

ISSN 1996–1499

2025 №3



РОССИЙСКИЙ ЖУРНАЛ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Александрович П.Е., Липинская Т.П. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МИЗИД В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ	3
Артамонова В.С., Гайдученко Е.С., Кулиш А.В., Медведев Д.А., Охременко Ю.И., Петровский А.Б., Решетников А.Н., Семенов Д.Ю., Спицын В.М., Махров А.А. ВСТРЕЧНАЯ ИНВАЗИЯ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ (<i>PUNGITIUS PUNGITIUS</i>) И МАЛОЙ ЮЖНОЙ КОЛЮШКИ (<i>PUNGITIUS PLATYGASTER</i>) (GASTEROSTEIDAE) В ВОДОЁМАХ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА	11
Виноградова Ю.К., Шелепова О.В. СКРИНИНГ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА НАЛИЧИЕ ВЕЩЕСТВ АНТИОКСИДАНТНОЙ АКТИВНОСТИ	26
Галкина М.А., Решетникова Н.М., Виноградова Ю.К. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ <i>VERONICA FILIFORMIS</i> J.E. SMITH (PLANTAGINACEAE) В ЕСТЕСТВЕННОМ И ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ	38
Герасимов А.Г., Шарапова Т.А., Герасимова А.А., Бабушкин Е.С. РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ИНВАЗИИ РЕЧНОЙ ДРЕЙССЕНЫ (<i>DREISSENA POLYMORPHA</i>) (MOLLUSCA, BIVALVIA) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ВЕЛИГЕРЫ В ПЛАНКТОНЕ Р. ПЫШМА (ТЮМЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)	50
Гринцов В.А., Тимофеев В.А., Лисицкая Е.В. ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В АССОЦИАЦИИ КОНСОРТНОГО ТИПА <i>CRADOSCRUPOCELLARIA</i> CF. <i>BERTHOLLETHI</i> (AUDOUIN, 1826)(CANDIDAE, BRYOZOA)	57
Гуськов Г.Е., Шохин И.В. РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА <i>CRANGON CRANGON</i> (DECAPODA, CRANGONIDAE) В ТАГАНРОГСКИЙ ЗАЛИВ (АЗОВСКОЕ МОРЕ)	64
Дедюхин С.В. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ТРАНСФОРМАЦИИ ФАУНЫ ДОЛГОНОСИКООБРАЗНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ (НА ПРИМЕРЕ Г. ИЖЕВСК)	69
Карманова Т.Н., Феоктистова Н.Ю., Мещерский С.И., Мещерский И.Г., Суров А.В. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГЕМИСИНАНТРОПНОГО ВИДА – ПОЛЕВОЙ МЫШИ (<i>APODEMUS AGRARIUS</i> PALLAS, 1771)(MURIDAE) В ПАРКАХ МОСКВЫ	87
Коваль Е.С., Волгина Н.В. ТЕМПЫ РОСТА ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА – СОЛНЕЧНОГО ОКУНЯ <i>LEPOMIS GIBBOSUS</i> (CENTRARCHIDAE) В БАССЕЙНАХ РЕК СЕВЕРСКИЙ ДОНЕЦ И МИУС	101
Липинская Т.П., Семенченко В.П., Чайковский А.И. ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ СРЕДИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ПРЕСНОВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ БЕЛАРУСИ	108
Манойлова Д.И., Мурзина С.А., Воронин В.П., Хуртина С.Н., Ефремов Д.А., Немова Н.Н. РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ПО ЖИРНОКИСЛОТНОМУ СТАТУСУ СМОЛТОВ ГОРБУШИ <i>ONCORHYNCHUS GORBUSCHA</i> (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) ИЗ НЕКОТОРЫХ РЕК БАССЕЙНОВ БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ	122
Михайлов Р.А., Нестеров В.Н. СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ У ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОДА <i>DREISSENA</i> В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (РОССИЯ)	137
Пономарёва Е.В., Самойлов К.Ю., Строганов А.Н., Шубина Е.А. СЛУЧАЙ ПОИМКИ ЛИНЯ <i>TINCA TINCA</i> (LINNAEUS, 1758)(CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В БАССЕЙНЕ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА	150
Рубан Г.И., Барабанов В.В., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Петросян В.Г. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ КАСПИЙСКОГО МОРЕЯ ПОСЛЕ ВСЕЛЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> A. AGASSIZ, 1865	156
Суцук А.А., Калинкина Д.С., Матвеева Е.М. КАК ВЛИЯЕТ ИНВАЗИЯ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО <i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> (UMBELLIFERAЕ) НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ?	171
Шанцер И.А., Кулакова Ю.Ю., Галкина М. А., Разумова О.В., Дьяченко Е.А., Кочиева Е.З. ИНВАЗИЯ <i>CENCHRUS LONGISPINUS</i> (ROACEAE) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ: РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ	188

<i>Ji-Hyang Yun, Kwang-Il An, Song-Guk Kim, Yong-Min Ri, Po-Un Choe, Nam-Hyok Kim, Chol-Il Yun</i> FIRST RECORD OF COLONIAL BREEDING OF THE CATTLE EGRET (<i>BUBULCUS IBIS</i>) IN THE DEMOCRATIC PEOPLE'S REPUBLIC OF KOREA	206
<i>Moleseng C. Moshobane, Fortune Ravhuanzwo, Lisa Tedeschi, Ndivhuwo Shivambu, Tinyiko C. Shivambu, Takalani Nelufule</i> A RETROSPECTIVE ON THE ENVIROMENTAL AND SOCIO-ECONOMIC IMPACTS ASSOCIATED WITH REGULATED INVASIVE MAMMAL SPECIES IN SOUTH AFRICA	208
<i>Poluboyarova T.V., Shekhovtsov S.V., Derzhinsky Ye.A., Golovanova E.V.</i> DNA BARCODING REVEALS A SINGLE GENETIC LINEAGE OF THE PEREGRINE EARTHWORM <i>LUMBRICUS RUBELLUS</i> (ANNELIDA, LUMBRICIDAE) IN THE NORTHEASTERN PALEARCTIC	212
<i>Reshetnikov A.N., Akhatov E.A.</i> FIRST DETECTION OF DANGEROUS FISH PATHOGEN CYPRINID HERPESVIRUS 2 (CyHV-2) IN RUSSIA	215
<i>Shabir A. Zargar, Anzar Ahmad Khuroo, Zafar A Reshi, Aijaz H. Ganie</i> MOVING UP THE MOUNTAINS: TWO NEW RECORDS OF INVASIVE ALIEN PLANT SPECIES FROM JAMMU, WESTERN HIMALAYA	219

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МИЗИД В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ БЕЛАРУСИ

© 2025 Александрович П.Е.*, Липинская Т.П.**

Государственное научно-производственное объединение
«Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», Минск, 220072, Беларусь
e-mail: *pauline.alexandrovich@gmail.com, **tatsiana.lipinskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 25.03.2025. После доработки 03.07.2025. Принята к публикации 10.08.2025

Приведены данные о распространении чужеродных видов мизид понто-каспийского происхождения *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882) и *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) на территории Республики Беларусь. Анализ многолетних данных показал волнообразные изменения численности мизид, которые могут быть связаны с гидрологическими условиями, сезонными колебаниями температуры и доступностью пищи. Исследование подтверждает, что вселение этих видов в экосистемы Беларуси привело к их успешной натурализации и дальнейшему распространению. Степень их воздействия на биоценозы водоёмов остаётся недостаточно изученной, и необходимы дальнейшие исследования по оценке их роли в экосистемах и возможных последствий для аборигенных гидробионтов.

Ключевые слова: понто-каспийские виды, ракообразные, реки, водохранилища.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-003-010

Введение

На данный момент в Республике Беларусь описано три вида из отряда Мизиды (лат. Mysida), два из которых – *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882) и *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) – считаются чужеродными. Их естественный ареал включает Чёрное, Азовское и Каспийское моря, а также дельты впадающих в них рек. Предполагается, что основным источником *P. lacustris* и *L. benedeni* для белорусских рек Черноморского бассейна является Киевское водохранилище, куда мизиды были преднамеренно вселены в годы его наполнения [Семенченко и др., 2022].

Вид *L. benedeni* единственный, характеризующийся как эвритопный, встречается в водоёмах практически со всеми типами грунтов, но преимущественно в зарослях высшей водной растительности. Известно, что особи этого вида отличаются широкой эвриоксидностью и способны выживать в водоёмах с неустойчивым кислородным режимом [Комарова, 1991].

Вид *P. lacustris* встречается в водоёмах с илистым, глинистым и песчаным типами грунтов, а также среди зарослей высшей

водной растительности; является наиболее изученным в Европе из всех мизид; предположительно это связано с его широкой распространённостью в водохранилищах и реках Европы [Fürst, 1972; Khmeleva and Baichorov, 1987; Arbačiauskas, 2017]. Так же отмечается, что особи *P. lacustris* способны выдерживать низкий уровень кислорода в водоёме [Комарова, 1991].

В 1946 г. было предложено использование представителей лиманно-каспийской фауны для обогащения естественной кормовой базы рыб в водохранилищах юга СССР [Журавель, 1965]. Вселение мизид в водоёмы сопредельных стран происходило в 1947–1966 гг. в результате преднамеренной интродукции с целью повышения продуктивности водохранилищ [Гасюнас, 1963; Дедю, 1963; Журавель, 1965; Плигин и Емельянова, 1989]. Спустя время наиболее многочисленными из всех натурализованных видов оказались *L. benedeni* и *P. lacustris* [Карпевич и Бокова, 1970].

В 1955 г. *L. benedeni* и *P. lacustris* были вселены в среднюю часть Днепра (район г. Киев) ещё до создания Киевского водохранилища, годы наполнения которого 1964–1966 [Журавель, 1965]. В 1961–1962 гг. эти же виды

были интродуцированы в Каунасское водохранилище, где их успешное распространение было подтверждено спустя непродолжительное время [Гасюнас, 1963]. Кроме СССР, интродукция *L. benedeni* осуществлялась в водоёмы других стран, например в 1954 г. в озеро Балатон (Венгрия) [Дедю, 1963]. Для *P. lacustris* известен точный год вселения в Киевское водохранилище – 1966, а натурализация подтверждена в 1976 г. [Ковальчук и др., 1972]. Что же касается *L. benedeni*, в литературе упоминается только год первого обнаружения в этом водохранилище – 1981 [Плигин, 2013].

Из заселённых водоёмов мизиды начали активно распространяться как естественным путём, так и с помощью водного транспорта [Семенченко и др., 2022]. Из Каунасского водохранилища *P. lacustris* распространился вверх по течению р. Неман [Semenchenko et al., 2009]. Как упоминалось выше, *L. benedeni* и *P. lacustris* мигрировали из Киевского водохранилища в белорусские части рек Днепр и Припять [Semenchenko et al., 2007].

Исследования показывают, что проникновение чужеродных мизид в бассейны рек Беларуси связано с их способностью занимать свободные экологические ниши, в частности придонные слои воды [Семенченко и др., 2022].

В настоящее время воздействие мизид на биоценозы водоёмов в естественной среде остаётся невыясненным. Однако установлено, что они являются всеядными и активными хищниками [Patonai et al., 2024; Rani et al., 2024; Borza et al., 2024], но, по некоторым данным, питаются детритом [Дегтярёва и др., 2019], что может оказывать значительное воздействие на структуру экосистем.

Целью данного исследования является изучение географического распределения чужеродных видов мизид на территории Республики Беларусь. Задачи исследования включают:

- 1) систематизацию литературных данных о распространении чужеродных видов мизид в водоёмах Республики Беларусь;

- 2) анализ доступной информации о встречаемости мизид *L. benedeni* и *P. lacustris* в водных объектах Беларуси.

Материалы и методы

Были проанализированы имеющиеся собственные и литературные данные о регистрации исследуемых видов на территории Беларуси. Материалами для данной работы послужили результаты отбора проб макрозообентоса на реках Днепр, Припять и Неман с 2007 по 2019 г. На большинстве створов, которые упоминаются в исследовании, песчаное дно, на некоторых – заиленный песок.

Отбор количественных проб проводился гидробиологическим сачком по стандарту ISO 7828 (в прибрежной зоне, на глубине 0,5–0,7 м). Для получения более полных данных по видовому составу дополнительно отбирали качественные пробы (сбор беспозвоночных во всех представленных биотопах).

Результаты и их обсуждение

В таблице 1 собраны имеющиеся упоминания в литературе и собственные данные о находках *L. benedeni* на территории Беларуси.

Впервые особи *L. benedeni* на территории Республики Беларусь зарегистрированы в 2007 г. в р. Припять на створах вблизи трёх городов: Микашевичи, Мозырь и Наровля [Semenchenko et al., 2007]. Исследования повторились в 2008 г., и вид *L. benedeni* был найден на этих же створах. В 2008 г. особи этого вида были найдены в р. Припять на створе вблизи д. Переровский Млынок, а также в р. Днепр вблизи д. Нижние Жары [Semenchenko et al., 2009]. С 2009 по 2010 г. данные отсутствуют.

Следующая регистрация *L. benedeni*, по неопубликованному данным Липинской Т.П., датируется 2011 г. на створе вблизи г. Микашевичи, при этом на всех предыдущих створах особей этого вида не обнаружено. Причины могут быть различны; как известно, мизидам свойственны суточные вертикальные миграции в толще воды, поэтому большую роль играет суточное время отбора проб. Мизиды поднимаются в верхние слои воды ночью для кормления и опускаются на глубину днем, предположительно для укрытия от хищников. Так как все известные пробы макрозообентоса отбирались для обширных мониторинговых работ, время суток при отборах намеренно не учитывалось.

Таблица 1. Сведения о регистрации вида *L. benedeni* на территории Республики Беларусь

Год	Река	Населённый пункт	Количество, экз.	Источник
2007	Припять	г. Микашевичи	59	[Semenchenko et al., 2007]
		г. Мозырь	4	
		г. Наровля	6	
2008	Днепр	д. Нижние Жары	+	[Semenchenko et al., 2009]
	Припять	г. Микашевичи	22	Неопубликованные данные Вежновца В.В.
		г. Мозырь	40	
		г. Наровля	14	
		д. Переровский Млынок	+	[Semenchenko et al., 2009]
2011	Припять	г. Микашевичи	76	Неопубликованные данные Липинской Т.П.
2016	Днепр	д. Нижние Жары	62	[Липинская и Мороз, 2021]
	Припять	г. Наровля	137	Неопубликованные данные Липинской Т.П.
		г. Петриков	64	
		г. Мозырь	11	
2017	Припять	г. Микашевичи	206	
		г. Наровля	181	
		г. Петриков	50	
		г. Мозырь	172	
2018	Днепр	д. Нижние Жары	30	[Липинская и Мороз, 2021]
	Припять	г. Наровля	20	Неопубликованные данные Липинской Т.П.
2019	Днепр	д. Нижние Жары	4	[Липинская и Мороз, 2021]
	Припять	г. Микашевичи	7	Неопубликованные данные Липинской Т.П.
		г. Петриков	8	
		г. Мозырь	19	
2020	Припять	г. Микашевичи	178	Неопубликованные данные Липинской Т.П.
		г. Наровля	6	
		г. Петриков	4	
		г. Мозырь	27	
	Днепр	г. п. Лоев	96	[Байчоров и др., 2023]
2022	Припять	д. Черничи	2	

Примечание: символ «+» означает присутствие мизид в пробе, но при этом отсутствуют данных о численности.

Мизида *L. benedeni* с 2016 по 2019 г. встречалась с периодичностью на створах в р. Припять вблизи городов: Петриков, Микашевичи, Мозырь и Наровля, а в р. Днепр – на створе вблизи г.п. Лоев и на створе вблизи д. Нижние Жары [Липинская и Мороз, 2021].

В 2020 г., по неопубликованным данным Липинской Т.П., *L. benedeni* был найден в р. Припять на всех исследуемых створах, в р. Днепр впервые зарегистрирован на створе вблизи г.п. Лоев, но отсутствовал в пробах на створе вблизи д. Нижние Жары.

Есть утверждение, что мизида *L. benedeni* быстро распространяется по р. Припять, а её расселение тесно связано с судоходством [Семенченко и др., 2021]. На основе данных

о встречаемости *L. benedeni* построена диаграмма (рис. 1).

Всплески численности могут быть связаны с изменением уровня воды и сезонными паводками. В р. Припять значительный рост численности вида наблюдается в 2011 и 2016 гг., что может быть связано с благоприятными условиями для размножения. Следует отметить, что теплые зимы могут способствовать увеличению численности, а резкие похолодания – снижению. В р. Припять численность *L. benedeni* растет и падает волнообразно, возможно, из-за благоприятных условий в отдельные годы. Высокая численность *L. benedeni* вблизи г. Микашевичи, где расположен порт, свидетельствует о благоприят-

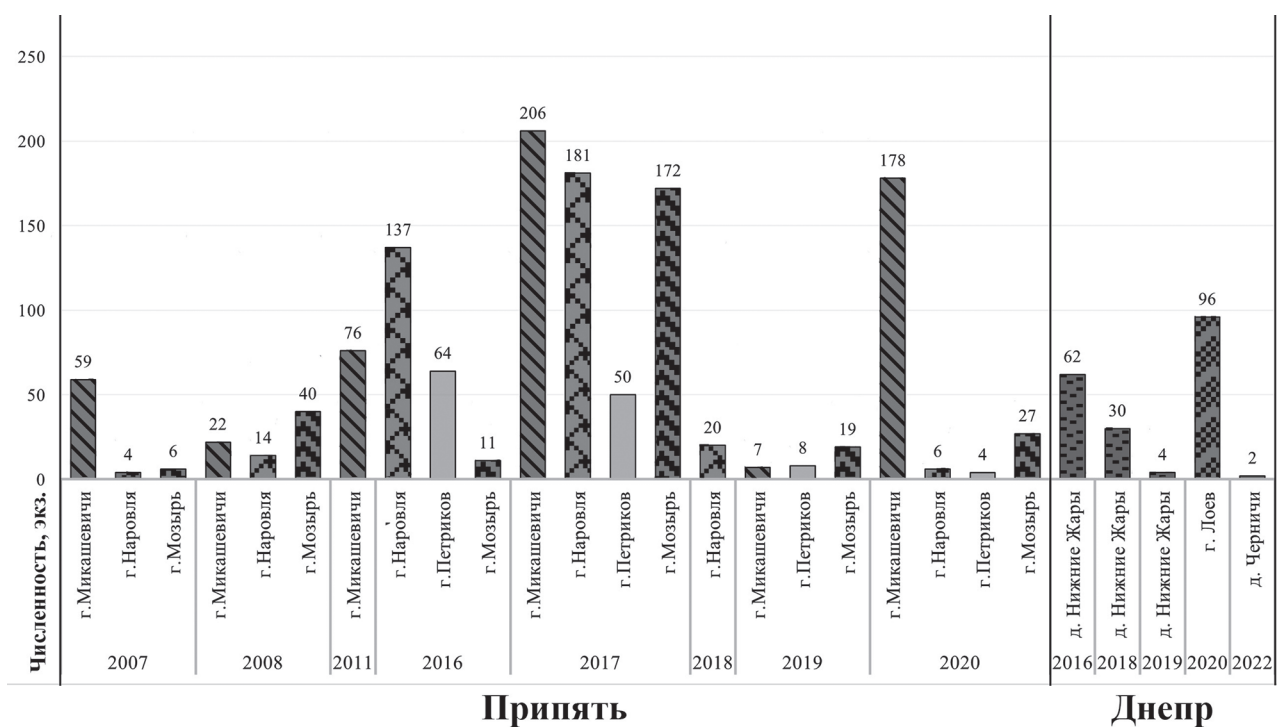


Рис. 1. Количество экземпляров *Limnomysis benedeni* на створах рек Припять и Днепр с 2007 по 2022 г.

