discussed.

Keywords: fish parasite, BLAST, phylogenetic analysis, invasive species
DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-165-167

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

REFERENCES

- Akoll P., Konecny R., Mwanj W. and Schiemer F. Risk assessment of parasitic helminths on cultured Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.), *Aquac.*, 2012, vol. 356, pp. 123–127. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.05.027>
- Arthur R.I., Lorenzen K., Homekingkeo P., Sidavong K., Sanvilaikham B. and Garaway C.J. Assessing impacts of introduced aquaculture species on native fish communities: Nile tilapia and major carps in SE Asian freshwaters, *Aquac.*, 2009, vol. 299, pp. 81e88. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.11.022>
- Attayde J.L., Brasil J. and Menescal R.A. Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil, *Fish Manag Ecol.*, 2011, vol. 18, pp. 437e443. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00796.x>
- Bakke T.A., Harris P.D., Hansen H., Cable J. and Hansen L.P. Susceptibility of Baltic and East Atlantic salmon *Salmo salar* stocks to *Gyrodactylus salaris* (Monogenea), *Dis Aquat Org.*, 2004, vol. 58, pp. 171–7. <https://doi.org/10.3354/dao058171>
- Behera B.K., Pradhan P.K., Swaminathan T.R., Sood N., Paria P., Das A., Verma D.K., Rajkumar, Yadav M.K., Dev A.K., Parida P.K., Das B.K., Lal K.K. and Jena J.K. Emergence of tilapia lake virus associated with mortalities of farmed Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus 1758) in India, *Aquac.*, 2018, vol. 484, pp. 168–174. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.11.025
- Britton J.R., Pegg J. and Williams C.F. Pathological and ecological host consequences of infection by an introduced fish parasite, *PLoS ONE.*, 2011, vol. 6, pp. e26365. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026365>
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M. and Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revised, *J Parasitol.*, 1997, vol. 83, pp. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Christison K. (2002) Branchial monogenean parasites (Monogenea: Dactylogyridae) of fishes from the Okavango River and Delta, Botswana. PhD Thesis, University of the Free State, South Africa, pp 155.
- De Silva S.S., Subasinghe R.P., Bartley D.M. and Lowther A. Tilapias as Alien Aquatics in Asia and the Pacific: A Review, FAO Fisheries Technical Paper. No. 453, 2004, pp. 65.
- Douëllou L. Monogeneans of the genus *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) from cichlid fishes of Lake Kariba (Zimbabwe) with descriptions of five new species, *Syst. Parasitol.*, 1993, vol. 25, pp. 159–186.
- El-Sayed A.F.M. and Fitzsimmons K. From Africa to the world-The journey of Nile tilapia, *Rev. Aquac.*, 2023, vol. 15, pp. 6–21. <https://doi.org/10.1111/raq.12738>
- Froese R. and Pauly D. (Eds.) FishBase. World Wide Web electronic publication. Available at www.fishbase.org. Accessed November 2, 2023.
- Genovesi P. and Carnevali, L. Invasive alien species on European islands: eradications and priorities for future work. In: Veitch D. and Clout M (ed) *Island Invasives: Eradication and Management* IUCN, Gland, Switzerland, 2011, pp 56–62.

- Gu D.E., Ma G.M., Zhu Y.J., Xu M., Luo D., Li Y.Y., Wei H., Mu X.D., Luo J.R. and Hu Y.C. The impacts of invasive Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) on the fisheries in the main rivers of Guangdong Province, China, *Biochem Syst and Ecol.*, 2015, vol. 59, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.01.004>.
- Hall T. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT, *Nucleic Acids Symp Ser.*, 1999, vol. 41, pp. 95–98.
- Hassouna N., Michot B. and Bachellerie J.P. The complete nucleotide sequence of mouse 28S rRNA gene. Implications for the process of size increase of the large subunit rRNA in higher eukaryotes, *Nucleic Acid Res.*, 1984, vol. 12, pp. 3563–3583. <https://doi.org/10.1093/nar/12.8.3563>
- Jiménez-García M.I., Vidal-Martinez V.M. and Lopez-Jimenez S. Monogeneans in Introduced and Native Cichlids in Mexico: Evidence for Transfer, *J Parasitol.*, 2001, vol. 87, pp. 907–909. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2001\)087\[0907:MIANC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2001)087[0907:MIANC]2.0.CO;2)
- Jones S.R. The occurrence and mechanisms of innate immunity against parasites in fish, *Dev Comp Immunol.*, 2001, vol. 25, pp. 841–852. [https://doi.org/10.1016/S0145305X\(01\)00039-8](https://doi.org/10.1016/S0145305X(01)00039-8)
- Joshi K.D., Basheer V.S., Kumar A., Srivastava S.M., Sahu V. and Lal K.K. Alien fish species in open waters of India: Appearance, establishment and impacts, *The Indian J Anim Sci.*, 2021, vol. 91, pp. 167–173.
- Kabata Z. Parasites and Diseases of Fish Cultured in the Tropics. Taylor & Francis, London-Philadelphia, 1985.
- Lerssutthichawal T., Maneepitaksanti W. and Purivirojkul W. Gill Monogeneans of Potentially Cultured Tilapias and First Record of *Cichlidogyrus mbirizei* Buninga et al., 2012, in Thailand, *Walailak. J. Sci. & Tech.*, 2015, vol. 13, no. 7, pp. 543–553.
- Lockwood J.L., Hoopes M.F. and Marchetti M.P. Invasion ecology. Blackwell, Oxford., 2007.
- Maneepitaksanti W. and Nagasawa K. Monogeneans of *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Dactylogyridae), gill parasites of tilapias, from Okinawa Prefecture, Japan, *Biogeography*, 2012, vol. 14, pp.111–119.
- Mendlová M., Desdevises Y., Cívánová K., Pariselle A. and Šimková A. Monogeneans of West African Cichlid Fish: Evolution and Cophylogenetic Interactions, *PLoS ONE.*, 2012, vol. 7, pp. e37268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037268>
- NFDB Guidelines for responsible farming of tilapia in India, 2015 <https://nfdb.gov.in/welcome/guidelines>, Accessed December 18, 2023.
- Paperna I. and Thurston J.P. Monogenetic trematodes collected from cichlid fish in Uganda; including the description of five new species of *Cichlidogyrus*, *Rev Zool Bot Afr.*, 1969, vol. 79, pp. 15–33.
- Peeler E.J., Oidtmann B.C., Midtlyng P.J., Miossec L. and Gozlan R.E. Non-native aquatic animals introductions have driven disease emergence in Europe, *Biol Invasions.*, 2011, vol. 13, pp. 1291–1303.
- Peterson M.S., Slack W.T. and Woodley C.M. The occurrence of non-indigenous Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) in coastal Mississippi, USA: ties to aquaculture and thermal effluent, *Wetlands.*, 2005, vol. 25, pp. 112–121. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2005\)025\[0112:TOONNT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2005)025[0112:TOONNT]2.0.CO;2)
- Prieto A., Fajer E. and Vinjoy M. *Cichlidogyrus sclerosus* (Monogenea: Ancyrocephalinidae) in *Tilapia hornorum* × *Tilapia mossambica* (perca dorada) under intensive cultivation, *Rev. Salud Anim.*, 1985, vol. 7, pp. 291–295.
- Poulin R., Paterson R.A., Townsend C.R., Tompkins D.M. and Kelly W. Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems, *Freshwater Biol.*, 2011, vol. 56, pp. 676–688. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02425.x>
- Preena P.G., Dharmaratnam A. and Swaminathan T.R. Antimicrobial resistance analysis of pathogenic bacteria isolated from freshwater Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) cultured in Kerala, India, *Curr. Microbiol.*, 2020, vol. 77, pp. 3278–3287. <https://doi.org/10.1007/s00284-020-02158-1>
- Pugachev O.N., Gerasev P.I., Gushev A.V., Ergens R. and Khotenowsky I. Guide to Monogenoidea of freshwater fish of Palaearctic and Amur Regions. Ledizione-Ledi, Milan, 2009.
- Raj N.S., Swaminathan T.R., Dharmaratnam A., Raja S.A., Ramraj D. and Lal K.K. *Aeromonas veronii* caused bilateral exophthalmia and mass mortality in cultured Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) in India, *Aquac.*, 2019, vol. 512, pp. 734278. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734278>
- Rao M., Kumar S.H., Kumar S., Bedekar M.K., Tripathi G. and Valappil R.K. Microbiological investigation of Tilapia lake virus-associated mortalities in cage-farmed *Oreochromis niloticus* in India, *Aquac Int.*, 2021, vol. 29, pp. 511–526. <https://doi.org/10.1007/s10499-020-00635-9>
- Rio-Zaragoza O.B.D., Fajer-Avila E.J. and Almazan-Rueda P. Haematological and gill responses to an experimental infection of dactylogyrid monogeneans on the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869), *Aquac Res.*, 2010, vol. 41, pp. 1592–1601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02471.x>.
- Roberts R.J. and Sommerville C. Diseases of tilapias. In: Pullin, R.S.V. & McConnell, R.H. (Eds) The biology and culture of tilapias. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines: ICLARM Conference Proceedings., 1982, vol. 7, pp. 247–263.
- Schmid-Hempel P. Evolutionary parasitology: the integrated study of infections, immunology, ecology, and genetics. Oxford University Press, Oxford., 2011.
- Singh A.K. and Lakra W.S. Risk and benefit assessment of alien fish species of the aquaculture and aquarium trade into India, *Rev. Aquac.*, 2011, vol. 3, pp. 3–18. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2010.01039.x>
- Šimková A., Plaisance L., Matějusová I., Morand S. and Verneau O. Phylogenetic relationships of the Dactylogyridae Bychowsky, 1933 (Monogenea: Dactylogyridea): the need for the systematic revision of the Ancyrocephalinae Bychowsky, 1937, *Syst Parasitol.*, 2003, vol. 54, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1023/A:1022133608662>