ных условиях для этого вида, включая отсутствие течения, повышенную кормовую базу, низкую численность хищников и, возможно, более сильное прогревание воды в канале по сравнению с рекой. В р. Днепр численность её в целом ниже, но также демонстрируются локальные всплески.

Как упоминалось ранее, в Каунасское водохранилище были вселены и *L. benedeni*, и *P. lacustris*. Особи этих видов успешно распространились ниже г. Каунас вниз по течению, но в верхнюю часть р. Неман против течения расселилась только *P. lacustris*. Мизиды *L. benedeni* в белорусской части р. Неман не встречались.

В таблице 2 собраны имеющиеся упоминания в литературе и собственные данные о находках *P. lacustris* на территории Беларуси.

В 1986 г. вид *P. lacustris* был вселён в Вилейское водохранилище для обогащения естественной кормовой базы рыб, впоследствии он распространился вниз по течению р. Свислочь [Семенченко и др., 2022; Липинская и др., 2024]. Согласно персональному сообщению В.М. Байчорова, с этой же целью *P. lacustris* был интродуцирован в оз. Белое (водоём-охладитель ГРЭС) г. Белоозёрск, в водохранилище Юбилейное г. Гродно, а также в водохранилище Маковца вблизи д. По-

гребинце, но данных о натурализации в этих водоёмах нет.

Годом первой регистрации мизиды *P. lacustris* на территории Республики Беларусь считается 2006, когда данный вид был обнаружен в оз. Дрисвяты, водоёме-охладителе Игналинской атомной станции. В 2008 г. вид был обнаружен в реках Днепр и Неман [Semenchenko et al., 2009; Липинская и др., 2024]. В 2011–2012 гг. *P. lacustris* был многочислен на створах в оз. Дрисвяты [Vezhnavecs et al., 2014]. В 2016 г. найден в прибрежной зоне р. Днепр в окрестностях городов Лоев, Речица и д. Нижние Жары [Липинская и Мороз, 2021]. Данный вид распространяется внутри бассейна путём естественного расселения [Семенченко и др., 2022].

В реках Днепр и Неман на территории соседних стран обитают и другие виды мизид. Например, вид *Paramysis intermedia* (Czerniavsky, 1882) отмечен в Киевском водохранилище [Semenchenko et al., 2007], а *Hemimysis anomala* (Sars, 1907) – в Каунасском водохранилище [Arbačiauskas et al., 2011]. Учитывая, что для мизид характерна естественная миграция, то их появление возможно и в реках нашей страны.

После вселения в водохранилища мизиды постепенно расселяются вниз по течению,

Таблица 2. Сведения о регистрации вида *P. lacustris* на территории Республики Беларусь

Год	Водный объект	Населённый пункт	Количество, экз.	Источник
1986	Вилейское водохранилище	—	+	[Семенченко и др., 2022; Липинская и др., 2024]
1988	оз. Белое	г. Белоозёрск	+	Персональное сообщение В.М. Байчорова
	Юбилейное водохранилище	г. Гродно	+	
	Водоохранилище Маковза	д. Погребище	+	
2006	оз. Дрисвяты	аг. Дрисвяты	+	[Semenchenko et al., 2009]
2008	р. Днепр	д. Нижние Жары	+	
2008	р. Неман	д. Шембелевцы	4	[Липинская и др., 2024]
		д. Плебанские	1	
		д. Лукавица	2	
		д. Плосковцы	3	
		д. Польница	1	[Semenchenko et al., 2009]
		г. Гродно	1	
		аг. Гожа	1	
2010	р. Свислочь	г. Минск, парк им. М. Горького	1	Персональное сообщение Ю.Г. Гигиняка
2011	оз. Дрисвяты	аг. Дрисвяты	+	[Vezhnavevts et al., 2014]
2012				
2016	р. Днепр	г. Речица	69	[Липинская и Мороз, 2021]
		г.п. Лоев	1	
		д. Нижние Жары	2	

Примечание: символ «+» означает присутствие мизиды на створе, но при этом отсутствуют данных о численности.

переносясь потоками воды, особенно во время паводков и сезонных колебаний уровня реки. Несмотря на ранние предположения о пассивности мизид, *P. lacustris* демонстрирует способность к передвижению против течения, вероятно, из-за реакции на изменения окружающей среды. Вид *P. lacustris* может обладать более высокой эврибионтностью и адаптивностью, чем считалось ранее, что позволяет ему натурализоваться в новых биотопах, даже при движении против течения. Вероятно, *P. lacustris* более устойчивый вид, способный выдерживать широкий диапазон температур и скорости течения, что делает его менее зависимым от изменяющихся условий среды, в отличие от мизид *H. anomala* и *L. benedeni*, которые предпочитают более стоячие или медленнотекущие воды.

У вида *P. lacustris* количество генераций за сезон может варьировать от трёх до пяти, что зависит от условий среды. Большее количество генераций способствует быстрому увеличению численности и необходимости расселения в новые районы. Это может объ-

яснять его активное продвижение, в том числе вверх по течению, в поисках новых мест обитания.

На основе вышеописанных данных, создана карта распространения чужеродных видов мизид в Республике Беларусь (рис. 2).

Выводы

В ходе исследования было установлено, что мизиды *L. benedeni* и *P. lacustris* продолжают активно распространяться по водным объектам Беларуси. Их расселение происходит естественным путём. Вид *L. benedeni* отличается широкой экологической пластичностью и может обитать на разных типах грунтов. Вид *P. lacustris* способен продвигаться против течения, что указывает на её эврибионтность и адаптивность.

Анализ данных показал, что численность мизид в реках Припять и Днепр изменяется неравномерно, что, вероятно, связано с сезонными и гидрологическими колебаниями. Несмотря на то что влияние этих видов на экосистему пока изучено недостаточно, их

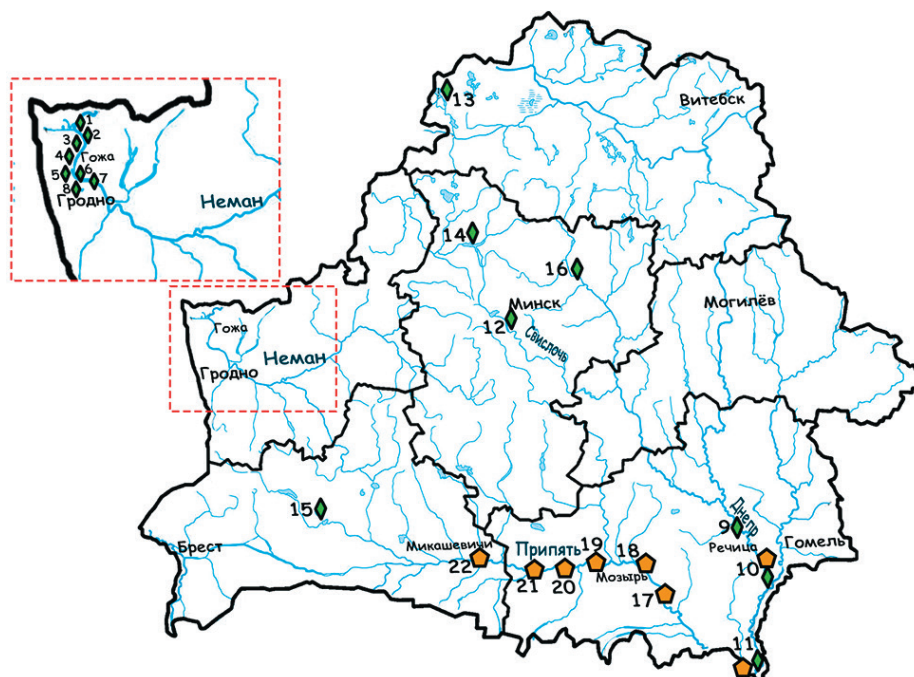


Рис. 2. Встречаемость чужеродных видов мизид в водных объектах Беларуси: ромб – *P. lacustris*, пятиугольник – *L. benedeni*; 1 – д. Лукавица; 2 – д. Польница; 3 – д. Плосковцы; 4 – д. Плебанские; 5 – аг. Гожа; 6 – д. Шембелевцы; 7 – г. Гродно; 8 – Юбилейное водохранилище; 9 – г. Речица; 10 – г.п. Лоев; 11 – д. Нижние Жары; 12 – г. Минск; 13 – аг. Дрисвяты; 14 – Вилейское водохранилище; 15 – оз. Белое; 16 – водохранилище Маковца; 17 – г. Наровля; 18 – г. Мозырь; 19 – г. Петриков; 20 – д. Переровский Млын; 21 – д. Черничи; 22 – г. Микашевичи.

всеядность и способность активно распространяться могут оказывать заметное воздействие на кормовую базу. Эти вопросы требуют дальнейших исследований.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках задания 2.10 ГПНИ «Природные ресурсы и окружающая среда» на 2021–2025 гг. (№ НИОКТР20210288).

Благодарности

Авторы благодарны ведущим научным сотрудникам ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам» Гигиняку Ю.Г., Вежновцу В.В. и Байчорову В.М. за дополнительную информацию о местах обнаружения мизид.

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

- Байчоров В.М. и др. Макрозообентос рек республиканского заказника «Средняя Припять» // Природные ресурсы. 2023. № 1. С. 77–84.
- Гасюнас И.И. Акклиматизация кормовых для рыб беспозвоночных понто-каспийского происхождения в водоёмах Литвы (бассейн Балтийского моря) // в сб.: Акклиматизация животных в СССР: мат. конф. / под ред. А.И. Янушевич и др. Алма-Ата: АН КазССР, 1963. С. 234.
- Дегтярёва Л. и др. Экологическая валентность к кислороду северокаспийских мизид и кумовых ракообразных // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 4. С. 32–41.
- Дедю И.И. Результаты и перспективы вселения некоторых понто-каспийских видов амфипод и мизид в водоёмы Молдавии // в сб.: Акклиматизация животных в СССР: мат. конф. / под ред. А.И. Янушевич и др. Алма-Ата: АН КазССР, 1963. С. 241–243.
- Журавель П.А. Об акклиматизации фауны лиманно-каспийского типа в водохранилищах Украины // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 3. С. 59–65.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Влияние климата и биотехники на акклиматизацию каспийских мизид // в сб.: Акклиматизация рыб и кормовых беспозвоночных в морях СССР: труды ВНИРО. М.: Типография ЦНИИТЭИ легкой промышленности, 1970. Т. 76, № 3. С. 261–281.
- Ковальчук Т.В., Оливари Г.А., Зимбалева Л.Н. Современное состояние акклиматизированных ракообраз-

- ных и перспективы их акклиматизации в водохранилищах Днепровского каскада // в сб.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР: мат. конф. / АН СССР. Науч. совет по проблемам гидробиологии, ихтиологии и использования биол. ресурсов водоёмов. АН КиргССР. Ин-т биологии. М-во рыбного хоз-ва СССР. Ихтиол. комис. ВНИРО. Главрыбвод. М-во рыбного хоз-ва РСФСР. ГосНИОРХ. Фрунзе: [б. и.], 1972. С. 208–210.
- Комарова Т.И. Высшие ракообразные. Мизиды. Киев: Наукова думка, 1991. 104 с.
- Липинская Т.П., Гайдученко Е.С., Ризевский В.К. и др. Чужеродные виды водных беспозвоночных и рыб в белорусской части бассейна реки Неман // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 17, № 2. С. 110–130.
- Липинская Т.П., Мороз М.Д. Аборигенные и чужеродные виды макрозообентоса рек белорусской части Днепровского бассейна // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. 2021. Т. 66, № 1. С. 64–73.
- Плигин Ю.В. и др. Распространение чужеродных видов макро-беспозвоночных в экосистемах водохранилищ р. Днепра в многолетнем аспекте // Гидробиологический журнал. 2013. Т. 49, № 6. С. 21–36.
- Плигин Ю.В., Емельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1. С. 3–11.
- Семенченко В.П. и др. Инвазионные процессы в водных экосистемах Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2022. 204 с.
- Семенченко В.П., Липинская Т.П., Макаренко А.И. Скорость распространения чужеродных видов амфипод и мизид в основных реках Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 2. С. 85–92.
- Arbačiauskas K. et al. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011. No 402. 12 p.
- Arbačiauskas K. Range expansion of Ponto-Caspian peracaridan Crustaceans in the Baltic Sea basin and its aftermath: Lessons from Lithuania // Aquatic Ecosystem Health & Management. 2017. Vol. 20, No 4. P. 393–401.
- Borza P., Rani V., Vad C.F. Niche differentiation among facultative filter feeders: Insights from invasive Ponto-Caspian mysids // Current Zoology. 2024. Vol. 70, No 4. P. 513–521.
- Fürst M. Experiments on the transplantation of new fish-food organisms into Swedish impounded lakes. The feeding habits of brown trout and char in Lake Blasjön // Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. 1972. Vol. 18, No. 2. P. 1114–1121.
- Khmeleva N.N., Baichorov V.M. Patterns of reproduction of Pontocaspian relict *Paramysis lacustris* within distribution area // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 1987. Vol. 72, No 6. P. 685–694.
- Patonai K. et al. Trophic impact of an invasive mysid shrimp depends on zooplankton community composition: A mesocosm experiment // Freshwater Biology. 2024. Vol. 69, No 5. P. 623–634.
- Rani V. et al. Food density drives diet shift of the invasive mysid shrimp, *Limnomysis benedeni* // Ecology and Evolution. 2024. Vol. 14, No 4. e11202.
- Semenchenko V., Razlutsky V., Vezhnovetz V. First record of the invasive Ponto-Caspian mysid *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 from the River Pripyat, Belarus // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2, No 3. P. 272–274.
- Semenchenko V.P. et al. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4, No 2. P. 337–347.
- Vezhnavev V.V., Malatkou D.V., Arbačiauskas K. 6. Zooplankton community // Zoology and Ecology. 2014. Vol. 24, No 2. P. 108–127.

ALIEN MYSID SPECIES IN THE WATER BODIES OF BELARUS

Alexandrovich P.*, Lipinskaya T.**

Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, 220072, Belarus

e-mail: *pauline.alexandrovich@gmail.com, **tatsiana.lipinskaya@gmail.com

This study explores the distribution of alien mysid species of Ponto-Caspian origin, *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882) and *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) in Belarusian aquatic ecosystems. Long-term observations revealed fluctuating population dynamics, likely driven by hydrological conditions, seasonal temperature variations, and food availability. The settlement of these species into ecosystems of Belarus led to their successful naturalization and further expansion. However, their ecological impact on native species remains insufficiently understood, underlining the necessity for further research to evaluate their ecological roles and potential consequences for native hydrobionts.

Keywords: Ponto-Caspian species, crustaceans, rivers, reservoirs.

ВСТРЕЧНАЯ ИНВАЗИЯ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*PUNGITIUS PUNGITIUS*) И МАЛОЙ ЮЖНОЙ КОЛЮШКИ (*PUNGITIUS PLATYGASTER*) (GASTEROSTEIDAE) В ВОДОЁМАХ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

© 2025 Артамонова В.С.¹, Гайдученко Е.С.², Кулиш А.В.^{3,4}, Медведев Д.А.¹, Охременко Ю.И.², Петровский А.Б.¹, Решетников А.Н.¹, Семенов Д.Ю.⁵, Спицын В.М.⁶, Махров А.А.^{1*}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Россия, e-mail: valar99@mail.ru, medvedevda_tmb@mail.ru, meph@bk.ru, anreshetnikov@yandex.ru, makhrov12@mail.ru

² Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», 220072, г. Минск, Беларусь, e-mail: gajduchenko@tut.by, okhremenko.yulia@yandex.by

³ Керченский государственный морской технологический университет, 298309, г. Керчь, Республика Крым, Россия, e-mail: andreykulish1972@mail.ru

⁴ Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, 298188, Курортное, Феодосия, Республика Крым, Россия

⁵ Ульяновский государственный университет, 432017, г. Ульяновск, Россия, e-mail: perchsdy@list.ru

⁶ ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН (ФИЦКИА УрО РАН), 163020, г. Архангельск, Россия, e-mail: spitsyn.v.m.91993@yandex.ru

*автор для переписки

Поступила в редакцию 16.05.2025. После доработки 21.07.2025. Принята к публикации 15.08.2025

С помощью анализа нуклеотидного разнообразия митохондриального гена *COI* показано, что девятииглая колюшка вселилась в бассейн Днепра из бассейна Балтийского моря, а в бассейн Волги – из этого же бассейна (Балтийского моря) или, что менее вероятно, – из бассейна Белого моря. Видимо, эти вселения произошли недавно по каналам, построенным в конце XVIII – начале XIX века. Анализ литературы показывает, что в бассейнах рек Волги и Днепра в настоящее время широко распространены как девятииглая колюшка, так и близкородственный вид – малая южная колюшка, расселившаяся с юга. В обоих бассейнах ареалы этих двух видов рыб теперь перекрываются, и в этих регионах вероятно возникновение гибридных зон.

Ключевые слова: рыбы, расселение, чужеродные виды, гибридизация, Чёрное море, Каспийское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-011-025

Введение

Представители семейства колюшковые (Gasterosteidae Pietsch, 1978) – небольшие рыбки, широко распространённые и достигающие во многих водоёмах высокой численности [монографии: Зюганов, 1991; Bell, Foster, 1994; Раерке, 1996]. Благодаря быстрому образованию морфологически и генетически отличающихся экологических форм, трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) стала эволюционной «супер-моделью» [обзоры: Braithwaite, Odling-Smee, 1999; Gibson, 2005; Hendry et al., 2009; Reid

et al., 2021; Aguirre et al., 2022; Махров и др., 2025], а благодаря способности к резкому подъёму численности она может служить также экологической моделью, в том числе для анализа инвазий [Лайус и др., 2020; Makhrov et al., 2025]. Девятииглая колюшка (*Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758)) – зарождающаяся эволюционная модель [Merilä, 2013; Недолужко и др., 2025] и, как мы полагаем, перспективный объект экологических исследований, в том числе изучения процессов расселения.

Девятииглая колюшка занимает огромный ареал в северных районах Евразии и Север-

ной Америки. В Европе распространена от бассейна р. Луара до р. Печора, включая бассейны Белого и Балтийского морей. Встречается в бассейне р. Рона [обзоры: Андрияшев, 1954; Зюганов, 1991; Раерке, 2002b]. Известно, что девятииглая колюшка широко распространилась в Понто-Каспийском бассейне во второй половине XX века после строительства многочисленных водохранилищ на Волге и Днепре. «Однако, современная численность популяций и пути проникновения колюшек в эти водохранилища требуют тщательного изучения и специального исследования» (“However, the current status of populations and the ways of penetration of sticklebacks into these reservoirs require careful verification and a separate study”) [Karabanov et al., 2018, p. 74].

Решение этих проблем затрудняется тем, что в Понто-Каспийском бассейне обитает родственный нативный вид – малая южная колюшка, *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) [обзор: Раерке, 2002a]. В первой половине XX века этот вид был распространён только в низовьях рек, в частности обитал от устья Днепра до города Днепропетровск [Белинг, 1935], а в Волге встречался только вблизи устья [Кесслер, 1870]. Но теперь особи этого вида активно расселяются вверх по этим рекам [обзоры: Полищук, 1977; Жукинский и др., 2007; Слынько и др., 2010; Слынько, Терещенко, 2014; Семенченко и др., 2022].

Поскольку виды рода *Pungitius* d’Annone, 1760 сходны морфологически, есть сложности в определении, какой вид встречается в той или иной водной системе. Например, для притоков среднего течения р. Днепр (рек Рось, Супой, Сула) М.А. Полтавчук [1976] указывает *P. pungitius*. Однако в сводке Ю.В. Мовчана [1988] указано, что в этих реках обитает *P. platygaster*. К сожалению, генетические исследования, которые могли бы прояснить видовой статус и пути происхождения популяций колюшек Волги и Днепра, пока охватывают в основном нативные популяции представителей рода *Pungitius* Понто-Каспийского бассейна [Denys et al., 2018; Esmaeili et al., 2023; Gabrielczak et al., 2025].

Целью настоящей работы стал генетический анализ популяций обоих видов *Pungitius* Понто-Каспийского бассейна, включая попу-

ляции бассейнов рек Волги и Днепра, а также обзор современного распространения этих видов в этих бассейнах.

Материал и методика

Сбор и анализ материала. Рыб отлавливали с помощью разноразмерных мерёж и сачков. Информация о локалитетах сбора проб и количестве проанализированных образцов представлена на рис. 1 и в табл. 1. Пойманную рыбу целиком фиксировали в 96%-м этаноле (объём этанола не менее чем в 5 раз превышал объём рыбы), на следующий день производили замену спирта.

Выделение ДНК и амплификация частичной последовательности митохондриального гена COI. ДНК выделяли из фрагмента мышечной ткани фиксированных рыб с помощью коммерческого набора реактивов «ДНК-Экстрен-2» (ООО «Синтол», Москва) в соответствии с рекомендациями фирмы-изготовителя.

ПЦР-продукт, содержащий частичную последовательность митохондриального гена COI (*COX1*, *MT-COI*), получали с использованием праймеров, специфичных для представителей рода *Pungitius*: COI-Pung F: 5'-tcaaccaatcacaaagatatcggcac-3' и COI-Pung R: 5'-taaacctcagggtggccaaagaatca-3'. Амплификацию проводили в 20 мкл однократного буфера для амплификации, поставляемого в комплекте с Taq ДНК полимеразой (компания «Сибэнзим», Россия). Смесь содержала также 2 mM MgCl₂, 200–300 нг тотальной клеточной ДНК, по 200 нмоль каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов, по 10 пмоль прямого и обратного праймеров и 0,7–0,8 ед. Taq ДНК полимеразы. Программа амплификации включала этап первоначальной денатурации ДНК – +95°, 4 мин, 31 цикл амплификации фрагмента ДНК – +95°, 30 с, +54°, 30 с, +72°, 45 с, а также этап конечной элонгации цепи – +72°, 5 мин.

Секвенирование ПЦР-продукта. Полученный ПЦР-продукт пересаждали в мягких условиях, добавляя к пробе ацетат аммония до конечной концентрации 0,125 М и этанол до 70%. Смесь оставляли на 20 мин при комнатной температуре, а затем центрифугировали 20 мин при 13 000 об/мин (центри-

фуга Eppendorf 5415 R). Осадок промывали 70%-м охлаждённым этанолом, высушивали, перерастворяли в деионизованной воде и определяли концентрацию ДНК в растворе с использованием спектрофотометра нано EzDrop 1000. В реакцию секвенирования брали около 30 нг ПЦР-продукта и 8 пмоль соответствующего праймера. Каждый образец секвенировали дважды – как с прямого, так и с обратного праймера. Реакцию проводили с использованием набора реагентов для циклического секвенирования по Сэнгеру NovaDye Terminator Cycle Sequencing Kit (v3.1) («ДжинКвест», Россия) с последующим анализом продуктов на секвенаторе ABI

PRISM 3500xL Applied Biosystems Межинститутского центра коллективного пользования «Геном» ИМБ РАН.

Анализ результатов секвенирования и построение сети гаплотипов для частичных последовательностей COI мтДНК. Результаты секвенирования анализировали с использованием специализированного редактора BioEdit v. 7.2.5 [Hall, 1999]. Для перевода нуклеотидных последовательностей в аминокислотные использовали опцию “Translate in selected frame (permanent)” с применением генетического кода митохондрий. Для построения сети гаплотипов частичных последовательностей COI мтДНК использовали

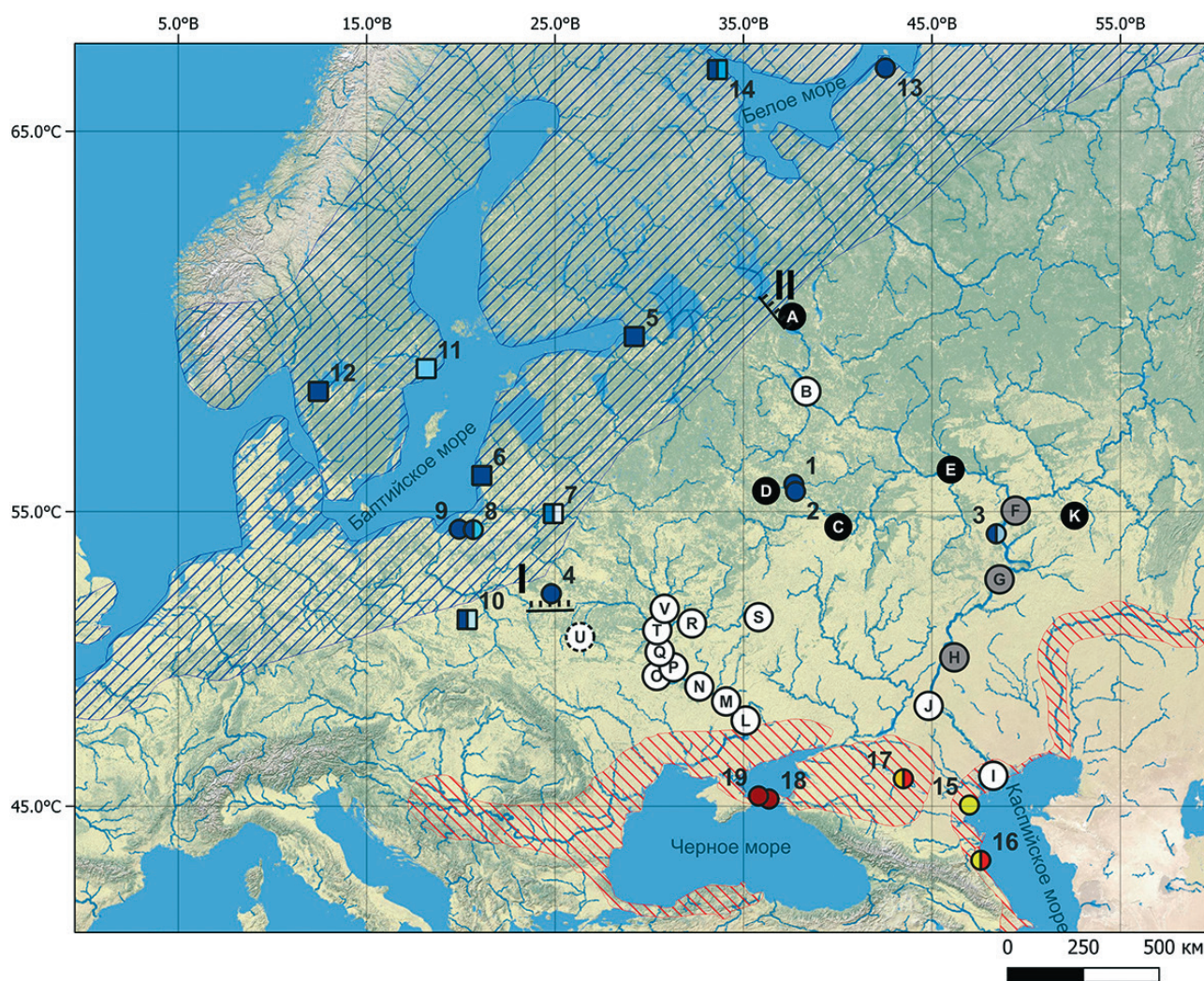


Рис. 1. Нативный ареал *Pungitius pungitius* (выделен синей штриховкой) и *P. platygaster* (выделен красной штриховкой) с указанием нумерации мест сбора материала в соответствии с табл. 1: места сбора нашего материала обозначены кружками без букв; места сбора проб из NCBI GenBank – квадратами, окраска их соответствует обнаруженным в выборках гаплотипам (см. табл. 1); красным цветом обозначен гаплотип S1, оранжевым – S2, жёлтым – S3; вишнёвым – S4, синим – N1, голубым – остальные гаплотипы; кружками с буквами обозначены недавно заселённые водоёмы (табл. 2–4), кружками чёрными – места находок *P. pungitius*, белыми – места находок *P. platygaster*, серыми – места недавних находок обоих видов; белым кружком с пунктиром обозначена р. Горынь, где видовая принадлежность колюшки не совсем ясна; I – Днепроовско-Бугский канал; II – Мариинский канал.

Таблица 1. Изученные популяции рыб *Pungitius pungitius* и *P. platygaster* и обнаруженные в них варианты последовательности COI мтДНК

Вид	Регион	Популяция	Координаты	Номер на карте	Гаплотип	Номер GenBank	Число особей	Ссылка
<i>P. pungitius</i>	Бассейн Волги	Москва, национальный парк «Лосинный остров», старица р. Яуза	55.818650 N, 37.680105 E	1	N1	PV422847	3	Собственные данные
		Москва, река Горбунтанский овраг	55.606173 N, 37.755897 E	2	N1	PV422848	2	Собственные данные
		г. Ульяновск, безымянный водоём	54.340134 N, 48.393310 E	3	N1 N3	PV422849 PV444648	1 3	Собственные данные Собственные данные
	Бассейн Днепра	Беларусь, р. Ясельда (бассейн Припяти)	52.420481 N, 24.801272 E	4	N1	PV444649	4	Собственные данные
	Бассейн Балтийского моря	Ленинградская область	59.9822 N, 29.2053 E	5	N1	MF123520	1	Denys et al., 2018
		Латвия	56.0807 N, 21.1135 E	6	N1	MF123525, MF123518, MF123481, MF125459	4	Denys et al., 2018
		Литва, р. Неман	54.9367 N, 24.9067 E	7	N4 N8	MF123515 MF123549	1 1	Denys et al., 2018 Denys et al., 2018
		Калининградская область, бассейн р. Майская	54.445251 N, 20.660200 E	8	N1 N2	PV444430 PV444431	1 2	Собственные данные Собственные данные
		Калининградская область, р. Мамоновка	54.458076 N, 19.911492 E	9	N1	PV444650	1	Собственные данные
		Польша, р. Висла	51.5746 N, 20.3389 E	10	N1 N5	MF 123544 MF123498	1 1	Denys et al., 2018 Denys et al., 2018
		Швеция	59.1197 N, 18.1628 E	11	N7	KJ128594	1	Ericson et al., 2020
		Швеция	58.4922 N, 12.4369 E	12	N1	KJ128593	1	Ericson et al., 2020
		Архангельская область, р. Койда	66.381128 N, 42.533927 E	13	N1	PV444651	2	Собственные данные
		Республика Карелия, оз. Кривое	66.3477 N, 33.6167 E	14	N1 N6	MF123490.1 MF123467	1 1	Denys et al., 2018 Denys et al., 2018

<i>P. platygaster</i>	Бассейн Каспийского моря	Республика Калмыкия, вблизи пос. Джилькита	45.042125 N, 46.990148 E	15	S3	PV423389	1	Собственные данные
		Дагестан, побережье Каспия	-	16	S1 S3	PV423391 PV423390	1 2	Собственные данные Собственные данные
	Бассейны Чёрного и Азовского морей	Республика Калмыкия, оз. Маныч	-	17	S1	PV423388	1	Собственные данные
					S2	PV423387	2	Собственные данные
		Крым, оз. Чурбашское	45.267202 N, 36.354882 E	18	S4	PV444432	1	Собственные данные
					S4	PV444433	1	Собственные данные
		Крым, безымянное озеро	45.379525 N, 35.801317 E	19	S4	PV444433	1	Собственные данные

программу Network 10.2.0.0. (<https://www.fluxus-engineering.com>), применяя опцию “Median Joining”.

В анализ также включены последовательности, взятые из базы данных NCBI GenBank, содержащей сведения о последовательностях гена *COI* в популяциях девятииглой колюшки бассейнов Балтийского и Белого морей [Denys et al., 2018; Ericson et al., 2020]; из этих регионов наиболее вероятно вселение девятииглой колюшки в бассейн Понто-Каспия. В общей сложности проанализирована 41 последовательность. Места сбора материала указаны на рис. 1 и в табл. 1.

Поиск и анализ литературы. Поскольку большая часть сведений о распространении колюшек в бассейнах Волги и Днепра приведена в источниках, не входящих в базу данных Web of Science, мы провели 7 февраля 2025 года поиск литературы в базе данных Научной электронной библиотеки eLIBRARY.RU (<https://elibrary.ru/>), содержащей большое количество публикаций на русском, украинском и белорусском языках. Поиск по сочетаниям ‘*Pungitius* Волга’ дал 131 результат, ‘колюшка Волга’ – 294, ‘*Pungitius* Днепр’ – 63, ‘колюшка Днепр’ – 140, ‘колючка Днепр’ – 207 («колючка» – украинское название колюшки). Используются только работы, в которых была информация о поимках колюшек *Pungitius pungitius* и/или *Pungitius platygaster* в конкретных водоёмах бассейнов Днепра и Волги. Из анализа исключены дублирующие публикации – например, если об одной и той же находке колюшки сообщалось сначала в тезисах конференции, а потом в статье, мы ссылались только на статью. Карты созданы в QGIS 3.40.0 [QGIS Development Team, 2025] с использованием гидрографических данных HydroRIVERS [Lehner, Grill, 2013].

Результаты

Генетическое разнообразие. Изученный участок гена *COI* имеет длину 644 п.н. Данные о распространении гаплотипов гена *COI* в популяциях колюшек рода *Pungitius* бассейнов Днепра и Волги, а также прилегающих регионов, представлены в табл. 1. Нами выявлены два неизвестных ранее гаплотипа, обозначенные в этой таблице 2 и 3.

Медианная сеть, включающая все изученные гаплотипы, приведена на рис. 2. На рисунке чётко выделяются две группы гаплотипов, соответствующие *P. pungitius* (группа N) и *P. platygaster* (группа S). Однако только одна из нуклеотидных замен, разделяющих эти два вида, ведёт к замене аминокислоты в белке (весь изученный участок последовательности соответствует 214 аминокислотам). В позиции 83 аминокислотной последовательности *COI* произошла замена валина (у *P. platygaster*) на изолейцин (у *P. pungitius*). Обе аминокислоты относятся к числу гидрофобных.

Распространение *Pungitius pungitius* в бассейнах Днепра и Волги. Сведения о находках девятииглой колюшки в бассейне Волги приведены на рис. 1 и в табл. 2.