- Šimková A., Matějusková I. and Cunningham C.O. A molecular phylogeny of the Dactylogyridae sensu Kritsky & Boeger (1989) (Monogenea) based on the D1-D3 domains of large subunit rDNA, *Parasitol.*, 2006, vol. 133, pp. 43–53. <https://doi.org/10.1017/S0031182006009942>
- Shinn A.P., Avenant-Oldewage A., Bondad-Reantaso M.G., Cruz-Laufer A.J., García-Vásquez A., Hernández-Orts J.S., Kutcha R., Longshaw M., Metselaar M., Pariselle A., de Leon G.P.P., Pradhan P.K., Rubio-Godoy M., Sood N., Vanhove M.P.M. and Deveney M.R. A global review of problematic and pathogenic parasites of farmed tilapia, *Rev Aquac.*, 2023, vol. 15, pp. 92–153. <https://doi.org/10.1111/raq.12742>
- Sinnappah N.D., Lim L.H.S., Rohde K., Tinsley R., Combes C. and Verneau, O. A paedomorphic parasite associated with a neotenic amphibian host: phylogenetic evidence suggests a revised systematic position for Sphyrnariidae within anuran and turtle polystomatoineans, *Mol Phylogenet Evol.*, 2001, vol. 18, pp. 189–201. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0877>
- Sumithra T.G., Reshma K.J., Anusree V.N., Sayooj P., Sharma S.R.K., Suja G., Amala P.V., Joseph S. and Sanil N.K. Pathological investigations of *Vibrio vulnificus* infection in Genetically Improved Farmed Tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) cultured at a floating cage farm of India, *Aquac.*, 2019, vol. 511, pp. 734217. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734217>
- Tamura K., Stecher G. and Kumar S. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11, *Mol Biol Evol.*, 2021, vol. 38, pp. 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Thompson J.D., Gibson T.J. and Higgins D.G. Multiple sequence alignment using ClustalW and ClustalX, *Curr Protoc Bioinform.*, 2003, vol. 1, pp. 2–3. <https://doi.org/10.1002/0471250953.bi0203s00>
- Thoney D.A. and Hargis Jr. W.J. Monogenea (Platyhelminthes) as hazards for fish in confinement, *Annu Rev Fish Dis.*, 1991, vol. 1, pp. 133–153. [https://doi.org/10.1016/0959-8030\(91\)90027-H](https://doi.org/10.1016/0959-8030(91)90027-H)
- Torchin M.E., Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J. and Kuris A.M. Introduced species and their missing parasites, *Nature.*, 2003, vol. 421, pp. 628–630. <https://doi.org/10.1038/nature01346>
- Trewavas E. Tilapiine species of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum (Natural History), London, 1983.
- Tripathi, A., Agrawal, N., and Srivastava, N., Monogeneoidea on Exotic Indian Freshwater Fishes. 1. A New Geographical Record of *Sciadicleithrum iphthimum* Kritsky, Thatcher, and Boeger, 1989 (Dactylogyridae) with the first Description of its egg, *Comp. Parasitol.*, 2010, vol. 77, no. 1, pp. 83–86. <https://doi.org/10.1654/4382.1>
- Tripathi, A., Rajvanshi, S., and Agrawal, N., Monogeneoidea on exotic Indian freshwater fishes. 2. Range expansion of *Thaparocleidus caecus* and *T. siamensis* (Dactylogyridae) by introduction of striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* (Pangasiidae), *Helminthologia.*, 2014, vol. 51, pp. 23–30. <https://doi.org/10.2478/s11687-014-0204-0>
- Tripathi, A., Monogeneoidea on exotic Indian freshwater fish. 3. Are Indian guidelines for importation of exotic aquarium fish useful and can they be implemented; The case of Neotropical *Gussevia spiralocirra* Kohn and Paperna, 1964, *Curr. Sci.*, 2015, vol. 108, pp. 2101–2105. <https://www.jstor.org/stable/24905581>
- Tripathi A., Matey C. and Agarwal, N. Monogeneoidea on exotic Indian freshwater fish. 4. *Dactylogyrus minutus* from Platinum Ogon, an ornamental variety of the common carp *Cyprinus carpio* (Cypriniformes, Cyprinidae), *BioInvasions Rec.*, 2022, vol. 11, pp. 510–523. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.2.23>
- Tripathi A. and Matey C. Monogenea on exotic Indian freshwater fish. 5. First report of pathogenic *Gussevia asota* (Platyhelminths) from Oscar *Astronotus ocellatus* (Agassiz 1831) (Perciformes: Cichlidae), *Zootaxa.*, 2023, vol. 5231, no. 1, pp. 052–064. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5231.1.4>
- Wilson J.R., Saunders R.J. and Hutson K.S. Parasites of the invasive tilapia *Oreochromis mossambicus*: evidence for co-introduction, *Aquatic Invasions.*, 2019, vol. 14, no. 2, pp. 332–349. <https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.2.11>