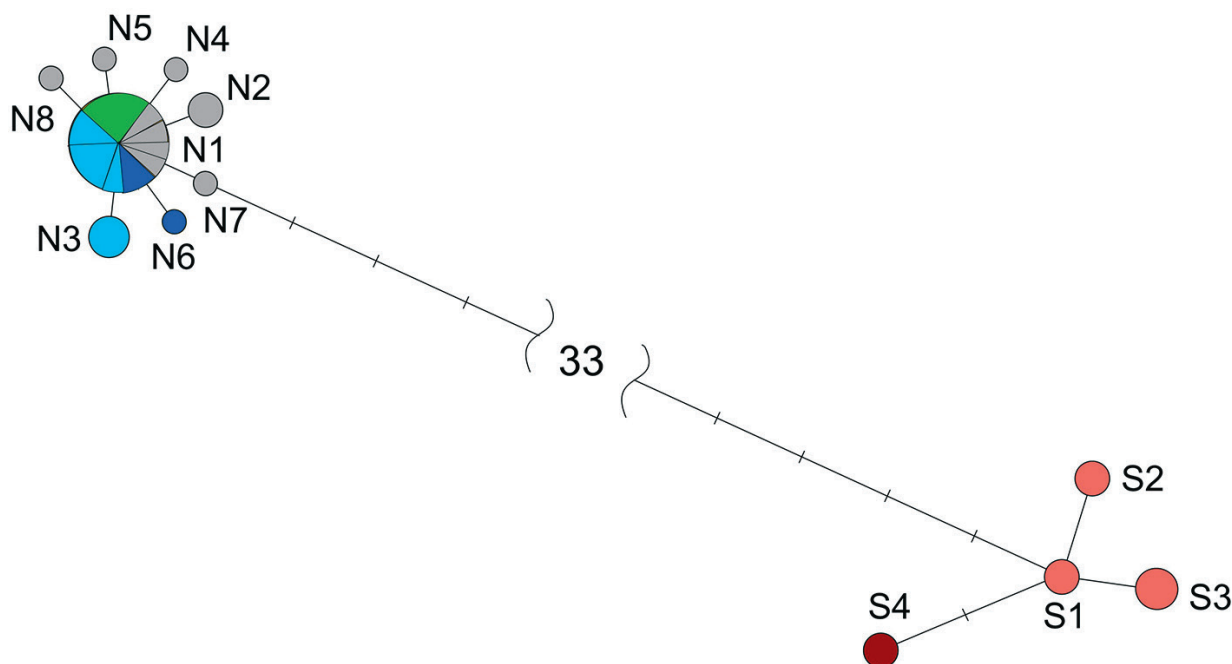


Рис. 2. Медианная сеть, включающая изученные гаплотипы колюшек рода *Pungitius*: голубым цветом обозначены гаплотипы, обнаруженные в бассейне Волги; тёмно-синим – в бассейне Белого моря; серым – в бассейне Балтийского моря; зелёным – в бассейне Днепра; розовым – в бассейне Каспийского моря и в Маныче; тёмно-красным – в Крыму.

Таблица 2. Находки девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) в бассейне Волги

Регион	Водоём	Обозначение на рис. 1	Первое обнаружение (год)	Ссылка
Вологодская область	р. Кема (бассейн оз. Белое)	(A)	?	Яковлев и др., 2001
Рязанская область	р. Ока	(C)	1968–1969	Бабушкин, 1990; Иванчев, Иванчева, 2010
Москва и Московская область	р. Москва и притоки	(D)	1970-е	Ziuganov, Gomeluk, 1985, p. 242; Цепкин, Соколов, 1987, 1998; Фокина, Касумян, 2003; Михайлова, Касумян, 2015
Чувашская Республика, Нижегородская область	Чебоксарское водохранилище и притоки	(E)	2003	Морева, Клевакин, 2022, и ссылки в этой работе
Ульяновская и Самарская области	Куйбышевское водохранилище и притоки	(F)	1995	Назаренко, Арефьев, 1997; Евланов и др., 1998; Абрамов и др., 2002; Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе; Зусмановский и др., 2008; Семенов, 2010; Шакирова, Северов, 2014
Самарская область	Притоки Саратовского водохранилища	(G)	1993	Варлаков, 1992; Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе
г. Саратов	Бассейн Волгоградского водохранилища	(H)	?	Завьялов и др., 2007
Республика Татарстан	Бассейн р. Кама	(K)	2008	Аськеев и др., 2010

В бассейне Днепра этот вид встречается значительно реже. В 1905 году одна особь поймана вблизи деревни Видибор, в бассейне Припяти, на современной территории Беларуси [Грацианов, 1907]. Длительное время этот вид в бассейне Днепра не отмечался, но в 1985 году девятииглая колюшка обнаружена в р. Ясельда (бассейн Припяти) и с тех пор была отмечена в нескольких других притоках Припяти на территории Беларуси [Ризевский, 2017]. В водоёмах Украины этот вид обнаружен совсем недавно, в 2020–2023 годах, в двух небольших притоках Днепра в окрестностях Киева [Gabrielczak et al., 2025]. В р. Днепр в пределах Российской Федерации (в Смоленской области) не выявлено никаких видов колюшек [Быков, 2017].

Распространение *Pungitius platygaster* в бассейнах Днепра и Волги. Сведения о поимках малой южной колюшки в бассейне Волги приведены в табл. 3, в бассейне Днепра – в табл. 4, карта современного распространения вида – на рис. 1. Поскольку колюшка из р. Ясельда в бассейне Припяти генетически идентифицирована нами как *P. pungitius*, есть вероятность, что в р. Горынь, также распо-

ложенной в бассейне Припяти, тоже обитает этот вид, а не *P. platygaster*.

Обсуждение

Пути вселения девятииглой колюшки в Понто-Каспийский бассейн. Выполненный нами генетический анализ подтверждает наличие девятииглой колюшки в бассейнах Волги и Днепра. Многие чужеродные виды этих регионов, например ротан *Perccottus glenii* [Решетников, 2009] и амурский чебачок *Pseudorasbora parva* [Карабанов и др., 2020], происходят с Дальнего Востока – района нативного распространения девятииглой колюшки. Однако обнаруженные нами в популяциях девятииглой колюшки Понто-Каспийского бассейна гаплотипы идентичны или близки к гаплотипам, распространённым в популяциях этого вида бассейнов Балтики и Белого моря, относятся к Baltic subclade, по терминологии Denys et al. [2018]; в других частях нативного ареала девятииглой колюшки гаплотипы этой группы не выявлены. Это подтверждает проникновение девятииглой колюшки в бассейны Днепра и Волги с севера.

В популяциях девятииглой колюшки бассейна Понто-Каспия отмечены гаплотипы,

Таблица 3. Находки малой южной колюшки в бассейне Волги

Регион	Водоём	Обозначение на рис. 1	Первое обнаружение (год)	Ссылка
Вологодская, Ярославская, Тверская области	Рыбинское водохранилище	(В)	?	Слынько и др., 2000; Яковлев и др., 2001
Республики Чувашия, Марий Эл, Татарстан, Ульяновская и Самарская области	Куйбышевское водохранилище	(F)	2004–2012	Шакирова, Северов, 2014
			?	Слынько и др., 2000
Саратовская, Самарская и Ульяновская области	Саратовское водохранилище и притоки	(G)	2004, 2005	Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе
			?	Слынько и др., 2000
			1998	Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе
Саратовская и Волгоградская области	Волгоградское водохранилище	(H)	1998	Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе; Слынько и др., 2000
Астраханская область	Волго-Ахтубинская пойма	(I)	?	Слынько и др., 2000
Астраханская область	Дельта Волги	(J)	Часть исходного ареала вида	Кесслер, 1870

Таблица 4. Находки малой южной колюшки в бассейне Днепра

Регион	Водоём	Обозначение на рис. 1	Год самой ранней поимки	Ссылка
Днепропетровская область	р. Днепр (Днепровское водохранилище и притоки)	(L)	Отмечена еще в начале XX в., обитает до настоящего времени	Белинг, 1935; Амброз, 1956; Христов, Кочет, 2008; Мовчан, Романь, 2014;
Днепропетровская, Полтавская, Кировоградская области	Каменское, или Днепродзержинское, водохранилище и притоки	(M)	1953–1959	Беляев и др., 1965; Щербак, 1989; Мовчан, Романь, 2014; Zymarioieva et al., 2023
Полтавская, Черкасская, Киевская области	Кременчугское водохранилище и притоки	(N)	Вторая половина XX в.	Щербак, 1989; Мовчан, Романь, 2014; Романь и др., 2017; Куцоконь и др., 2024
Черкасская, Киевская области	р. Рось	(O)	Вторая половина XX в.	Куцоконь, 2010
Черкасская, Киевская области	Каневское водохранилище и притоки	(P)	Вторая половина XX в.	Щербак, 1989; Сытник и др., 2012; Мовчан, Романь, 2014; Prychepa et al., 2021
Киевская область	Озёра на территории г. Киев	(Q)	?	Худяш и др., 2020
Черниговская область	Бассейн р. Десна	(R)	Вторая половина XX в.	Ткаченко и др., 2008; Вобленко, Шешурак, 2010; Сытник и др., 2012; Roman, 2015
Курская область (Россия)	р. Сейм в бассейне Десны	(S)	2009	Жердева и др., 2013; Быков, 2020
Киевская, Черниговская области	Киевское водохранилище	(T)	Вторая половина XX в.	Щербак, 1989
Ровенская область	р. Горынь (бассейн Припяти)	(U)	?	Гроховська и др., 2012
Гомельская область (Беларусь)	Основное русло Днепра	(V)	2007–2008	Ризевский и др., 2009

которые не выявлены в популяциях бассейнов Балтийского и Белого морей. Этот факт позволил высказать предположение о естественном происхождении популяций девятииглой колюшки бассейна Днепра [Gabrielczak et al., 2025]. Однако, по нашему мнению, гаплотипы, известные сейчас только в популяциях бассейна Понто-Каспия, могут присутствовать и в популяциях бассейна Балтийского моря, но не обнаружены из-за недостаточной изученности генетического разнообразия девятииглой колюшки бассейна Балтики.

Точно определить пути вселения на имеющемся у нас ограниченном материале затруднительно, но, поскольку у девятииглой колюшки бассейна Днепра обнаружен гаплотип N1, более вероятно ее происхождение от по-

пуляции бассейна Вислы, где этот гаплотип найден, чем от популяции Немана, где этот гаплотип не обнаружен. Реки Западный Буг (бассейн Вислы) и Припять (бассейн Днепра) соединены Днепровско-Бугским каналом, функционирующим с перерывами с 1783 года [Малыхина, 2010]. Этот канал является частью так называемого Центрально-Европейского инвазионного коридора, по которому предполагается трансбассейновое самораспространение чужеродных гидробионтов [Bij de Vaate et al., 2002].

Важно отметить, что девятииглая колюшка не была отмечена в верхней части бассейна р. Волга в ходе ихтиологических исследований, проводившихся в XIX веке [Озерецковский, 1817; Кесслер, 1870; Варпа-

ховский, 1886], а также в первой половине и в середине XX века [Дрягин, 1933; Пермитин, 1964 и многие другие]. В то же время было высказано мнение, что это нативный вид, ранее не обнаруженный ихтиологами из-за малых размеров и обитания в малых водоёмах [обзор: Морева, Клевакин, 2022]. Это мнение послужило основанием для включения девятииглой колюшки в Красные книги некоторых регионов [Новиков, 2008]. С этой точкой зрения совпадают взгляды, изложенные в статье Е.А. Цепкина и Л.И. Соколова [1998, с. 37]: «В последние годы необычайно быстро стала распространяться по всей Москве-реке девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, прежде обитавшая лишь в небольших заболоченных озерах, расположенных в самых верховьях реки и непосредственно с ней не соединявшихся».

Однако есть прямое указание на недавнее вселение девятииглой колюшки в бассейн Волги: «В 1970-х гг. *P. pungitius* была случайно вселена в верхнюю часть бассейна Волги (Московская область, река Сходня)» (“In the 1970’s *P. pungitius* was accidentally introduced to the upper Volga basin (Moscow region, the Skhodnya River)” [Ziuganov, Gomeluk, 1985, p. 242]. В то же время Г.М. Бабушкин [1990, с. 92] пишет, что девятииглая колюшка появилась в пойме Оки (на территории Рязанской области) уже в 1968–1969 годах, т.е. вселение в р. Сходня было, видимо, не единственным.

Высоковероятно вселение девятииглой колюшки в Белое озеро в верхней части бассейна Волги из Онежского озера, относящегося к бассейну Балтики, по Мариинскому каналу, который построен в начале XIX века [Истомина, 1982]. Этот канал соединяет р. Вытегра (приток Онежского озера) и р. Ковжа (приток Волги), являясь «водным путём» между бассейнами Балтийского и Каспийского морей. В Вытегорском водохранилище, через которое проходит канал, девятииглая колюшка обитает [Коновалов и др., 2015].

Видимо, девятииглая колюшка вселялась в бассейн р. Волга в разное время и разными способами, вселение шло с севера. В то же время большинство других видов рыб, а также водных беспозвоночных, пересекавших водораздел Понто-Каспийского бассейна с

бассейнами Балтики и Белого моря, расселялись в противоположном направлении, с юга на север [Bij de Vaate et al., 2002; Слынько и др., 2010; Махров и др., 2020; Copilaş-Ciocianu et al., 2023]. Одно из немногих исключений – родственный вид, трехиглая колюшка, вселившаяся в бассейны Волги и Днепра из бассейна Балтийского моря [Bardukov et al., 2025]. Вселение и широкое расселение девятииглой колюшки в Понто-Каспийском бассейне показывает, что этот вид весьма экологически пластичен, что, к примеру, обуславливает его широкое распространение в Арктике [Андрияшев, 1954; Зюганов, 1991]. Можно предположить, что девятииглая колюшка имеет южное происхождение и относительно недавно вселилась в Арктику – как это ранее показано для трехиглой колюшки (Artamonova et al., 2022).

Расселение малой южной колюшки по северной части Понто-Каспийского бассейна и возможность гибридизации с девятииглой колюшки в этом регионе. Вид *P. platygaster* исходно населял прибрежные районы Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей и низовья впадающих в них рек, в том числе Днепра и Волги. Этот вид был отмечен также в бассейне Дуная в районе Белграда и в р. Урал вверх до Магнитогорска и Оренбурга [Раерке, 2002a]. В последние годы отмечено сокращение ареала малой южной колюшки как в бассейне Дуная [Stefanov, Trichkova, 2011], так и в бассейне Урала [Корляков, 2019].

Однако расширение распространения вида отмечено в бассейнах многих других рек Понто-Каспийского бассейна – в бассейне Кубани [Абрамчук и др., 2018], Дона [Денщик, Самчук, 1990; Слынько, Тютин, 2009], Южного Буга [Мовчан и др., 2002], Днестра и Прута [Булат и др., 2019], в водоёмах Крыма [Мовчан, 2011; Карпова, 2016], в искусственных водных системах Северного Кавказа [Козлов, Киреева, 2007] и, как показано выше, в бассейне Волги и Днепра.

Перекрытие ареалов малой южной колюшки и девятииглой колюшек в бассейне Волги может привести к их гибридизации. Экспериментально получены три поколения фертильных гибридов и возвратные гибри-

ды этих видов [Ziuganov, Gomeluk, 1985], т.е. весьма вероятно образование обширных гибридных зон колюшек рода *Pungitius* в бассейнах Волги и Днепра.

Успешная гибридизация девятииглой и малой южной колюшек – необычное явление и заслуживает специального исследования, поскольку эти два вида дивергировали очень давно и должны были иметь существенную репродуктивную изоляцию. Ископаемые находки колюшек рода *Pungitius*, датированные миоценом, известны как в бассейнах современных Чёрного и Каспийского морей [Schwarzshans, 2017], так и в бассейне Северного Ледовитого океана, в Западной Сибири [Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1964], т.е. колюшки этих бассейнов полностью или частично были географически изолированы многие миллионы лет и теоретически должны были накопить генетические различия, достаточные для возникновения постзиготической репродуктивной изоляции.

Заключение

Таким образом, два вида колюшек рода *Pungitius* активно расселяются по Понто-Каспийскому бассейну. Расселение аборигенного вида, малой южной колюшки, достаточно легко объяснимо как проявление хорошо известной тенденции расширения ареалов понто-каспийских видов. Успешное расселение по бассейнам рек Днепр и Волга девятииглой колюшки, исходный ареал которой находится на севере Евразии и Северной Америки, скорее всего, объясняется южным происхождением предков этого вида.

Благодарности

Авторы искренне благодарны Д.П. Карбанову и О.Л. Макаровой за сбор проб на побережье Каспийского моря. Авторы глубоко признательны В.В. Зюганову, В.П. Иванчеву и Н.-Ж. Раерке за подаренные книги, которые были очень полезны при подготовке статьи.

Финансирование работы

Исследования на территории г. Москва поддержаны грантом Департамента природопользования и охраны окружающей среды

города Москвы (проект № 2-СГ/24), исследования в бассейне Северного Ледовитого океана – ФНИР № 125022002728-9, в Крыму – темой государственного задания Карадагской научной станции – природного заповедника РАН – филиала ИнБЮМ РАН «Изучение фундаментальных характеристик морских гидробионтов, обеспечивающих их функционирование в экосистемах и служащих основой их рационального использования и сохранения» (проект № 124030100100-0), в Калмыкии – государственной темой «Водные сообщества: биоразнообразие, инвазии, структура и сохранение», № 1022061400194-8-1.6.19, на территории Беларуси исследования выполнены в рамках темы ГПНИ № 70 «Генетический полиморфизм и биоресурсная разнокачественность популяций основных промысловых видов рыб Беларуси 2021–2023 гг.».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Протокол исследования был одобрен комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (заключение № 103 от 12.09.2024).

Вклад авторов

А.В.С., Г.Е.С., М.Д.А., К.А.В., О.Ю.И. – сбор материала и проведение генетического анализа; П.А.Б., Р.А.Н., С.Д.Ю., С.В.М. – сбор материала и анализ литературы, М.А.А. – планирование работы.

Литература

- Абрамов К.В., Алеев Ф.Т., Михеев В.А., Назаренко В.А. О рыбах-вселенцах в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Природа Симбирского Поволжья. Вып. 3. / ред. О.Е. Бородина. Ульяновск: Ульяновский областной краеведческий музей, 2002. С. 187–191.
- Абрамчук А.В., Пашинова Н.Г., Москул Г.А. Биоразнообразие ихтиофауны Закубанских рек (бассейн реки Кубань) // Рыбное хозяйство. 2018. № 5. С. 64–67.
- Амброз А.И. Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепро-ско-Бугского лимана. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 408 с.
- Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.

- Аськеев О.В., Аськеев И.В., Ананин А.Н., Тишин Д.В. Обнаружение девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы (г. Нижнекамск, Республика Татарстан) // Поволжский экологический журнал. 2010. № 1. С. 103–106.
- Бабушкин Г.М. Рыбы // Животный мир Рязанской области. Рязань: Рязан. пед. ин-т, 1990. 125 с.
- Беляев Л.Д., Галинский В.Л., Никитин В.Ф., Левин Е.Б. Молодь рыб Днепродзержинского водохранилища и условия ее питания // Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны Европейской части СССР: мат. Зоол. совещ. Кишинев: Б.и., 1965. С. 154–160.
- Белинг Д.О. Днепр и его рыбные богатства (на украинском языке). Киев: Изд-во Всеукраинской академии наук, 1935. 164 с.
- Булат Д.Е., Булат Д.Е., Тодераш И.К., Усатый М.А., Зубкова Е.И., Унгурияну Л.Н., Фулга Н.И., Крепис О.И., Шаптефрац Н.Г. Чужеродные виды рыб Республики Молдова // Евразийский союз ученых (ЕСУ). 2019. Т. 7, № 64. С. 9–18.
- Быков А.Д. Рыбное население р. Сейм в границах Курской области // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2020. № 6. С. 4–14.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А., Меньшиков С.И., Соловьёв И.Н. Современное состояние ихтиофауны реки Днепр в границах Смоленской области // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18, № 1. С. 65–76.
- Варлаков А.Д. Девятииглая колюшка – новый вид ихтиофауны Самарской области // Самарская лука. Бюлл. 1992. № 3-92. С. 194–195.
- Варпаховский Н. Очерк ихтиологической фауны Казанской губернии. СПб.: Тип. Императорской академии наук, 1886. 70 с.
- Вобленко А.С., Шешурак П.Н. Позвоночные животные гидрологического заказника «Озеро Трубин» и его ближайших окрестностей (Черниговская область, Украина) // Экосистемы болот и озёр Белорусского Поозерья и сопредельных территорий: современное состояние, проблемы использования и охраны: мат. Международной научной конференции, Витебск, 16–17 декабря 2010 г. / ред. В.Я. Кузьменко. Витебск: ВГУ им. П.М. Машерова, 2010. С. 139–141.
- Грацианов В.И. Заметка о коллекции рыб Минской экспедиции // Труды студенческого кружка для исследования русской природы, состоящего при Московском Императорском университете. 1907. Кн. 3. С. 147–151.
- Гроховська Ю.Р., Воловик Г.П., Кононцев С.В., Мошинский В.С., Мандигра М.С., Мосніцький В.О. Кадастр ихтиофауны Ровенской области (на украинском языке). Ровно: Дока центр, 2012. 200 с.
- Денщик В.А., Самчук Н.Д. Находки многоиглой колюшки южной *Pungitius platygaster platygaster* (Kessler) – в бассейне Северского Донца // Вестник зоологии (Vestnik zoologii). 1990. № 6. С. 39.
- Дрягин П.А. О рыбных ресурсах Белого озера // Известия ГосНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 40–65.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Жердева С.В., Чернышев А.А., Дмитриева Е.Л., Ситкова О.В. Исследование малоизученных видов рыб Курской области (*Alburnoides bipunctatus bipunctatus* (Bloch, 1782), *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924, *Leuciscus danilewskii* Kessler, 1877, *Pungitius platygaster* Kessler, 1859) // Учёные записки: электронный научный журнал Курского государственного университета. 2013. № 4 (28).
- Жукинский В.Н., Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщение 2. Лучепёрые рыбы // Гидробиол. журн. 2007. Т. 43, № 4. С. 3–24.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В., Шашуловский В.А., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Малинина Ю.А., Ермолин В.П., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю. Рыбы севера Нижнего Поволжья: в 3 кн. Кн. 1: Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2007. 208 с.
- Зусмановский Г.С., Бородин О.В., Абрамов К.В. Колюшка девятииглая // Красная книга Ульяновской области / ред. Е.А. Артемьева. Ульяновск: Артишок, 2008. С. 374–375.
- Зюганов В.В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука, 1991. 261 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. Рязань: Голос губернии, 2010. 292 с.
- Истомина Э.Г. Водные пути России во второй половине XVIII – начале XIX века. М.: Наука, 1982. 277 с.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Пашков А.Н., Решетников А.Н., Махров А.А. «Путешествие на Запад»: в инвазии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) участвуют представители трёх филогенетических линий // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 81–95. (Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Pashkov A.N., Reshetnikov A.N., Makhrov A.A. “Journey to the West”: Three Phylogenetic Lineages Contributed to the Invasion of Stone Moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. P. 67–78.)
- Карпова Е.П. Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 47–60.
- Кесслер К.Ф. Об ихтиологической фауне реки Волги // Труды С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. 1870. Т. 1, вып. 2. С. 236–310.
- Козлов В.И., Киреева И.Ю. Сохранение биоразнообразия ихтиофауны в связи с расселением рыб при создании ирригационных систем // Рыбное хозяйство. 2007. № 1. С. 94–95.
- Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л. Распространение новых видов рыб по судоходным водным путям в водоёмах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 53–66.
- Корляков К.А. Ихтиофауна Челябинской области: ревизия 2008–2018 гг. // Экология, природопользование и ресурсы Урала. 2019. № 2. С. 4–9.

- Купоконь Ю.К. Распространение и морфо-биологические особенности чужеродных видов рыб в бассейне р. Рось (приток р. Днепр) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 1. С. 19–29. (Kutsokon Yu.K. Distribution and Morphological and Biological Traits of Alien Fish Species in the Ros River Basin (Tributary to the Dnieper) // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 2. P. 106–113.)
- Купоконь Ю.К., Шух А.Е., Романь А.М., Щербатюк М.М. Современный состав ихтиофауны реки Чугмак (бассейн Сули) (на украинском языке) // Вісник Черкаського університету. 2024. № 1. С. 72–78.
- Лайус Д.Л., Головин П.В., Зеленская А.Е., Демчук А.С., Доргам А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С., Мурзина С.А., Полякова Н.В., Рыбкина Е.В., Юрцева А.О. Трехиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме // Сибирский экологический журнал. 2020. № 2. С. 167–183. (Lajus D.L., Golovin P.V., Zelenskaia A.E., Demchuk A.S., Dorgham A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Murzina S.A., Polyakova N.V., Rybkina E.V., Yurtseva A.O. Threespine Stickleback of the White Sea: Population Characteristics and Role in the Ecosystem // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, No. 2. P. 132–145.)
- Лебедев В.Д. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопросы ихтиологии. 1959. Вып. 12. С. 28–69.
- Малыхина Л.Ю. Днепровско-Бугский канал: история строительства и перспективы культурно-туристского использования // Архитектурное наследие Прибужского региона. Сохранение и культурно-туристское использование: сб. научных трудов II Международной научно-практической конференции, Брест, Республика Беларусь, 29–30 апреля 2010 г. / ред. Н.Н. Власюк. Брест: БрГТУ, 2010. С. 149–156.
- Махров А.А., Бардуков Н.В., Артамонова В.С. Механизмы формообразования при изменении среды обитания у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) принципиально отличаются от механизмов видообразования внутри рода *Gasterosteus* // Сибирский экологический журнал. 2025. № 2. С. 153–164. (Makhrov A.A., Bardukov N.V., Artamonova V.S. Mechanisms of Diversification during Changes in Habitat in the Three-Spine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) Are Fundamentally Different from the Mechanisms of Speciation within the Genus *Gasterosteus*) // Contemporary Problems of Ecology. 2025. Vol. 18, No. 2. P. 151–159.)
- Махров А.А., Винарский М.В., Гофаров М.Ю., Дворянkin Г.А., Новосёлов А.П., Болотов И.Н. Фаунистические обмены между бассейнами Северного Ледовитого океана и Каспия: История и современные процессы // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 10. С. 1124–1139. (Makhrov A.A., Vinarski M.V., Gofarov M.Yu., Dvoryankin G.A., Novoselov A.P., Bolotov I.N. 2021. Faunal Exchanges between the Basins of the Arctic Ocean and the Caspian Sea: Their History and Current Processes // Biology Bulletin. Vol. 48, No. 7. P. 892–906.)
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трех географически удаленных популяций // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 5. С. 541–564.
- Мовчан Ю.В. Фауна Украины: в 40 т. Т. 8: Рыбы. Вып. 3: Бьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузневые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые. Киев: Наукова думка, 1988. 368 с.
- Мовчан Ю.В. Рыбы Украины (на украинском языке). Киев: НАН Украины, 2011. 444 с.
- Мовчан Ю.В., Паньков А.В., Рабцевич Ю.Е. Находки новых видов рыб в среднем и верхнем течении Южного Буга (на украинском, русском и английском резюме) // Vestnik zoologii. 2002. Т. 36, № 5. С. 85–88.
- Мовчан Ю.В., Романь А.М. Современный состав ихтиофауны бассейна Среднего Днепра (фаунистический очерк) // Збірник праць Зоологічного музею. 2014. № 45. С. 25–45.
- Морева О.А., Клевакин А.А. О необходимости занесения колюшки девятииглой (*Pungitius pungitius*) в Красную книгу Нижегородской области // Редкие виды живых организмов Нижегородской области: сб. рабочих мат. Комиссии по Красной книге Нижегородской области. Вып. 5 / ред. С.В. Бакка. Нижний Новгород: Мининский университет, 2022. С. 142–148.
- Назаренко В.А., Арефьев В.Н. Ихтиофауна малых рек Ульяновской области. Ульяновск: Дом печати, 1997. 120 с.
- Недолужко А.В., Шарко Ф.С., Расторгуев С.М. Межродовая геномная интрогрессия повышает адаптивный потенциал у девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) // Acta Naturae. 2025. Т. 17, № 1. С. 110–113. (Nedoluzhko A.V., Sharko F.S., Rastorguev S.M. Intergeneric Introgression Enhances the Adaptive Potential of Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius*) // Acta Naturae. 2025. Vol. 17, No. 1. P. 110–113.)
- Новиков А.В. Рыбы реки Волга в региональных «Красных книгах»: анализ ситуации // Рыбное хозяйство. 2008. № 3. С. 78–83.
- Озерецковский Н. Путешествие на озеро Селигер. СПб.: Тип. Императорской академии наук, 1817. 192 с.
- Пермитин И.Е. Ихтиофауна реки Оки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 32. С. 208–216.
- Полищук В.В. Состав, географические особенности и генезис гидрофауны водоёмов Украины: дис. ... д-ра биол. наук. В 3 т. Киев: Институт гидробиологии АН УССР, 1977. 320 с. + Прил. (431 с.), Прил. (614 с.).
- Полтавчук М.А. О рыбном населении малых рек Лесостепи среднего Приднепровья Украинской ССР // Сб. трудов Зоологического музея. Киев. 1976. № 36. С. 43–53.
- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.
- Ризевский В.К. Морфометрические параметры девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) из водоёмов бассейна Чёрного моря // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. 2017. № 4. С. 33–39.

- Ризевский В.К., Плюта М.В., Лещенко А.В., Ермолаева И.А., Новик И.В. Новые виды рыб в фауне Беларуси // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2009. Т. 53, № 3. С. 95–97.
- Романь А., Куцоконь Ю., Подобайло А. Ретроспективный анализ современного состава ихтиофауны бассейнов рек Вильшанка и Тясмин (на украинском языке) // Biol. Stud. 2017. Vol. 11, No. 2. P. 125–136.
- Семенов Д.Ю. Динамика видовой разнообразия круглоротых и рыб Куйбышевского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 6. С. 790–795.
- Семенченко В.П., Липинская Т.П., Бычкова Е.И., Ризевский В.К. Инвазионные процессы в водных экосистемах Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2022. 204 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89. (Slynko Yu.V., Dgebuadze Yu.Yu., Novitskiy R.A., Kchristov O.A. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian basin: composition, vectors, invasion routes, and rates // Russ. J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2, No. 1. P. 49–59.)
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Список рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги / ред. В.Н. Яковлев. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 252–277.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Изд-во Полиграф-Плюс, 2014. 328 с.
- Слынько Ю.В., Тютин А.В. Расширение ареала малой южной колюшки (*Pungitius platygaster* (Kessler, 1859): Gasterosteidae, Osteichthyes) в бассейне р. Дон // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 45–49.
- Сытник Ю.М., Шевченко П.Г., Новицкий Р.А., Подобайло А.В., Салий С.М. Видовой состав ихтиофауны верхнего участка Каневского водохранилища и устьевой акватории р. Десна (на украинском, русское резюме) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2012. Вип. 20, т. 2. С. 80–88. (Sytnik Y.M., Shevchenko P.G., Novitsky R.A., Podobaylo A.V., Salyi S.M. Ichthyofauna species of the Upper Kaniv reservoir and mouth area of the Desna river (in Ukrainian, Summary in English) // Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. 2012. Vol. 20, No. 2. P. 80–88.)
- Ткаченко В.О., Ситник Ю.М., Соляник О.В., Салій С.М., Борбат М.О. Современный состав ихтиофауны р. Десна в границах Украины (на украинском языке) // Рибогосподарська наука України. 2008. № 3. С. 46–52.
- Фокина Е.С., Касумян А.О. Сравнение вкусовых предпочтений у разных поколений популяции девятиглай колюшки *Pungitius pungitius* (Gasterosteiformes) // Доклады Академии наук. 2003. Т. 389, № 4. С. 570–573.
- Христов О.О., Кочет В.М. Характеристика ихтиофауны реки Днепр в районе города Днепропетровск (на украинском языке) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2008. Т. 16, № 2. С. 186–193.
- Худяш Ю.М., Причепа М.В., Потрохов О.С., Зінковський О.Г., Горбатюк Л.О., Коваленко Ю.О., Медовник Д.В. Воздействие экологических условий некоторых озёр г. Киева на состав ихтиофауны (на украинском языке) // Рибогосподарська наука України. 2020. № 1. С. 28–43.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А. Видовой состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54, № 5. С. 520–532.
- Штылько Б.А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геолого-разведочн. объединения НКТП СССР. 1934. Вып. 359. С. 1–96.
- Щербак Г.И. (ред.). Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1989. 248 с.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. Об изменениях ихтиофауны среднего течения Москвы-реки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 58–63.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. Об интенсивном расселении девятиглай колюшки *Pungitius pungitius* (L.) в бассейне Москвы-реки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1998. № 3. С. 37–39.
- Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 10–22.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги / ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 52–69.
- Aguirre W.E., Reid K., Rivera J., Heins D.C., Veeramah K.R., Bell M.A. Freshwater Colonization, Adaptation, and Genomic Divergence in Threespine Stickleback // Integrative and Comparative Biology. 2022. Vol. 62, No. 2. P. 388–405.
- Artamonova V.S., Bardukov N.V., Aksenova O.V., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Kirillova E.A., Koulishev A.V., Lajus D.L., Malyutina A.M., Pashkov A.N., Reshetnikov S.I., Makhrov A.A. Round-the-World Voyage of the Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): Phylogeographic Data Covering the Entire Species Range // Water. 2022. Vol. 14. 2484.
- Bardukov N.V., Bugakov A.A., Gajduchenko H.S., Koulishev A.V., Makhrov A.A., Panfiliy A., Pashkov A.N., Petrushkiewa D.S., Reshetnikov A.N., Reshetnikov S.I., Semenov D.Yu., Artamonova V.S. Pathways of invasion of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) into the basins of the Black and Caspian seas // Hydrobiologia. 2025. Vol. 852. P. 2455–2470.
- Bell M.A., Foster S.A., eds. The evolutionary biology of the threespine stickleback. New York, Tokyo: Oxford University Press, 1994. 571 p.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.