RISK ASSESSMENT, POTENTIAL DISTRIBUTION, AND PUBLIC INTEREST OF ALLERGENIC WEED, COMMON RAGWEED *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L., INVASIVE TO SOUTH AFRICA

Tinyiko C. Shivambu^{1,†}, Moleseng C. Moshobane^{2,*†}, Ndivhuwo Shivambu³, Takalani Nelufule¹, Nimmi Seoraj-Pillai³ and Tshifhiwa C. Nangammbi³

¹Department of Environmental Sciences, University of South Africa, Private Bag X6, Florida Science Campus, 1710, South Africa

²South African National Biodiversity Institute, Pretoria National Botanical Garden, 2 Cussonia Avenue, Brummeria, Silverton, 0184, South Africa

³Department of Nature Conservation, Faculty of Science, Tshwane University of Technology, Private Bag X680, Pretoria West 0001, South Africa

*Corresponding authors: Moleseng C. Moshobane (email: moshobanemc@gmail.com)

[†]Joint First Authors.

Received June 20, 2024; revised December 4, 2024; accepted February 16, 2025

Ambrosia artemisiifolia L., commonly known as common ragweed, is one of the world's widely distributed invasive vascular proliferous weed plants. The establishment of this plant is mainly associated with myriad introductory pathways, which is worrisome given that the species is expanding globally, including countries with limited resources. In this study, we use the Australian Weed Risk Assessment (AWRA) to determine the potential impacts of common ragweed in South Africa. Species distribution modelling (SDM) was applied to determine areas likely to be climatically suitable for this weed under current and future climatic scenarios. Lastly, we used Google Trend analysis to examine the global interest of online public members regarding invasive ragweed topics. The AWRA score was high (32/49) for this weed, suggesting high risk, particularly in the environment (Score: 23) and agricultural production sectors (Score: 24). Our SDM revealed that *A. artemisiifolia* has wide climatic tolerance and both current and future scenarios showed slight changes in predictions. Google trend analysis showed that common ragweed was the most trending term, with the highest relative search hits (100%) between 2004 and 2009. Common ragweeds and weeds (both ranked 100%) were the most related search queries, followed by ragweed allergy and allergies, with relative hits ranked 74% and 54%, respectively. Of the 17 countries and one island, the United States of America, Austria, Canada, and Saint Pierre and Miquelon Islands had the highest relative search hits, ranging between 75% and 100%. Our results recommended prioritising this species for clearing due to its high risk to the recipient system and climatic suitability. It is worth mentioning that incorporating Google trends in this study provided a vital understanding of human interest and behaviour towards invasive common ragweed on a global scale. We, therefore, recommended that common ragweed be included in the national list of prohibited species so that management and surveillance for early detection are provided before it expands to uninvaded ranges.

Keywords: biological invasions; legislation; pollen allergy; Google trend, Weed, common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-168-172

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

References

- Allard HA (1943) The North American ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science* 98: 292–294. <https://doi.org/10.1126/science.98.2544.292>
- Arora VS, McKee M, Stuckler D (2019) Google Trends: opportunities and limitations in health and health policy research. *Health Policy* 123: 338–341. <https://doi.org/10.1016/j.healthpol.2019.01.001>
- Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods Ecology and Evolution* 3: 327–338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>
- Bass DJ, Delpech V, Beard J, Bass P, Walls RS (2000) Ragweed in Australia. *Aerobiologia* 16: 107–111. <https://doi.org/10.1023/A:1007696112953>
- Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian Weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* 55: 463–476. <https://doi.org/10.4141/cjps75-072>
- Booth TH, Nix HA, Busby JR, Hutchinson MF (2014) BIOCLIM: the first species distribution modelling pack-