- Braithwaite V. A., Odling-Smee L. The paradox of the stickleback: different yet the same // Trends in Ecology and Evolution. 1999. Vol. 14, No. 12. P. 460–461.
- Copilaş-Ciocianu D., Šidagytė-Copilas E., Son M.O., Morhun H., Macher J.N., Arbačiauskas K. Genetic diversity of Ponto-Caspian amphipods throughout the invaded Baltic and native NW Black Sea donor ranges: does introduction mode matter? Hydrobiologia. 2023. Vol. 850. P. 3061–3076.
- Denys G.P.J., Persat H., Dettai A., Geiger M.F., Freyhof J., Fesquet J., Keith P. Genetic and morphological discrimination of three species of ninespined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848) // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2018. Vol. 56. P. 77–101.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series. 1999. vol. 41. P. 95–98.
- Hendry A.P., Bolnick D.I., Berner D., Peichel C.L. Along the speciation continuum in sticklebacks // J. Fish Biology. 2009. Vol. 75. P. 2000–2036.
- Ericson P.G.P., Zuccon D., Nyström Edmark V. A DNA key to Swedish vertebrates – final report // Reports from the Swedish Museum of Natural History. 2020. Vol. 2. P. 1–31.
- Esmaeili H.R., Sayyadzadeh G., Abbasi K. New Morphological and Molecular Data on the Southern Ninespine Stickleback, *Pungitius platygaster* (Gasterosteidae) from Southern Caspian Sea Basin // Journal of Ichthyology. 2023. Vol. 63, No. 6. P. 1062–1071.
- Gabrielczak H., Kutsokon Yu., Yuryshynets V., Kvach Yu. Morphological and Molecular Evidence of the Presence of the Ninespined Stickleback *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Within Ukrainian Gasterosteids, Including New mtDNA Haplotypes — Which Issue for Fish Conservation in Ukraine? // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2025. Vol. 35: e70150
- Gibson G. The synthesis and evolution of a supermodel // Science. 2005. Vol. 307. P. 1890–1891.
- Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I., Borovikova E.A., Gerasimov Yu.V., Kodukhova Yu.V., Smirnov A.K., Stolbunov I.A. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. 2018. Iss. 82 (85). P. 67–80.
- Lehner B., Grill G. Global river hydrography and network routing: baseline data and new approaches to study the world's large river systems // Hydrological Processes. 2013. Vol. 27, No. 15. P. 2171–2186.
- Makhrov A.A., Houle E.Y.K., Hendry A.P., Derry A.M., Lajus D.L. Widespread evidence for rapid recent changes in global range and abundance of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Fish and Fisheries. 2025. Vol. 26, iss. 1. P. 65–82.
- Merilä J. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research // Ann. N. Y. Acad. Sci. 2013. Vol. 1289. P. 18–35.
- QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System (Version 3.40.0) [Computer software]. Open Source Geospatial Foundation Project. 2025. Retrieved from <http://qgis.org>
- Paepke H.-J. Die Stichlinge: Gasterosteidae. Magdeburg: Westarp-Wiss, 1996. 176 p.
- Paepke H.-J. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 5/III. *Gasterosteidae* / Eds. P.M. Bănărescu, H.-J. Paepke. Wiebelsheim: AU-LA-Verlag, 2002a. P. 267–276.
- Paepke H.-J. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 5/III. *Gasterosteidae* / Eds. P.M. Bănărescu, H.-J. Paepke. Wiebelsheim: AU-LA-Verlag, 2002b. P. 278–299.
- Prychepa M., Hrynevych N., Kovalenko Yu., Vodianitskyi O., Svitelskyi M., Khomiak O., Prysiazniuk N., Ishchuk O., Sliusarenko A., Kunovskii J., Mihalskiy O., Heiko L., Trofymchuk A., Gutij B., Levkivska N. Diversity of aquatic animals in water bodies Opechen' (Dnipro floodplain, Ukraine) // Ukrainian Journal of Ecology. 2021. Vol. 11, No. 3. P. 285–291.
- Reid K., Bell M.A., Veeramah K.R. Threespine Stickleback: A Model System For Evolutionary Genomics // Annu. Rev. Genom. Hum. Genet. 2021. Vol. 22. P. 357–383.
- Roman A.M. Fish fauna of the Oster river basin (Desna river basin, Ukraine) – recent data // Studia Biologica. 2015. Vol. 9, No. 3–4. P. 129–136.
- Schwarzahns W. A review of otoliths collected by W. Weiler from the Badenian of Romania and by B. Strashimirov from Badenian equivalents of Bulgaria // Cainozoic Research. 2017. Vol. 17. P. 167–191.
- Stefanov T., Trichkova T. Southern Ninespine Stickleback *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) // Red Data Book of the Republic of Bulgaria. Volume 2. Animals / Ed. V. Golemanski. Sofia: IBEI – BAS & MOEW, 2011. P. 108.
- Ziuganov V.V., Gomeluk V.Ye. Hybridization of two forms of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius* and *P. platygaster*, under experimental conditions and an attempt to predict the consequences of their contact in nature // Environmental Biology of Fishes. 1985. Vol. 13, No. 4. P. 241–251.
- Zymarioieva A., Bondarev D., Kunakh O., Svenning J.-C., Zhukov O. Which Fish Benefit from the Combined Influence of Eutrophication and Warming in the Dnipro River (Ukraine)? // Fishes. 2023. Vol. 8. 14.

COUNTER-SPREAD INVASION OF NINE-SPINED STICKLEBACK (*PUNGITIUS PUNGITIUS*) AND SOUTHERN NINE-SPINED STICKLEBACK (*PUNGITIUS PLATYGASTER*) (GASTEROSTEIDAE) IN THE WATER BODIES OF THE PONTO-CASPIAN BASIN

© 2025 Artamonova V.S.¹, Gajduchenko H.S.², Koulish A.V.^{3,4}, Medvedev D.A.¹, Okhremenko Yu.I.², Petrovskiy A.B.¹, Reshetnikov A.N.¹, Semenov D.Yu.⁵, Spitsyn V.M.⁶, Makhrov A.A.^{1*}

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Russia; e-mail: valar99@mail.ru, medvedevda_tmb@mail.ru, meph@bk.ru, anreshetnikov@yandex.ru, makhrov12@mail.ru

² Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, 220072 Minsk, Belarus; e-mail: gajduchenko@tut.by, okhremenko.yulia@yandex.by

³ Kerch State Maritime Technological University, 298309 Kerch, Russia;

⁴ Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences – Branch of the Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, 298188 Kurortnoe, Feodosia, Russia; e-mail: andreykulish1972@mail.ru

⁵ Ulyanovsk State University, 432017 Ulyanovsk, Russia; e-mail: perchsdj@list.ru

⁶ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 163020, Nikolsky Ave. 20, Arkhangelsk, Russia; e-mail: spitsyn.v.m.91993@yandex.ru

*Corresponding author

Using the analysis of the diversity of the mitochondrial gene *COI*, it was revealed that the nine-spined stickleback invaded the Dnieper basin from the Baltic Sea basin and invaded the Volga basin from the same basin (the Baltic Sea) or, less likely, from the White Sea basin. Apparently, these migrations occurred recently via canals built in the late 18th – early 19th centuries. Literature analysis confirms that both the nine-spined stickleback and the closely related species, the southern nine-spined stickleback, which has spread from the south, are now widespread in the Volga and Dnieper basins. In both basins, the ranges of these two fish species now overlap and hybrid zones are likely emerge in those areas.

Keywords: fishes, colonization, alien species, hybridization, Black Sea, Caspian Sea.

СКРИНИНГ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА НАЛИЧИЕ ВЕЩЕСТВ АНТИОКСИДАНТНОЙ АКТИВНОСТИ

© 2025 Виноградова Ю.К.*, Шелепова О.В.**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, ул. Ботаническая, д. 4, г. Москва, 127276, Россия
e-mail: *gbsad@mail.ru; **shov_gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2025. После доработки 14.07.2025. Принята к публикации 18.08.2025

Поиск природных антиоксидантов благодаря их роли в минимизации вредных последствий окислительного стресса для организма человека становится всё более актуальным. Выдвинута гипотеза о повышенном уровне вторичных метаболитов в инвазионных видах, поскольку во вторичном ареале растения произрастают в стрессовых условиях среды. Проведён целенаправленный скрининг наиболее агрессивных инвазионных видов на наличие в них соединений с антиоксидантной активностью. Методом DPPH определена антиоксидантная активность экстрактов листьев (51 образец) и соцветий (56 образцов) 39 инвазионных видов растений, собранных в различных регионах Европы. Показано, что все исследованные инвазионные виды активно ингибируют окислительные процессы и, следовательно, могут формировать антиоксидантную защиту в условиях окислительного стресса. Наиболее выраженной антиоксидантной активностью обладают спиртовые экстракты соцветий у всех видов рода *Solidago* и у *Ailanthus altissima* и спиртовые экстракты листьев видов рода *Solidago*, *Veronica filiformis* и *Sorbaria sorbifolia*. У водных растворов антиоксидантная активность в целом несколько ниже: наиболее высокая антиоксидантная активность соединений зафиксирована в листьях *Reynoutria×bohemica*, *Ribes aureum* и *Sorbaria sorbifolia* и в соцветиях *Reynoutria×bohemica* и *Ailanthus altissima*. Благодаря высокой антиоксидантной активности инвазионные растения являются перспективным ресурсом для использования в медицинской практике.

Ключевые слова: инвазионные виды, окислительный стресс, антиоксидантные соединения, ресурсный потенциал

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-026-037

Введение

В связи с негативным воздействием свободных радикалов на человека во всём мире ведутся исследования по поиску эффективных соединений (антиоксидантов), защищающих живые организмы от их повреждающего воздействия. В живом организме должен существовать баланс между производством и накоплением активных форм кислорода и азота в клетках и тканях, а также способность биологической системы детоксифицировать эти формы. Отсутствие этого баланса вызывает явление, называемое окислительным стрессом [Pizzino и др., 2017]. Поэтому особое внимание привлекают заболевания/расстройства, связанные с окислительным стрессом (нейродегенеративные, сердечно-сосудистые, митохондриальные заболевания и даже рак), так как в их патогенезе принимают участие свободные радикалы [Miguel, 2010; Olszowy, 2019]. Этот факт вызвал растущий интерес

к попыткам понять механизм действия свободных радикалов и найти эффективные вещества (антиоксиданты), которые защищают живые организмы от их повреждающего воздействия [Mishra et al., 2012]. Антиоксиданты, используемые в медицине и промышленности, делятся на две группы: природные и синтетические. Поскольку наиболее распространённые синтетические антиоксиданты подозреваются в том, что они оказывают вредное воздействие на организм человека [Dawidowicz et al., 2015], всё больше внимания уделяется природным антиоксидантным соединениям, обнаруженным в растениях [Chanda, Dave, 2009; Olszowy and Dawidowicz, 2018]. Среди них наиболее популярны полифенольные соединения, которые содержат в своей структуре одну или несколько гидроксильных групп. Эти соединения можно структурно разделить на два основных класса: фенольные кислоты и флавоноиды.

За последние 200 лет региональная флора во многих странах претерпела весьма существенные изменения: едва ли не треть её составляют чужеродные, неаборигенные виды, некоторые из которых (инвазионные) активно внедряются в естественные ценозы. Выявление механизмов, которые помогают крайне вредоносным инвазионным растениям-захватчикам добиваться успеха, имеет важное значение для концептуальных вопросов экологии и управления экосистемами [Mack, 1996; Huang, Asner, 2009]. Ключом к пониманию инвазионного процесса, по-видимому, являются не столько биоморфологические признаки, сколько механизмы, включающие взаимодействие с видами-конкурентами во вторичном ареале [Carruccino, Arnason, 2006]. Гипотеза новейшего оружия (Novel weapons hypothesis) рассматривает успешные вторжения с точки зрения воздействия инвазионных видов на аборигенные определёнными химическими веществами, к которым аборигенные организмы не адаптированы [Callaway, Aschehoug, 2000]. Действительно, инвазионные популяции обычно представляют собой одновидовые «заросли», в которых растут лишь единичные угнетённые растения, поскольку чужеродные инвазионные виды выделяют химические вещества, ингибирующие прорастание всех других растений. И это означает, что инвазионные растения вполне могут обладать специфическими биологически активными веществами и рассматриваться как ресурсные виды.

Инвазионные виды пока не находят широкого практического применения. Тем не менее ресурсный потенциал инвазионных растений как нового источника ценных веществ не вызывает сомнений. Во вторичном ареале они имеют большие, чем на родине, размеры и формируют мощные (обычно одновидовые) заросли. Площадь территории, занятой инвазионными видами, особенно в антропогенно нарушенных местообитаниях, довольно велика, поэтому возможные объёмы их ежегодных заготовок достаточно высоки. Основная проблема использования чужеродных видов – недостаток сведений о динамике накопления ими химических веществ. Имеющиеся в литературе данные по биохимии вида в есте-

ственном ареале не всегда можно приложить к этому же таксону из вторичного ареала в связи со значительными микроэволюционными изменениями растений в новых почвенно-климатических условиях [Виноградова и др., 2019].

В связи с этим весьма актуально и перспективно провести целенаправленный скрининг наиболее агрессивных инвазионных видов на наличие в них ценных фитохимических соединений.

Цель работы – сформировать представление об инвазионных видах как потенциальных ресурсных растениях, определить антиоксидантную активность соединений из различных органов наиболее агрессивных инвазионных видов и выявить образцы растений, обладающих наиболее высокой активностью удаления свободных радикалов (антирадикальной активностью).

Материалы и методы

Образцы инвазионных видов собраны в различных регионах Европы (табл. 1). Растения собирали в фазу начала цветения, исследовали листья и соцветия/цветки отдельно.

Высушенный на воздухе растительный материал механически измельчали в лабораторной мельнице до получения однородного порошка. Навески измельчённого образца (1 г) экстрагировали в 25 мл тремя различными растворителями (дистиллированная вода, этанол и метанол). Экстракция проводилась в течение 12 ч при непрерывном перемешивании на шейкере. После этого экстракты фильтровали для последующего измерения.

Антиоксидантную активность определяли по методике Brand-Williams et al. [1995] с использованием 2,2-дифенил-1-пикрилгидразила (DPPH) на спектрофотометре (Genesys 20 UV-VIS, USA) в соответствии с методом, подробно описанным в [Vinogradova et al., 2021]. DPPH является стабильным свободным радикалом, который принимает водородный радикал или электрон для того, чтобы стать стабильной диамагнитной молекулой [Mu et al., 2004]. Уменьшение содержания радикала DPPH используется в качестве оценки антиоксидантного действия соединений антиоксидантной природы.

Таблица 1. Характеристика исследуемых образцов

Аббре- виатура	Название вида	Место сбора образцов	Исследуемые органы (л –листья; соцв. – соцветия)
An	<i>Acer negundo</i> L.	Словакия, Нитра. 48.299255 с. ш., 18.099472 в. д.,	Л., соцв. ♀ и ♂
Ada	<i>Adenocaulon adhaerescens</i> Maxim.	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Ail	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	Словакия, Нитра. 48.302701 с. ш., 18.095007 в. д.,	Л., бутоны и цветки
Amr	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Россия, Москва 55.849610 с. ш., 37.590941 в. д.,	Л., соцв.
Asp	<i>Amelanchier ×spicata</i> (Lam.) K.Koch	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.779890 с. ш., 36.797929 в. д.,	Л., соцв.
Aar	<i>Aronia arbutifolia</i> (L.) Pers.	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Ame	<i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliott	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Ami	<i>Aronia mitschurinii</i> A.K.Skvortsov & Maitul.	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.780144 с. ш., 36.797598 в. д.,	Л., соцв.
Apr	<i>Aronia × prunifolia</i> (Mar- shall) Rehder	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Bid	<i>Bidens ×decipiens</i> Warnst.	Беларусь. Брестская обл. Ганцевичи 52.746344 с. ш., 26. 383355 в. д.,	Л., соцв.
Bud	<i>Buddleja davidii</i> Franch.	Великобритания. Лондон. Риджентс парк. 51.530669 с. ш., 0.161470 з.д.	Л., соцв.
Ech	<i>Echinocystis lobata</i> (Mich.) Torr et Gray	Россия, Московская обл., 55.686290 с. ш., 36.684440 в. д.,	Л., соцв.
Era	<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf	Словакия, Нитра. 48.299255 с. ш., 18.099472 в. д.,	Л., соцв.
Erb	<i>Erigeron bonariensis</i> L.	Италия, Верона. 45.430971 с. ш., 10.980007 в. д.,	Соцв.
Erc1	<i>Erigeron canadensis</i> L.	Великобритания. Лондон. Риджентс парк. 51.530669 с. ш., 0.161470 з.д.	Л., соцв.
Erc2	<i>Erigeron canadensis</i> L.	Великобритания. Ричмонд, Кью 51.477479 с. ш., 0.302858 з.д.	Л., соцв.
Erc3	<i>Erigeron canadensis</i> L.	Италия, Верона. 45.430971 с. ш., 10.980007 в. д.,	Соцв.
Erc4	<i>Erigeron canadensis</i> L.	Словакия, Нитра. 48.299255 с. ш., 18.099472 в. д.,	Соцв.
Ers1	<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz.	Италия. Бергамо 45.707618 с. ш., 9.658052 в. д.,	Л., соцв.
Ers2	<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz.	Италия, Верона. 45.430971 с. ш., 10.980007 в. д.,	Соцв.
Eut1	<i>Euthamia graminifolia</i> (L.) Nutt.	Беларусь, Брестская обл., Пинский р-н. 52.231771 с. ш., 26.573801 в. д.,	Л., соцв.
Eut2	<i>Euthamia graminifolia</i> (L.) Nutt.	Чехия, Брно. Бот. сад ун-та Масарика. 49.204451 с. ш., 16.596100 в. д.,	Л., соцв.
Gap1	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Беларусь. Окрестности г. Несвиж. 53.292293 с. ш., 26.647112 в. д.,	Л., соцв.
Gap2	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.782430 с. ш., 36.796307 в. д.,	Л., соцв.
Gaq1	<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav.	Беларусь. Окрестности г. Несвиж. 53.292293 с. ш., 26.647112 в. д.,	Л., соцв.
Gaq2	<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav.	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Gem	<i>Geum macrophyllum</i> Willd.	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Hel	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Словакия. г. Нова Баня. 48.407742 с. ш., 18.632576 в. д.,	Л., соцв.