- age, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions* 20: 1–9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Bollinger EK, Harper SJ, Barrett GW (1991) Effects of seasonal drought on old-field plant communities. *The American Midland Naturalist* 125: 114–125. <https://doi.org/10.2307/2426374>
- Brandes D, Nitzsche J (2006) Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to Germany. Newsletter of the German Plant Protection Service in Braunschweig 58: pp. 286. Available at <http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00016647> [Accessed June 08th 2022]
- Bullock JM, Chapman D, Schafer S, Roy D, Girardello M, Haynes T, Beal S, Wheeler B, Dickie I, Phang Z, Tinch R, Čivić K, Delbaere B, Jones-Walters L, Hilbert A, Schrauwen A, Prank M, Sofiev M, Niemelä S, Räisänen P, Lees B, Skinner M, Finch S, Brough C (2010) Assessing and controlling the spread and the effects of common ragweed in Europe. Final report: ENV.B2/ETU/2010/0037, Natural Environment Research Council, UK, pp. 456. Available at https://circabc.europa.eu/sd/d/d1ad57e8-327c.../Final_Final_Report.pdf [Accessed June 08th 2022]
- Carta S, Medda A, Pili A, Reforgiato Recupero D, Saia R (2018) Forecasting e-commerce products prices by combining an autoregressive integrated moving average (ARIMA) model and google trends data. *Future Internet* 11: 5. <https://doi.org/10.3390/fi11010005>
- Chapman DS, Haynes T, Beal S, Essl F, Bullock JM (2014) Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. *Global Change Biology* 20: 192–202. <https://doi.org/10.1111/gcb.12380>
- Chauvel B, Dessaint F, Cardinal-Legrand C, Bretagnolle F (2006) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* 33: 665–673. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01401.x>
- Chen H, Chen L, Albright TP (2007) Predicting the potential distribution of invasive exotic species using GIS and information-theoretic approaches: a case of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) distribution in China. *Chinese Science Bulletin* 52: 1223–1230. <https://doi.org/10.1007/s11434-007-0192-2>
- Chikoye D, Weise SF, Swanton CJ (1995) Influence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) time of emergence and density on white bean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Sci* 43: 375–380. <https://doi.org/10.1017/S0043174500081352>
- Choi H, Varian H (2012) Predicting the present with google trends. *Economic Record* 88: 2–9
- Coble HD, Williams FM, Ritter RL (1981) Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) interference in soybeans (*Glycine max*). *Weed Science* 29: 339–342. <https://doi.org/10.1017/S0043174500062081>
- Cunze S, Leiblein MC, Tackenberg O (2013) Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change. *International Scholarly Research Notices* 2013: 1–9. <https://doi.org/10.1155/2013/610126>
- Deen W, Hunt T, Swanton CJ (1998) Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Science* 46: 555–560. <https://doi.org/10.1017/S0043174500091098>
- Department of Environmental Affairs. (2014). National Environmental Management: Biodiversity Act 2004 (Act No. 10 of 2004). Alien and Invasive Species Lists (pp. 3–80). Pretoria: Government Gazette of South Africa.
- Department of Environmental Affairs (2016). National Environmental Management: Biodiversity Act, 2004 (Act no. 10 of 2004) Alien and Invasive Species Lists, 2016. Government Gazette, 40166, 31–104.
- Dickson TL, Hopwood JL, Wilsey BJ (2012) Do priority effects benefit invasive plants more than native plants? An experiment with six grassland species. *Biological Invasions* 14: 2617–2624. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0257-2>
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Eichenauer VZ, Indergand R, Martínez IZ, Sax C (2022) Obtaining consistent time series from Google Trends. *Economic Inquiry* 60: 694–705. <https://doi.org/10.1111/ecin.13049>
- Essl F, Biró K, Brandes D, Broennimann O, Bullock JM, Chapman DS, Chauvel B, Dullinger S, Fumanal B, Guisan A, Karrer G, Kazinczi G, Kueffer C, Laitung B, Lavoie C, Leitner M, Mang T, Moser D, Müller-Schärer H, Petitpierre B, Richter R, Schaffner U, Smith M, Starfinger U, Vautard R, Vogl G, Lippe M von der, Follak S (2015) Biological Flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia*. *Journal of Ecology* 103: 1069–1098. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12424>
- European Food Safety Authority (EFSA) (2010) Scientific opinion on the effect on public or animal health or on the environment on the presence of seeds of *Ambrosia* spp. in animal feed. *ESFA Journal* 8: 1566. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2010.1566>
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *The International Journal of Climatology* 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Fourcade Y, Engler JO, Rödder D, Secondi J (2014) Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: a performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PLoS One* 9: e97122. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097122>
- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F (2007a) Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann Agric Environ Med* 14: 233–236.
- GBIF.org (2021) Ragweed *Ambrosia artemisiifolia* L. occurrence records. Available at <https://doi.org/10.15468/dl.3pm4j6> [Accessed at August 26th 2021]

- Gentili R, Gilardelli F, Bona E, Prosser F, Selvaggi A, Alessandrini A, Martini F, Nimis PL, Willhalm T, Adorni M, Ardenghi NMG, Barni E, Bonafede F, Bonini M, Bouvet D, Buffa G, Ciappetta S, Giordana F, Faggi G, Ghiani A, Ghillani L, Marcucci R, Masin R, Morelli V, Montagnani C, Montanari S, Peccenini S, Pellizzari M, Romani E, Saiani D, Scortegagna S, Sirotti M, Truzzi A, Vignodelli M, Bagli L, Fiandri F, Siniscalco C, Citterio S (2017) Distribution map of *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) in Italy. *Plant Biosystematics* 151:381–386. <https://doi.org/10.1080/11263504.2016.1176966>
- Gentili R, Gilardelli F, Ciappetta S, Ghiani A, Citterio S (2015) Inducing competition: intensive grassland seeding to control *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Research* 55:278–288. <https://doi.org/10.1111/wre.12143>
- Ghiani A, Ciappetta S, Gentili R, Asero R, Citterio S (2016) Is ragweed pollen allergenicity governed by environmental conditions during plant growth and flowering? *Scientific Reports* 6:1–8. <https://doi.org/10.1038/srep30438>
- Gladieux P, Giraud T, Kiss L, Genton BJ, Jonot O, Shykoff JA (2011) Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe. *Biological Invasions* 13: 933–944. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9880-y>
- Gordon DR, Onderdonk DA, Fox AM, Stocker RK, Gantz C (2009) Predicting Invasive Plants in Florida Using the Australian Weed Risk Assessment. *Invasive Plant Science Management* 1: 178–195. <https://doi.org/10.1614/IPSM-07-037.1>
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Henderson L (2007) Invasive, naturalised and casual alien plants in Southern Africa: a summary based on the Southern African Plant Invaders Atlas (SAPIA). *Bothalia* 37: 215–248. <https://doi.org/10.4102/abc.v37i2.322>
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *The International Journal of Climatology* 25: 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hokche O, Berry PE, Huber O (Eds.) (2008) New catalog of the vascular flora of Venezuela 1–859. Botanical Institute of Venezuela Foundation, Caracas.
- Iannella M, De Simone W, D’Alessandro P, Console G, Biondi M (2019) Investigating the current and future co-occurrence of *Ambrosia artemisiifolia* and *Ophraella communa* in Europe through ecological modelling and remote sensing data analysis. *International journal of environmental research and public health* 16: 3416. <https://doi.org/10.3390/ijerph16183416>
- ITIS (2022) Integrated Taxonomic Information System. Available at <https://doi.org/10.5066/F7KH0KBK> [Accessed at February 10th 2022]
- Joly M, Bertrand P, Gbangou RY, White MC, Dubé J, Lavoie C (2011) Paving the way for invasive species: road type and the spread of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Environmental Management* 48: 514–522. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9711-7>
- Jun SP, Yoo HS, Choi S (2018) Ten years of research change using Google Trends: from the perspective of big data utilisations and applications. *Technological Forecasting and Social Change* 130: 69–87. <https://doi.org/10.1016/j.techfore.2017.11.009>
- Karrer G, Milakovic M, Kropf M, Hackl G, Essl F, Hauser M, Mayer M, Blösch C, Leitsch-Vitalos M, Dlugosch A, Hackl G (2011) Propagation biology and management of an extremely allergenic, introduced plant - ways and causes of spread of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) and ways of controlling it. Final Report, BMLFUW, Wien, Austria.
- Kelish A El, Zhao F, Heller W, Durner J, Winkler JB, Behrendt H, Traidl-Hoffmann C, Horres R, Pfeifer M, Frank U, Ernst D (2014) Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) pollen allergenicity: superSAGE transcriptomic analysis upon elevated CO₂ and drought stress. *BMC Plant Biology* 14: 1–16. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-176>
- King LJ (1966) Weeds of the World. Biology and Control. Interscience Publication, New York, USA.
- Kiss L, Béres I (2006) Anthropogenic factors behind the recent population expansion of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Eastern Europe: is there a correlation with political transitions?. *Journal of Biogeography* 33: 2156–2157. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01633.x>
- Kosaka Y, Saikia B, Mingki T, Tag H, Riba T, Ando K (2010) Roadside distribution patterns of invasive alien plants along an altitudinal gradient in Arunachal Himalaya, India. *Mountain Research and Development* 30: 252–258. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-10-00036.1>
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorological Journal* 15: 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Kovalenko KE, Pelicice FM, Kats LB, Kotta J, Thomaz SM (2021) Aquatic invasive species: introduction to the Special Issue and dynamics of public interest. *Hydrobiologia* 848: 1939–1953. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04585-y>
- Lavoie C, Jodoin Y, De Merlis AG (2007) How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Quebec? A historical analysis using herbarium records. *Journal of Biogeography* 34: 1751–1761. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01730.x>
- Lehohla P (2016) Community Survey 2016, Agricultural Households. Statistics South Africa, Pretoria, South Africa.
- Leiblein-Wild MC, Steinkamp J, Hickler T, Tackenberg O (2016) Modelling the potential distribution, net primary production and phenology of common ragweed with a physiological model. *Journal of Biogeography* 43: 544–554. <https://doi.org/10.1111/jbi.12646>
- Li HN, Bo XIAO, Liu WX, Wan FH (2014) Changes in soil biota resulting from growth of the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Compositae), enhance its success and reduce growth of co-occurring plants. *Journal of Integrative Agriculture* 13: 1962–1971. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60569-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60569-9)