Hor	<i>Hordeum jubatum</i> L.	Словакия, г. Нитра. 48.317958 с. ш., 18.140982 в. д.,	Л., соцв.
Img	<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Россия, Московская обл. 55.686290 с. ш., 36.684440 в. д.,	Л., соцв.
Imp	<i>Impatiens parviflora</i> DC.	Россия, Московская обл. 55.686290 с. ш., 36.684440 в. д.,	Л., соцв.
Lun	<i>Lunaria rediviva</i> L.	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Lup	<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	Россия, Московская обл., 55.771983 с. ш., 36.805890 в. д.,	Л., соцв.
Oen	<i>Oenothera biennis</i> L.	Россия, Москва, Главный ботанический сад. 55.842859 с. ш., 37.593085 в. д.,	Л., соцв.
Par	<i>Parthenocissus inserta</i> (A.Kern.) Fritsch	Словакия, г. Нитра. 48.303192 с. ш., 18.099341 в. д.,	Л., соцв.
Phy	<i>Phytolacca americana</i> L.	Словакия, г. Нитра. 48.302721 с. ш., 18.099394 в. д.,	Л., соцв.
Que	<i>Quercus rubra</i> L.	Словакия, г. Нитра. 48.303635 с. ш., 18.098976 в. д.,	Л., соцв.
Rey	<i>Reynoutria × bohemica</i> Chrték & Chrtková	Словакия. г. Нова Баня. 48.407742 с. ш., 18.632576 в. д.,	Л., соцв.
Rib	<i>Ribes aureum</i> Pursh	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.779890 с. ш., 36.797929 в. д.,	Л., соцв.
Sca1	<i>Solidago canadensis</i> L. s.l.	Венгрия, г. Кечкемет. 46.776161 с. ш., 19.766722 в. д.,	Л., соцв.
Sca2	<i>Solidago canadensis</i> L. s.l.	Беларусь. Брестская обл. Ганцевичи. 52.746344 с. ш., 26. 383355 в. д.,	Л., соцв.
Sca3	<i>Solidago canadensis</i> L. s.l.	Словакия. г. Нова Баня. 48.407742 с. ш., 18.632576 в. д.,	Л., соцв.
Sca4	<i>Solidago canadensis</i> L. s.str.	Венгрия, г. Кечкемет. 46.776161 с. ш., 19.766722 в. д.,	Л., соцв.
Sgi1	<i>Solidago gigantea</i> Ait.	Словакия. г. Нова Баня. 48.407742 с. ш., 18.632576 в. д.,	Л., соцв.
Sgi2	<i>Solidago gigantea</i> Ait.	Венгрия, г. Дунайварош. 46.891718 с. ш., 18.964720 в. д.,	Л., соцв.
Sni1	<i>Solidago × niedereideri</i> Khek	Россия, окрестности г. Калуга, 1. 54.523053 с. ш., 36.120148 в. д.,	Л., соцв.
Sni2	<i>Solidago × niedereideri</i> Khek	Россия, окрестности г. Калуга, 2. 54.523053 с. ш., 36.120148 в. д.,	Л., соцв.
Sni3	<i>Solidago × niedereideri</i> Khek	Россия. Псков. 57.801945 с. ш., 28.260243 в. д.,	Л., соцв.
Ssn1	<i>Solidago × snarskii</i> Gudž. & Žaln.	Россия, окрестности г. Калуга, 1. 54.530126 с. ш., 36.141434 в. д.,	Л., соцв.
Ssn2	<i>Solidago × snarskii</i> Gudž. & Žaln.	Россия, окрестности г. Калуга, 2. 54.530126 с. ш., 36.141434 в. д.,	Л., соцв.
Ssn3	<i>Solidago × snarskii</i> Gudž. & Žaln.	Россия, окрестности г. Калуга, 3. 54.530126 с. ш., 36.141434 в. д.,	Л., соцв.
Ssn4	<i>Solidago × snarskii</i> Gudž. & Žaln.	Россия, окрестности г. Калуга, 4. 54.530126 с. ш., 36.141434 в. д.,	Л., соцв.
Sor	<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A.Braun	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.772274 с. ш., 36.800963 в. д.,	Л., бутоны и цветки
Sym	<i>Symphytotrichum × salignum</i> (Willd.) G.L.Nesom	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.784166 с. ш., 36.795871 в. д.,	Л., соцв.
Ver	<i>Veronica filiformis</i> Sm.	Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. 55.782430 с. ш., 36.796307 в. д.,	Л., соцв.

ier spicata, *Erigeron canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Galinsoga parviflora*, *G. quadriradiata*, *Hordeum jubatum*, *Impatiens parviflora*, *Phytolacca americana*, *Solidago*× *snarskii*. Минимальная активность захвата свободных радикалов зафиксирована в листья *Hordeum jubatum*: 37,20% – в метанольном, 18,25% – в этанольном, 18,78% – в водном экстрактах.

Второй кластер содержал существенно больше видов с повышенным количеством соединений антирадикальной активности: центроид кластера характеризовался 85,44% ингибирования свободного радикала DPPH в метанольных экстрактах, в этанольных и водных экстрактах – 81,82 и 49,14% соединений соответственно. Дистанция между центроидами первого и второго кластера – 42,07.

Второй кластер разделился на два подкластера, один из которых как бы промежуточный, а второй подкластер включал 19 таксонов с максимальным количеством соединений антиоксидантной активности в листьях: *Adenocaulon adhaerescens* (всходы), *Symphyotrichum* × *salignum*, *Bidens* × *decipiens*, *Buddleja davidii*, *Erigeron canadensis*, *E. sumatrensis*, *Erigeron annuum*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *Lupinus polyphyllus*, *Oenothera biennis*, *Parthenocissus inserta*, *Veronica filiformis*, и все 6 таксонов, в том числе и гибридогенных, рода *Solidago*.

Обращает на себя внимание (рис. 2), что в первый подкластер второго кластера попа-



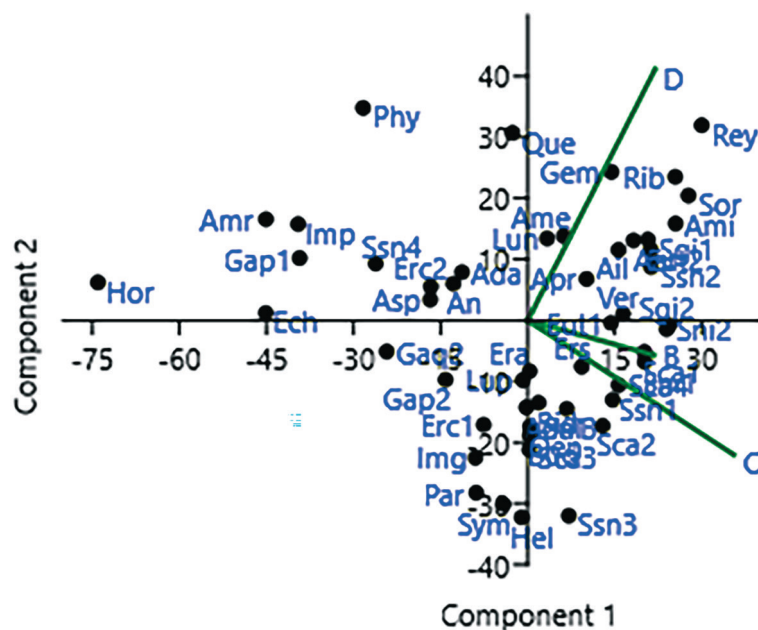


Рис. 2. Антирадикальная активность экстрактов листьев инвазивных видов: D – водного экстракта; B – метанольного экстракта; C – этанольного экстракта.

ли таксоны, которые имеют не очень высокие показатели антиоксидантной активности в спиртовых экстрактах, но довольно высокие – в водных экстрактах (на рис. 2 это правая верхняя группа образцов).

Ниже приводим перечень инвазивных видов с наивысшими показателями (табл. 2). Данные таблицы 2 демонстрируют возможность применения экстрактов инвазивных видов различными способами – как в виде спиртовых настоек или наливок (виды из 1-го и 2-го столбца табл. 2), так и в виде фиточаёв (виды из 3-го столбца табл. 2).

Антиоксидантная активность соединений в цветках или соцветиях растений. По количеству соединений антирадикальной активности общая выборка из 56 образцов 39 инвазивных таксонов характеризовалась следующими показателями: антиоксидантная активность соединений в метанольных экстрактах изменялась от 30,3 до 94,07% и в среднем составила $84,67 \pm 11,89$; в этанольных экстрактах – от 22,5 до 95,66%, в среднем $76,58 \pm 19,5$; в водных экстрактах – от 13,46 до 90,56%, в среднем $49,63 \pm 19,04$.

Образцы разделились на три кластера (рис. 3). Дистанция между центроидами первого и второго кластера – 58,93, между центроидами второго и третьего кластера – 32,60, между центроидами первого и третье-

го кластера – 57,641.

Образцы из первого кластера содержали наименьшее количество соединений антирадикальной активности: центроид кластера образцов с процентом ингибирования радикала DPPH в метанольных экстрактах составил 63,56%, в этанольных и водных экстрактах – 35,59 и 35,98% соответственно. В первый кластер вошло 7 таксонов: *Amaranthus retroflexus*, *Echinocystis lobata*, *Galinsoga quadriradiata*, *Hordeum jubatum*, *Lupinus polyphyllus*, *Oenothera biennis* и *Phytolacca americana*.

Минимальное количество соединений антирадикальной активности содержали цветки: в метанольном – *Lupinus polyphyllus* (30,30%), в этанольном – *Amaranthus retroflexus* (22,50%), в водном экстрактах – *Echinocystis lobata* (13,46%).

Образцы второго кластера (12 таксонов) содержали среднее количество соединений антирадикальной активности: центроид кластера образцов с процентом ингибирования радикала DPPH в метанольных экстрактах составил 86,87%, в этанольных и водных экстрактах – 74,79 и 73,29% соответственно.

Наиболее многочисленным оказался третий кластер, который включает таксоны с наибольшим количеством соединений с антиоксидантной активностью: центроид кластера характеризовался в метанольных, эта-

Таблица 2. Наиболее высокие показатели ингибирования свободных радикалов экстрактами листьев различных образцов инвазионных видов растений

В метанольном экстракте ≥ 90%	В этанольном экстракте ≥ 85%	В водном экстракте ≥ 65%
<i>Aronia arbutifolia</i> (Aar) 94,14±0,42	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn3) 91,52±1,33	<i>Reynoutria×bohemica</i> (Rey) 89,17±1,94
<i>Aronia prunifolia</i> (Apr) 94,04±0,64	<i>Solidago niedereideri</i> (Sni2) 91,45±0,34	<i>Ribes aureum</i> (Rib) 80,14±0,81
<i>Solidago gigantea</i> (Sgi2) 92,77±1,04	<i>Solidago gigantea</i> (Sgi2) 90,89±1,63	<i>Sorbaria sorbifolia</i> (Sor) 78,28±2,60
<i>Aronia mitschurinii</i> (Ami) 92,58±0,66	<i>Solidago niedereideri</i> (Sni1) 90,78±0,40	<i>Geum macrophyllum</i> (Gem) 75,29±1,88
<i>Solidago niedereideri</i> (Sni2) 91,54±1,24	<i>Solidago canadensis</i> (Sca2) 90,21±0,46	<i>Aronia mitschurinii</i> (Ami) 72,12±0,99
<i>Solidago niedereideri</i> (Sni1) 91,12±1,51	<i>Solidago canadensis</i> (Sca1) 90,14±1,76	<i>Quercus rubra</i> (Que) 70,51±4,56
<i>Solidago canadensis</i> (Sca1) 90,56±0,93	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn1) 90,03±1,54	<i>Euthamia graminifolia</i> (Eut2) 68,51±2,28
<i>Aronia melanocarpa</i> (Ame) 90,34±0,50	<i>Solidago canadensis</i> (Sca4) 88,71±1,26	<i>Solidago gigantea</i> (Sgi1) 66,95±1,63
<i>Solidago snarskii</i> (Ssn3) 90,33±1,63	<i>Veronica filiformis</i> (Ver) 87,59±0,61	<i>Aronia arbutifolia</i> (Aar) 65,67±1,54
<i>Solidago canadensis</i> (Sca4) 90,32±1,18	<i>Sorbaria sorbifolia</i> (Sor) 86,94±0,76	<i>Ailanthus altissima</i> (Ail) 64,60±2,19

нольных и водных экстрактах 88,72; 86,95 и 43,11% ингибирования свободного радикала DPPH соответственно. В третий кластер вошли 20 таксонов: *Acer negundo* (♂ цветки), *Adenocaulon adhaerescens*, *Symphyotrichum ×salignum*, *Bidens×decipiens*, *Buddleja davidii*, все 8 образцов 4 видов рода *Erigeron*, *Galinsoga parviflora*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens parviflora*, *Lunaria rediviva*, *Veronica*

filiformis и все 15 образцов 6 таксонов рода *Solidago*.

Аналогично результатам исследования листьев имеются таксоны, которые содержат не слишком высокое количество соединений антирадикальной активности в спиртовых растворах и очень высокое – в водных растворах цветков и соцветий (рис. 4, верхний правый угол).

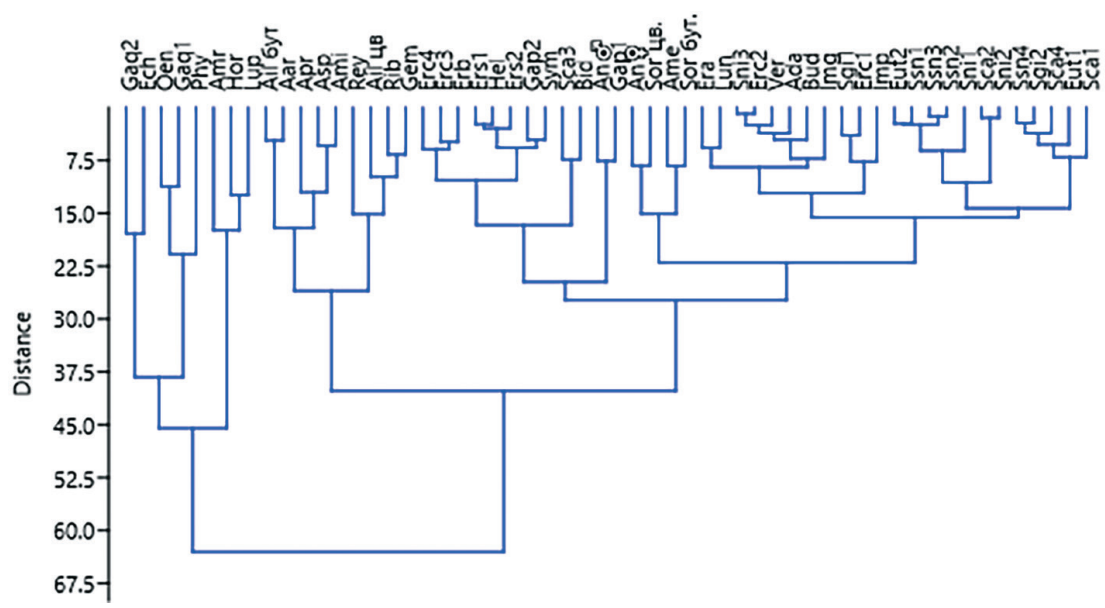


Рис. 3. Ранжирование инвазионных видов по количеству соединений антирадикальной активности в цветках/соцветиях.

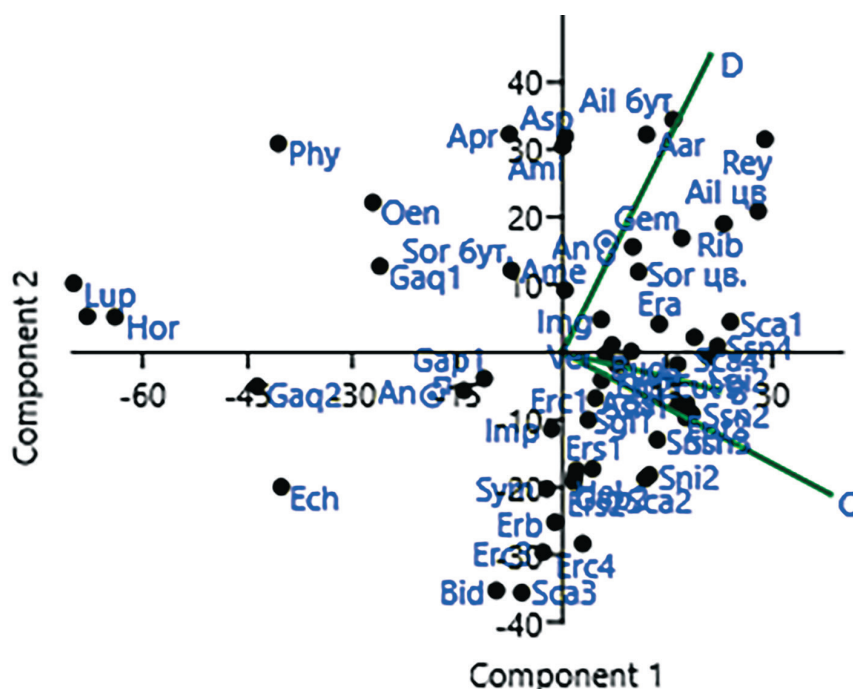


Рис. 4. Антирадикальная активность экстрактов цветков/соцветий инвазивных видов: D – водного экстракта; B – метанольного экстракта; C – этанольного экстракта.

Ниже приводим перечень образцов инвазивных видов с наивысшими показателями антиоксидантной активности (табл. 3).

Некоторые виды (*Adenocaulon adhaerescens*, *Erigeron canadensis*, *Solidago* × *snarskii*), по-видимому, содержат сложный комплекс полифенольных соединений, что обусловило их высокие позиции в нескольких группах. В основном это связано с различающимися почвенно-климатическими условиями произрастания и гибридным происхождением таксона (рис. 5). Поэтому в дальнейшем необходимо провести более детальное исследование наиболее перспективных инвазивных видов для отбора хеомас с наиболее высоким количеством соединений антиоксидантной активности.

Обсуждение

В настоящее время в большом объеме проводятся фитохимические исследования с целью выявления широкого спектра природных соединений, присутствующих в растительных экстрактах, поскольку именно применение растений позволяет снизить риск заболеваний, этиология которых связана с иммунной дисфункцией или постоянным воспалением. Кроме того, биоактивные соединения растений могут регулировать окислительный стресс, вызванный дисбалансом в производстве активных форм кислорода и антиоксидантной способности клеточных ферментов [Yashin et al., 2013]. Высокое количество свободных радикалов в клетках создает условия, при которых свободные радикалы

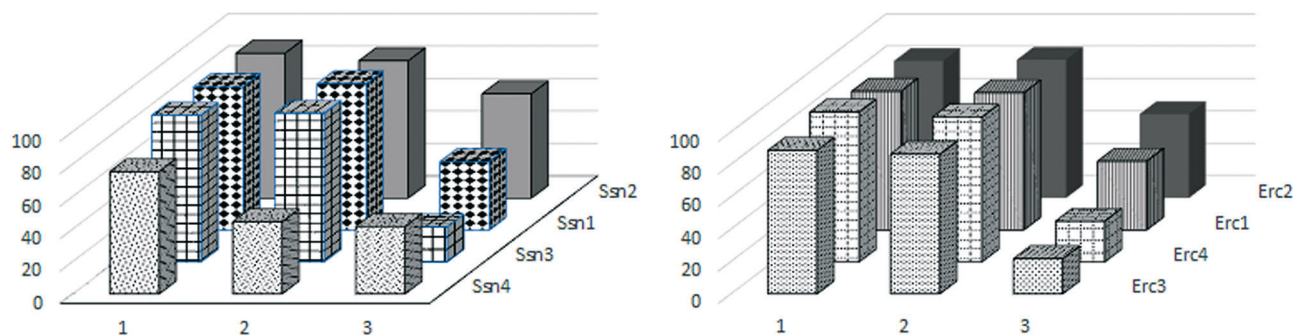


Рис. 5. Вариабельность антиоксидантной активности: слева – экстрактов листьев *Solidago* × *snarskii* в зависимости от гибридной природы образца; справа – экстрактов соцветий *Erigeron canadensis* в зависимости от пункта сбора образца; 1 – метанольный экстракт; 2 – этанольный экстракт; 3 – водный экстракт.