- Li XM, Liao WJ, Wolfe LM, Zhang DY (2012) No evolutionary shift in the mating system of North American *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) following its introduction to China. *PLoS One* 7: p. e31935. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031935>
- Lippe M von der, Bullock JM, Kowarik I, Knopp T, Wichmann CM (2013) Human-Mediated Dispersal of Seeds by the Airflow of Vehicles. *PLoS One* 8: e52733. <https://doi.org/10.1371/annotation/50f98e02-214c-4314-b053-ca-272101ead1>
- Mahfuza N, Syakurah RA, Citra R (2020) Analysis and potential use of google trends as a monitoring tool for risk communication during COVID-19 pandemic. *International Journal of Public Health Science*, 9(4), 399-405. <https://doi.org/10.11591/ijphs.v9i4.20512>
- Makra L, Matyasovszky I, Hufnagel L, Tusnady G (2015) The history of ragweed in the world. *Applied Ecology and Environmental Research* 13: 489–512. https://doi.org/10.15666/aeer/1302_489512
- Marquardt DW (1970) Generalised inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics* 12: 591–612. <https://doi.org/10.1080/00401706.1970.10488699>
- Massicotte P, Eddelbuettel D (2021) Perform and display Google trends queries. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/gtrendsR/gtrendsR.pdf> [Accessed at April 13th 2022]
- Mavragani A, Ochoa G, Tsagarakis KP (2018) Assessing the methods, tools, and statistical approaches in Google Trends research: systematic review. *Journal of Medical Internet Research* 20: e9366. <https://doi.org/10.2196/jmir.9366>
- Mccallum ML, Bury GW. 2013. Google search patterns suggest declining interest in the environment. *Biodiversity and Conservation*. 22:1355–67. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0476-6>
- Moshobane, M.C., Wium, C., Mokgola, L. V, 2017. Acute poisoning in children from *Jatropha curcas* seeds. *South African J. Child Heal.* 11, 149–150. <https://doi.org/10.7196/SAJCH.2017.v11i3.1401>
- Moshobane, M.C.; Mukundamago, M.; Adu-Acheampong, S.; Shackleton, R. Development of alien and invasive taxa lists for regulation of biological invasions in South Africa. *Bothalia*, 2019, 49, 1–12. <https://doi.org/10.4102/abc.v49i1.2361>.
- Moshobane, M.C., Nelufule, T., Shivambu, T.C., Shivambu, N., 2020. Occurrence Record of and Possible Invasion by Scarlet Sage (*Salvia coccinea* Buc'hoz ex Etl.) in South Africa. *Russ. J. Biol. Invasions* 11, 393–398. <https://doi.org/10.1134/S2075111720040098>
- Moshobane, M.C., Olowoyo, J.O., Kremer-Köhne, S., Middleton, L., 2022b. First record of *Leucanthemum vulgare* (Lam. 1778) (Asterales: Asteraceae), ox-eye daisy in Limpopo province of South Africa. *BioInvasions Records*. 11, 40–48. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.1.04>
- Naccarato A, Falorsi S, Loriga S, Pierini A (2018) Combining official and Google Trends data to forecast the Italian youth unemployment rate. *Technological Forecasting and Social Change* 130: 114–122. <https://doi.org/10.1016/j.techfore.2017.11.022>
- Naimi B, Araújo MB (2016) sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography* 39: 368–375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>
- Nghiem LT, Papworth SK, Lim FK, Carrasco LR (2016) Analysis of the capacity of Google Trends to measure interest in conservation topics and the role of online news. *PLoS One* 11: e0152802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152802>
- Nortjé C (2020) CoCA 2017: an overview of commercial agriculture. *FarmBiz* 6: 13–15.
- Nuti SV, Wayda B, Ranasinghe I, Wang S, Dreyer RP, Chen SI, Murugiah K (2014) The use of google trends in health care research: a systematic review. *PLoS One* 9: e109583. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109583>
- Oberdorfer E (2001) *Plant sociological excursion flora for Germany and neighboring areas*. Ulmer, Stuttgart. pp. 1051.
- Pajević S, Borišev M, Orčić D, Boža P, Nikolić N (2010) Photosynthetic and biochemical characteristics of invasive species (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Ambrosia trifida* L. and *Iva xanthifolia* Nutt.) depending on soil humidity and phenological phase. *Russian Journal of Ecology* 41: 498–505. <https://doi.org/10.1134/S1067413610060068>
- Pheloung PC, Williams PA, Halloy SR (1999) A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *J Environ Manage* 57:239–251. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0297>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190: 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM (1992) Special Paper: a global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117–34. <https://doi.org/10.2307/2845499>
- Qin Z, Mao DJ, Quan GM, Zhang JE, Xie JF, DiTommaso A (2012) Physiological and morphological responses of invasive *Ambrosia artemisiifolia* (common ragweed) to different irradiances. *Botany* 90: 1284–1294. <https://doi.org/10.1139/b2012-096>
- Oo HT, Zin WW, Kyi CCT (2019) Assessment of future climate change projections using multiple global climate models. *Civil Engineering Journal* 5: 2152–2166. <http://dx.doi.org/10.28991/cej-2019-03091401>
- Rahman A, Pekkat S (2024) Identifying and ranking of CMIP6-global climate models for projected changes in temperature over Indian subcontinent. *Scientific Reports* 14: p.3076. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52275-1>
- R Core Team (2018) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org/> [Accessed June 10th 2022]

- Rasmussen K, Thyrring J, Muscarella R, Borchsenius F (2017) Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia* L.) in Europe and their potential impact on human health. *PeerJ* 5: e3104. <https://doi.org/10.7717/peerj.3104>
- Riahi K, Krey V, Rao S, Chirkov V, Fischer G, Kolp P, Kindermann G, Nakicenovic N, Rafai P (2011) RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climate Change* 109: 33–57. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0149-y>
- Ries C, Krippel Y, Pfeiffenschneider M, Schneider S (2013) Environmental impact assessment and black, watch and alert list classification after the ISEIA protocol of non-native vascular plant species in Luxembourg. *Bull Soc Nat luxemb* 114: 5–21.
- Robertson MP, Visser V, Hui C (2016) Biogeo: an R package for assessing and improving data quality of occurrence record datasets. *Ecography* 39: 394–401. <https://doi.org/10.1111/ecog.02118>
- Schindler S, Staska B, Adam M, Rabitsch W, Essl F (2015) Alien species and public health impacts in Europe: a literature review. *NeoBiota* 27: 1–23. <https://doi.org/10.3897/neobiota.27.5007>
- Šilc U (2002) Odontito-Ambrosietum Jarolímek et al. 1997—a ruderal association new to Slovenia. *Acta Bot Croat* 61: 179–198.
- Simard MJ, Benoit DL (2010) Distribution and abundance of an allergenic weed, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), in rural settings of southern Québec, Canada. *Can J Plant Sci* 90: 549–557. <https://doi.org/10.4141/CJPS09174>
- Singer BD, Ziska LH, Frenz DA, Gebhard DE, Straka JG (2005) Increasing Amb a 1 content in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) pollen as a function of rising atmospheric CO₂ concentration. *Functional Plant Biology* 32: 667–670. <https://doi.org/10.1071/FP05039>
- Skálová H, Guo WY, Wild J, Pyšek P (2017) *Ambrosia artemisiifolia* in the Czech Republic: History of invasion, current distribution and prediction of future spread. *Preslia* 89: 1–16. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.001>
- Storkey, J., Stratonovitch, P., Chapman, D.S., Vidotto, F., Semenov, M.A., 2014. A Process-Based Approach to Predicting the Effect of Climate Change on the Distribution of an Invasive Allergenic Plant in Europe. *PLoS One* 9, e88156. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088156>
- Swets JA (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240: 1285–1293. <https://doi.org/10.1126/science.3287615>
- Timoneda JC, Vallejo Vera S (2021) Will I die of coronavirus? Google Trends data reveal that politics determine virus fears. *PLoS One* 16: e0258189. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258189>
- Title PO, Bemmels JB (2018) ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography* 41: 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
- van Vuuren DP, Edmonds J, Kainuma M, Riahi K, Thomson A, Hibbard K, Hurtt GC, Kram T, Krey V, Lamarque J-F, Masui T, Meinshausen M, Nakicenovic N, Smith SJ, Rose SK (2011) The representative concentration pathways: an overview. *Clim Change* 109: 5–31. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Vidotto F, Tesio F, Ferrero A (2013) Allelopathic effects of *Ambrosia artemisiifolia* L. in the invasive process. *Crop Prot* 54: 161–167. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.08.009>
- Vilá M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Vitalos M, Karrer G (2009) Dispersal of *Ambrosia artemisiifolia* seeds along roads: the contribution of traffic and mowing machines. *Biological Invasions Toward Synth Proc* 8: 53–60.
- Vörös K, Bobvos J, Varró JM, Mainasi T, Rudnai P, Paldy A (2018) Impacts of long-term ragweed pollen load and other potential risk factors on ragweed pollen allergy among schoolchildren in Hungary. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 25: 307–313. <https://doi.org/10.26444/aaem/82624>
- Wayne P, Foster S, Connolly J, Bazzaz F, Epstein P (2002) Production of allergenic pollen by ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is increased in CO₂-enriched atmospheres. *Ann Allergy, Asthma Immunology* 88: 279–282. [https://doi.org/10.1016/S1081-1206\(10\)62009-1](https://doi.org/10.1016/S1081-1206(10)62009-1)
- Wittenberg R (Eds.) (2005) An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. Federal office for the Environment, Bern, pp. 155.
- Young TP, Chase JM, Huddleston RT (2001) Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration* 19: 5–18.
- Ziska LH, Caulfield FA (2000) Rising CO₂ and pollen production of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), a known allergy-inducing species: implications for public health. *Functional Plant Biology* 27: 893–898. <https://doi.org/10.1071/PP00032>
- Ziska LH, George K, Frenz DA (2007) Establishment and persistence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in disturbed soil as a function of an urban–rural macro-environment. *Global Change Biology* 13: 266–274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01264.x>

INVESTIGATING THE DISTRIBUTION, ABUNDANCE, HABITATS AND CONTROL OF BUR CUCUMBER *SICYOS ANGULATUS* (CUCURBITACEAE), AN INVASIVE ALIEN PLANT SPECIES IN TURKEY

Terzioğlu S.^a, Coşkunçelebi K.^b Başkent E.Z.^c

^a) Professor, Faculty of Forestry, Karadeniz Technical University, 61080, Trabzon/TÜRKİYE, sterzi@ktu.edu.tr, ORCID: 0000-0003-4146-3514

^b) Professor, Faculty of Science, Karadeniz Technical University, 61080, Trabzon/TÜRKİYE, Trabzon/TÜRKİYE, kamil@ktu.edu.tr, ORCID: 0000-0001-5713-6628

^c) The corresponding author, Emeritus Professor of Faculty of Forestry, Karadeniz Technical University, Trabzon/TÜRKİYE, and affiliated with the Department of Forest Management, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Prague/ CZECHIA, eminzekibaskent@gmail.com, ORCID: 0000-0003-2053-0298.

Received September 21, 2024; revised January 1, 2025; accepted February 20, 2025

Bur cucumber (*Sicyos angulatus* L.) is a significant invasive alien plant species in the Black Sea region, increasingly threatening agricultural fields and crops as well as unmanaged areas. This study investigates the distribution and community status of bur cucumber within the regional flora. A comprehensive field survey was conducted, encompassing 313 sample plots through field observations and direct engagement with local communities. A spatial database was established to document data from each plot, including coordinates, elevation, date, local area, plant abundance, ground cover-abundance ratio, species phenology, and the presence of climbing plants. Results revealed that bur cucumber coexists with 411 vascular plant species across 13 EUNIS habitat types, including several endemic and rare species such as *Dianthus carmelitarum* Reut. ex Boiss. and *Heracleum platytaenium* Boiss. An action plan employing a combination of mechanical and chemical methods to ensure effective control was developed to guide stakeholders in mitigating the ongoing invasion of bur cucumber, particularly impacting economically important crops like tea, hazelnut, and kiwi. The proposed strategies provide a practical framework for controlling and preventing further proliferation of this invasive species. Collaborative efforts among relevant institutions are essential for managing invaded habitats, especially in dumping sites and abandoned areas.

Keywords: action plan, Black Sea region, Geographic Information System, invasive species, management, *Sicyos angulatus*

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-173-175

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

REFERENCES

- Anonymous, Bur cucumber (*Sicyos angulatus* L.) Species Control Action Plan (It Dolanbaci (*Sicyos Angulatus* L.) Tür Mücadele Eylem Planı), Orman Ve Su İşleri Bakanlığı, Doğa Koruma ve Milli Parklar Genel Müdürlüğü 12. Bölge Müdürlüğü, Şube Müdürlüğü, 2014, Giresun, Türkiye, p. 24.
- Britton, N.L., Brown, A. Scientific books: an illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions from Newfoundland to the Parallel of the Southern Boundary of Virginia, and from the Atlantic Ocean Westward to the 102d Meridian. *Science*, 1913, vol. 4, no. 6, pp.176–180, <https://doi.org/10.5962/bhl.title.940>
- Code. “Code of Practice on Non-Native Species”, by the Scottish Ministers under section 14c of the Wildlife and Countryside Act. 1981, 2012, ISBN: 978-1-78045-930-1 (web only)
- Çoban, S., Yener, Ş.D., Bayraktar, S., Woody plant composition and diversity of urban green spaces in Istanbul, Türkiye, *Plant Biosystems*, 2021, vol. 155, no. 1, pp. 83 –91. <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1727980>
- Davies, C.E., Moss, D. and Hill, M.O., EUNIS Habitat Classification Revised 2004. European Environment Agency, European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, pp. 1-307
- Duman, H., Güner, A., A New Record for the Flora of Türkiye, *Turkish Journal of Botany*, 1996, vol. 20, pp. 383–384
- EPPO, PM 9/12 (1) National regulatory control system *Sicyos angulatus*. EPPO Bulletin /Bulletin OEPP, 2010a, vol. 40, pp. 396-398
- EPPO, EPPO Datasheet on invasive alien plants *Sicyos angulatus*. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin, (2010b), vol. 40, no. 3, pp. 401-406. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2338.2010.02415.x/abstrac>

- Esbenshade, W.R., Curran, W.S., Roth, G.W., Hartwig, N.L., Orzcek, M.D., Effect of establishment date and crop competition on bur cucumber fecundity, *Weed Science*, 2001, no. 49, pp.524-527
- Farooq, S., Tad, S., Onen, H., Gunal, H., Caldiran, U., Ozaslan, C., Range expansion potential of two co-occurring invasive vines to marginal habitats in Türkiye, *Acta Oecologica*, 2017, vol. 84, pp.23–33. doi:10.1016/j.actao.2017.08.004
- Hulina, N., New dangerous weed in Croatia: *Sicyos angulatus* L (Cucurbitaceae) *Poljoprivredna Znanstvena. Smotra*, 1996, vol. 61, pp. 259–264.
- Johnson, Q., VanGessel, M., Bur cucumber control in cropland, College of Agriculture and Natural Resources, University of Delaware, Weed Facts, WF-4, 2010.
- Kil, J.H., Kong, H.Y., Koh, K.S., Kim, J.M., Management of *Sicyos angulatus* spread in Korea, Proc. In: Neobiota From Ecology to Conservation, 4th European Conference on Biological Invasions Vienna (AT), 2006, 2006-09-27 /29. BfN-Skripten 184, p. 170
- Kim, K.D., Distribution and Management of the Invasive Exotic Species *Ambrosia trifida* and *Sicyos angulatus* in The Seoul Metropolitan Area. *Journal of Ecological Engineering*, 2017, vol. 18, no. 5, pp. 27-36. DOI: 10.12911/22998993/76216
- Kobayashi, H., Kurokawa, S., Ikeda, K., Dairy land populations of bur cucumber (*Sicyos angulatus*) as a possible seed source for riverbank populations along the Abukuma River Japan. *Weed Biology and Management*, 2012, vol. 12, no. 4, pp.147-155. doi:10.1111/j.1445-6664.2012.00447.x
- Kurokawa, S., Invasion of exotic weed seeds into Japan, mixed in imported feed rains. FFTC Extension Bulletin, 2001, vol. 497, pp. 1–14
- Kwon, J.K., Kweon, G.B., Kang, K.H., Choi, Y.H., Kang, N.J., Lee, J.H., Jeong, H.J., Park, J.M., Effect of different rootstocks and double grafting on the fruit quality and withering occurrence of greenhouse watermelon Korean. *J. Hortic. Sci. Technol.*, 2005, vol. 23, pp. 382–387
- Larché, J.F., *Sicyos angulatus*, nouvelle adventice du maïs dans le Sud-Ouest de la France. *Phytoma – La Défense des Végétaux*, 2004, vol. 571, pp.19–22
- Lee, S.M., Radhakrishnan, R., Kang, S.M., Kim, J.H., Lee, I.Y., Moon, B.K., Yoon, B.W., Lee, I.J., Phytotoxic mechanisms of bur cucumber seed extracts on lettuce with special reference to analysis of chloroplast proteins, phytohormones, and nutritional elements, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, vol. 122, pp. 230–237. doi:10.1016/j.ecoenv.2015.07.015
- Llenes, J.M., Cónsola, S., Montull, J.M., Taberner, A., Experience in the control of invasive weeds in Catalonia from the point of view of its management. ITEAInformación Técnica Económica Agraria, 2020. Vol. 116, no. 3, pp. 256275. https://doi.org/10.12706/itea.2020.015
- Lozano, V., Marzialetti, F., Acosta, A.T.R., Arduini, I., Bacchetta, G., Domina, G., Brundu, G., Prioritizing management actions for invasive non-native plants through expert-based knowledge and species distribution models. *Ecological Indicators*, 2024, no. 112279. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112279
- Nesom, G.L., Taxonomy of *Sicyos* (Cucurbitaceae) in the USA. *Phytoneuron*, 2011, no. 15, pp. 1–11.
- Nice, G., Johnson, B., Bauman, T., Identifying and controlling Bur cucumber, Purdue Extension, *Weed Science*, March 28, 2005, www.btny.purdue.edu/weedscience/
- Nunes, L.J.R., Rapos, M.A.M., Meireles, C.I.R., Gomes, C.J.P., Ribeir, N.M.C.A., Control of Invasive Forest Species through the Creation of a Value Chain: *Acacia dealbata* Biomass Recovery. *Environments*, 2020, vol. 7, no., p. 39. doi:10.3390/environments705003
- Osawa, T., Okawa, S., Kurokawa, S., Ando, S., Generating an agricultural risk map based on limited ecological information: A case study using *Sicyos angulatus*. *Ambio*, 2016, vol. 45, no. 8, pp. 895–903. doi:10.1007/s13280-016-0782-9
- Önen, H., Özaslan, C., Tad, S., *Sicyos angulatus*. Catalogue of Invasive Plants of Türkiye (Türkiye İstilacı Bitkiler Kataloğu), T.C. Gıda, Tarım ve Hayvancılık Bakanlığı, Tarımsal Araştırmalar ve Politikalara Genel Müdürlüğü, Ankara, 2015, p. 533.
- Özaslan, C., Bükün, B., Farooq, S., Yıldız, H., Developing a Monitoring and Information System for Invasive Alien Plant Species (İstilacı Yabancı Bitki Türleri İçin Takip ve Bilgi Sisteminin Oluşturulması). TÜBİTAK-Cost (113O790) Project final report, 2019, p. 428, Ankara
- Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L.C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., Kühn, I., Liebhold, A.M., Mandrak, N.E., Meyerson, L.A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H.E., Seebens, H., van Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M.J., Richardson, D.M., Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2020, vol. 6, no. 6, pp.1511–1534. https://doi.org/10.1111/brv.12627
- Rajapaksha, A.U., Vithanage, M., Lim, J.E., Ahmed, M.B.M., Zhang, M., Lee, S.S., Ok, Y.S., Invasive plant-derived biochar inhibits sulfamethazine uptake by lettuce in soil. *Chemosphere*, 2014, vol. 111, pp. 500–504
- Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P.J. et al., Curbing the major and growing threats from invasive alien species is urgent and achievable. *Nat. Ecol. Evol.*, 2024, vol. 8, pp. 1216–1223. https://doi.org/10.1038/s41559-024-02412-w
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Essl, F., No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 2017, vol. 8, no. 1, p.14435. https://doi.org/10.1038/ncomms14435
- Şekercioğlu, Ç.H., Anderson, S., Akçay, E., Bilgin, R., Can, O.E., Semiz, G., Dalfes, H.N. Türkiye's globally important biodiversity in crisis. *Biol. Conserv.*, 2011, vol. 144, pp. 2752–2769. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.025
- Shimizu, N., The level of damage by the foreign weed *Sicyos angulatus*. *Weed Science Society of Japan*, 1999, vol. 2, pp. 2–3
- Smeda, R.J., Weller, S.C., Biology and control of bur cucumber. *Weed Science*, 2001, vol. 49, no. 1, pp. 99-105. DOI: 10.1614/0043-1745(2001)049[0099:BACOB]2.0.CO;2

- Stešević, D., Jovović, Z. *Sicyos angulatus* L - a new non-indigenous species in the flora of Montenegro. *Herbologija*, 2005, vol. 6, no. 3, pp. 17-24
- Tarkan, A.S., Bayçelebi, E., Giannetto, D. et al., Economic costs of non-native species in Türkiye: A first national synthesis. *Journal of Environmental Management*, 2024, vol. 358, p. 120779. ISSN 0301-4797. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.120779>
- Terzioğlu, S., Anşın, R., A Contribution to Exotic Plants of Türkiye: *Sicyos angulatus* L. *Turkish J of Agriculture and Forestry*, 1999, vol. 23, pp. 359–362
- Thakur, A.K., *Sicyos angulatus* L (Cucurbitaceae): a new adventive species for the flora of India. *Current Science*, 2016, vol. 111, no. 5, pp. 789-789
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. (eds), *Flora Europaea* Volume 2, Rosacea to Umbelliferae, 1968, xxvii + 455 pp., 5 maps, Cambridge University Press, Cambridge
- Tzonev, R., *Sicyos angulatus*: a new species for Bulgaria. *Phytologia Balcanica*, 2005, vol. 11, no. 1, pp. 67–68
- Uludağ, A., Aksoy, N., Yazlık, A., Arslan, Z.F., Yazmış, E., Uremis, I., Brundu, G., Alien flora of Türkiye: checklist, taxonomic composition and ecological attributes. *Neobiota*, 2017, vol. 35, pp. 61–85
- URL-1, <https://www.gbif.org/species/2874655>, 2024, (Accessed on 8 November, 2024)
- URL-2, <https://www.mgm.gov.tr/Veridegerlendirme/il-ve-ilceler-istatistik.aspx?m=ARTVIN>, 2023, (Accessed on 1 July, 2023)
- Vasilchenko, I., *Sicyos* L – In: Shishkin, B & Bobrov, E (eds), *Flora USSR*, 1957, vol. 24, pp. 123-124. Editio Acad Sci URSS, Mosqua-Leningrad (in Russian)
- Watanabe, O., Kurokawa, S., Sasaki, H., Nishida, T., Onoue, T., Yoshimura, Y., Geographic scale distribution and occurrence pattern of invasive weeds, *Grassl. Sci.*, 2002, vol. 48, pp.440–450 (in Japanese with English summary)
- Westhoff, V., Van der Maarel, E., The Braun-Blanquet approach. In *Classification of Plant Communities: Whittaker, RH, Ed: Springer: Hague*, 1973, pp. 617-726, Netherlands
- Xiaoxia, Q., Baskin, J.M., Baskin, C.X., Whole-seed development in *Sicyos angulatus* (Cucurbitaceae, Sicyeae) and a comparison with the development of water-impermeable seeds in five other families. *Plant Species Biology*, 2010, vol. 25, p. 8, <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2010.00283.x>.
- Yazlık, A., Ambarlı, D., Do non-native and dominant native species carry a similar risk of invasiveness? A case study for plants in Türkiye. *Neobiota*, 2022, vol. 76, pp. 53-72. <https://doi.org/10.3897/neobiota.76.85973>
- Zhao, F.X., Yan, S.H., Li, M.H., Liu, X.Y., Zhang, X.W., Cao Zhao, H., Adaptive Strategies of Structures that Enhance Invasion in *Sicyos angulatus*. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 2019, vol. 47, no. 4), pp. 1323-1330. DOI: 10.15835/nbha47411596