Таблица 3. Наиболее высокие показатели ингибирования свободных радикалов экстрактами цветков или соцветий различных образцов инвазионных видов растений

В метанольном экстракте $\geq 92\%$	В этанольном экстракте $\geq 90\%$	В водном экстракте $\geq 60\%$
<i>Solidago gigantea</i> (Sgi2) 94,07 $\pm$ 0,63	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn2) 95,66 $\pm$ 2,06	<i>Reynoutria</i> × <i>bohemica</i> (Rey) 90,56 $\pm$ 0,90
<i>Solidago canadensis</i> (Sca2) 93,94 $\pm$ 2,38	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn3) 94,90 $\pm$ 1,47	<i>Ailanthus altissima</i> б.м. (Ail) 87,05 $\pm$ 3,07
<i>Solidago snarskii</i> (Ssn4) 93,83 $\pm$ 0,51	<i>Solidago canadensis</i> (Sca1) 94,81 $\pm$ 1,87	<i>Aronia arbutifolia</i> (Aar) 83,26 $\pm$ 0,93
<i>Euthamia graminifolia</i> (Eut2) 93,66 $\pm$ 1,15	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn4) 93,90 $\pm$ 2,98	<i>Ailanthus altissima</i> цв. (Ail) 80,69 $\pm$ 1,53
<i>Solidago canadensis</i> (Sca4) 93,25 $\pm$ 0,8	<i>Solidago niedereideri</i> (Sni2) 93,68 $\pm$ 2,30	<i>Amelanchier spicata</i> (Ame) 78,13 $\pm$ 2,23
<i>Solidago niedereideri</i> (Sni2) 93,12 $\pm$ 1,89	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn1) 93,67 $\pm$ 1,99	<i>Ribes aureum</i> (Rib) 77,46 $\pm$ 0,75
<i>Solidago snarskii</i> (Ssn3) 93,08 $\pm$ 1,87	<i>Euthamia graminifolia</i> (Eut2) 93,65 $\pm$ 1,53	<i>Aronia mitschurinii</i> (Ami) 77,22 $\pm$ 0,31
<i>Reynoutria</i> × <i>bohemica</i> (Rey) 92,95 $\pm$ 1,24	<i>Solidago niedereideri</i> (Sni1) 93,21 $\pm$ 0,24	<i>Aronia prunifolia</i> (Apr) 74,34 $\pm$ 1,25
<i>Ailanthus altissima</i> цв. (Ail) 92,89 $\pm$ 1,35	<i>Solidago gigantea</i> (Sgi2) 93,20 $\pm$ 0,83	<i>Geum macrophyllum</i> (Gem) 72,78 $\pm$ 0,64
<i>Solidago snarskii</i> (Ssn2) 92,75 $\pm$ 2,76	<i>Solidago canadensis</i> (Sca2) 92,90 $\pm$ 1,35	<i>Acer negundo</i> ♀ (An) 67,46 $\pm$ 1,46
<i>Erigeron canadensis</i> (Erc4) 92,40 $\pm$ 1,84	<i>Euthamia graminifolia</i> (Eut1) 90,68 $\pm$ 1,56	<i>Sorbaria sorbifolia</i> цв. (Sor) 65,27 $\pm$ 1,22
<i>Solidago canadensis</i> (Sca1) 92,28 $\pm$ 2,32	<i>Ailanthus altissima</i> цв. (Ail) 90,51 $\pm$ 0,71	<i>Solidago canadensis</i> (Sca1) 64,38 $\pm$ 1,35
<i>Acer negundo</i> ♀ (An) 91,88 $\pm$ 7,03	<i>Solidago canadensis</i> (Sca4) 90,20 $\pm$ 2,37	<i>Solidago snarskii</i> (Ssn4) 60,08 $\pm$ 3,20

окисляют стенки кровеносных сосудов, белковые молекулы, ДНК, углеводы и липиды. Наиболее активные свободные радикалы разрушают связи в молекулах ДНК и повреждают генетический аппарат клеток, регулирующий их рост, что может привести к образованию раковых клеток. Окисленные липопротеины низкой плотности могут откладываться на стенках кровеносных сосудов, что приводит к атеросклерозу и сердечно-сосудистым заболеваниям. Окислительный стресс также играет ключевую роль в патогенезе старения. Окислительный стресс можно уменьшить с помощью антиоксидантной терапии, то есть употреблением определённого количества природных антиоксидантов, содержащихся в растениях; такой подход является более информативным [Кураева, Kotenkova, 2021]. Антирадикальную активность различных видов растений изучают сейчас в массовом масштабе [Villano et al., 2007; Tirzitis, Bartosz, 2010; Mishra et al., 2012]. Особенно велико ко-

личество исследований растительных препаратов (более 1000 наименований) традиционной китайской медицины [Яшин и др., 2017].

Известно, что радикал DPPH является мерой неферментативной антиоксидантной активности растительных экстрактов: чем выше значения DPPH, тем выше антиоксидантная активность. Метод DPPH применялся для оценки антирадикальной активности многих видов – *Tussilago farfara* L. и *Cetraria islandica* (L.) Ach. [Ivanišová et al., 2016], спиртовых экстрактов коры *Acacia auriculiformis* A. Cunn. [Singh et al., 2007], листьев *Diospyros ebenum* Roxb. [Baravalia et al., 2009] и др.

Как мы и ожидали, большинство инвазионных видов содержали высокие уровни биоактивных веществ: полученные ранее результаты показали, что у инвазионных видов антиоксидантная активность зачастую выше, чем у большинства аборигенных растений, используемых в традиционной медицине, в том числе и у растений, входящих в офи-

циальную фармакопею. Именно такая высокая антиоксидантная активность выявлена у видов рода *Galinsoga* [Vinogradova et al., 2019], комплекса видов *Aronia* [Vinogradova et al., 2020a], *Adenocaulon adhaerescens* [Vinogradova et al., 2020b]. Показано, что экстракты инвазионных *Solidago canadensis* и *S. gigantea* имеют более высокую антирадикальную активность, чем аборигенный вид *S. virgaurea* L. [Shelepova et al., 2020]. Определена антирадикальная активность *Echinocystis lobata* [Vinogradova et al., 2021].

Антиоксидантный потенциал может быть обусловлен наличием фенольных кислот и флавоноидов. Каждое фенольное соединение обеспечивает антиоксидантный потенциал по-разному, и его эффект тесно связан со структурой. Например, рутин и кверцетин содержат вицинилдигидроксильные группы, и их присутствие влияет на способность фенолов ингибировать катализируемое железом и медью производство иницирующих радикальных видов. Поэтому вполне вероятно, что свойства хелатирования металлов и/или захвата свободных радикалов способствуют ингибированию автоокисления глюкозы метаболитами рутина и кверцетина, которые содержат вицинильные дигидроксильные группы. С другой стороны, хлорогеновая кислота ингибирует окисление липидов в эмульсии типа «масло в воде» посредством комплексного эффекта, хелатирования металлов в гидрофильной фазе и захвата свободных радикалов в гидрофобной фазе [Shelepova et al., 2020].

В данной работе мы постарались как можно более расширить выборку объектов с перспективой на более детальные исследования межпопуляционной изменчивости биохимических особенностей инвазионных видов с наиболее высоким содержанием веществ антиоксидантной активности.

Заключение

Все исследованные инвазионные виды активно ингибируют окислительные процессы и, следовательно, могут формировать антиоксидантную защиту в условиях окислительного стресса. Наиболее выражены

ми антиоксидантными свойствами обладают спиртовые экстракты соцветий у всех видов рода *Solidago* и у *Ailanthus altissima* и спиртовые экстракты листьев видов рода *Solidago*, *Veronica filiformis* и *Sorbaria sorbifolia*. У водных растворов антиоксидантная активность в целом несколько ниже: наибольшая антиоксидантная активность была отмечена в листьях *Reynoutria × bohemica*, *Ribes aureum* и *Sorbaria sorbifolia* и в соцветиях *Reynoutria × bohemica* и *Ailanthus altissima*. Благодаря высокой антиоксидантной активности инвазионные растения являются перспективным ресурсом для использования в медицинской практике. В будущем это растительное сырье может стать аналогом многих лекарственных препаратов, применяемых для лечения заболеваний различной этиологии, сопровождающихся усилением свободнорадикальных механизмов.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам и стажерам Института сохранения биоразнообразия Словацкого сельскохозяйственного Университета в Нитре: Яну Бриндзе, Ольге Григорьевой и Елене Вергун.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Виноградова Ю., Куклина А., Бриндза Я. Инвазионные виды растений для хозяйственного использования и здоровья. Нитра (Словакия). 2019. 163 с.
Яшин Я.И., Веденин А.Н., Яшин А.Я. Лекарственные препараты, лекарственные растения и БАДы с анти-

- оксидантной активностью // Сорбционные и хроматографические процессы. 2017. Т. 17, № 3. С. 496–505.
- Baravalia Y., Kaneria M., Vaghasiya Y., Parekh J., Chanda S. Antioxidant and antibacterial activity of *Diospyros ebenum* Roxb. leaf extracts // Turk. J. Biol. 2009. Vol. 33. P. 159–164.
- Brand-Williams W., Cuvelier M.E., Berset C. Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. Lebensmittel Wissenschaften und Technologie. 1995. Vol. 28, № 1. P. 25–30 [https://doi.org/10.1016/S0023-6438\(95\)80008-5](https://doi.org/10.1016/S0023-6438(95)80008-5)
- Callaway R.M., Aschehoug E.T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion // Science. 2000. Vol. 290, No 5491. P. 521–523.
- Cappuccino N., Arnason J.T. Novel chemistry of invasive exotic plants // Biology letters. 2006. Vol. 2, No 2. P. 189–193.
- Chanda S., Dave R. In vitro models for antioxidant activity evaluation and some medicinal plants possessing antioxidant properties: An overview // African Journal of Microbiology Research. 2009. Vol. 3, No 13. P. 981–996.
- Dawidowicz A.L., Olszowy M., Jóźwik-Doleba M. Antagonistic antioxidant effect in butylated hydroxytoluene/butylated hydroxyanisole mixture // Journal of Food Processing and Preservation. 2015. Vol. 39. P. 2240–2248.
- Huang C., Asner G.P. Applications of remote sensing to alien invasive plant studies // Sensors. 2009. Vol. 9, No 6. P. 4869–4889.
- Ivanišová E., Kačániová M., Petrová J., Frančáková H., Tokár M. The Evaluation of Antioxidant and Antimicrobial Effect of *Tussilago farfara* L. and *Cetraria islandica* L. // Scientific Papers: Animal Science and Biotechnologies. 2016. Vol. 49, No 2. P. 46–51.
- Kupaeva N.V., Kotenkova E. A. Current view on the assessment of antioxidant and antiradical activities: A mini review // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – IOP Publishing. 2021. Vol. 854, No 1. P. 012048.
- Mack R.N. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches // Biological conservation. 1996. Vol. 78, No 1-2. P. 107–121.
- Miguel M.G. Antioxidant activity of medicinal and aromatic plants. A review // Flavour and Fragrance Journal. 2010. Vol. 25, No 5. P. 291–312.
- Mishra K., Ojha H., Chaudhury N.K. Estimation of antiradical properties of antioxidants using DPPH assay: A critical review and results // Food chemistry. 2012. Vol. 130, No 4. P. 1036–1043.
- Mu J., Uehara T., Li J., Furuno T. Identification and evaluation of antioxidant activities of bamboo extracts // Forestry Studies in China. 2004. No 6. P. 1–5.
- Olszowy M., Dawidowicz A.L. It is possible to use the DPPH and ABTS methods for reliable estimation of antioxidant power of colored compounds? // Chemical Papers. 2018. Vol. 72. P. 393–400.
- Olszowy M. What is responsible for antioxidant properties of polyphenolic compounds from plants? // Plant Physiology and Biochemistry. 2019. Vol. 144. P. 135–143.
- Pizzino G., Irrera N., Cucinotta M., Pallio G., Mannino F., Arcoraci V., Squadrito F., Altavilla D., Bitto, A. Oxidative stress: harms and benefits for human health // Oxidative medicine and cellular longevity. 2017. Vol. 1. P. 8416763.
- Shelepova O., Vinogradova Yu., Vergun O., Grygorieva O., Brindza J. Assessment of Flavonoids and Phenolic Compound Accumulation in Invasive *Solidago canadensis* L. in Slovakia // Slovak Journal of Food Sciences. 2020. Vol. 14. P. 587–594. <https://doi.org/10.5219/1378>
- Singh R., Singh S., Kumar S., Arora S. Evaluation of antioxidant potential of ethyl acetate extract/fractions of *Acacia auriculiformis* A. Cunn. // Food Chem. Toxicol. 2007. Vol. 45: P. 1216–1223.
- Tirzitis G., Bartosz G. Determination of antiradical and antioxidant activity: basic principles and new insights // Acta biochimica polonica. 2010. Vol. 57, No 2. P. 139–142.
- Villano D., Fernandez-Pachon M.S., Moya M.L., Troncoso A.M., Garcia Parilla M.C. Radical scavenging ability of phenolic compounds towards DPPH free radical // Talanta. 2007. Vol. 71. P. 230–235.
- Vinogradova Yu., Vergun O., Grygorieva O., Brindza J. Antioxidant activity of alien *Galinsoga* species // Agrobiodiversity for improve the Nutrition, Health and Quality of Human and Bees Life. 4th International scientific Conference. Abstracts Book. Nitra. 2019. P. 150.
- Vinogradova Yu., Vergun O., Grygorieva O., Ivanišová E., Brindza Ján. Comparative Analysis of Antioxidant Activity and Phenolic Compounds in the Fruits of *Aronia* spp. // Slovak Journal of Food Sciences. 2020a. Vol. 14. P. 393–401. <https://doi.org/10.5219/1360>
- Vinogradova Yu., Shelepova O., Vergun O., Ganina A. Possibility of using an invasive species *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) as a medicinal plant // Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality. 2020b. Vol. 4. P. 59–69. <https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2020.2585-8246.059-6>
- Vinogradova Yu., Shelepova O., Vergun O., Grygorieva O., Brindza J. Phenolic content and antioxidant activity of *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray (Cucurbitaceae) // Slovak Journal of Food Sciences. 2021. Vol. 15. P. 784–791. <http://doi.org/10.5219/1579>
- Yashin A., Yashin Y., Wang J.Y., Nemzer B. Antioxidant and antiradical activity of coffee // Antioxidants. 2013. Vol. 2, No 4. P. 230–245.

SCREENING OF INVASIVE PLANT SPECIES FOR SUBSTANCES OF ANTIOXIDANT ACTIVITY

Vinogradova Yu.K.*, Shelepova O.V.**

Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127275 Russia
e-mail: *gbsad@mail.ru; **shov_gbsad@mail.ru

The search for natural antioxidants due to their role in minimizing the harmful effects of oxidative stress on the human body is becoming more and more relevant. The hypothesis of the increased level of secondary metabolites in invasive species has been put forward, because in the secondary range the plants grow under stressful environmental conditions. Targeted screening of the most aggressive invasive species for the presence of substances of antioxidant activity in them was carried out. The DPPH method was used to determine the antioxidant activity of extracts of leaves (51 samples) and inflorescences (56 samples) of 39 invasive plant species collected in different regions of Europe. It has been shown that all investigated invasive species actively inhibit oxidative processes and, therefore, can form antioxidant defense under oxidative stress. Alcoholic extracts of inflorescences of all *Solidago* species and *Ailanthus altissima* and alcoholic extracts of leaves of *Solidago* species, *Veronica filiformis* and *Sorbaria sorbifolia* have the highest antioxidant activity. In aqueous solutions, the antioxidant activity is in general somewhat lower: the greatest amount of substances with antioxidant activity was observed in the leaves of *Reynoutria×bohemica*, *Ribes aureum* and *Sorbaria sorbifolia* and in the inflorescences of *Reynoutria×bohemica* and *Ailanthus altissima*. Due to their high antioxidant activity, the invasive plants are a promising resource for use in medical practice.

Keywords: invasive species, oxidative stress, antioxidant compounds, resource potential.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH (PLANTAGINACEAE) В ЕСТЕСТВЕННОМ И ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ

© 2025 Галкина М.А.¹, Решетникова Н.М.², Виноградова Ю.К.³

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, 127276
e-mail: ¹mawa.galkina@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>;
²n.m.reshet@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0662-8950>;
³gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>

Поступила в редакцию 18.03.2025. После доработки 27.06.2025. Принята к публикации 01.08.2025

Veronica filiformis – кавказско-малоазиатский вид, в последние десятилетия расширяющий вторичный ареал на территории Европы. Во вторичном ареале размножается исключительно вегетативным способом, формируя большие по площади клоны. Цель исследования – восстановить картину инвазии *V. filiformis* в европейской части России и оценить генетический полиморфизм этого вида во вторичном и естественном ареале. Выделена ДНК из 14 образцов *V. filiformis* из естественного ареала (Турция, Грузия, Абхазия, Северный Кавказ и его предгорья на территории России) и 14 образцов из вторичного ареала (европейская часть России и некоторые страны Европы). Анализ изменчивости особей *V. filiformis* и по ядерной, и по хлоропластной ДНК показал, что по хлоропластным маркерам изменчивость выше, чем по ядерным, как в естественном, так и во вторичном ареале. Генетическая изменчивость хлоропластной ДНК оказалась более высокой в центре европейской части России, во вторичном ареале. Полученные данные свидетельствуют об активных микроэволюционных процессах во вторичном ареале вида и говорят в пользу того, что нынешний вторичный ареал *V. filiformis* в России – последствия всего одного случая непреднамеренной интродукции и последующей активной адаптации вида к новым условиям среды.

Ключевые слова: *Veronica filiformis*, ITS 1–2, rpl32–trnL, trnL–trnF, Кавказ, микроэволюция.
DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-038-049

Введение

Биологические инвазии в настоящее время считаются одним из основных факторов, определяющих крупномасштабные экологические изменения, поскольку инвазионные виды вызывают деградацию среды обитания, снижают естественное биоразнообразие, способствуют изменениям в экосистемах и влияют на сукцессионные процессы [Le Roux, Wiczorek, 2009].

Поскольку в регион вторичного ареала попадает только небольшая часть популяции чужеродного вида, в процессе приспособления к новым условиям среды наблюдаются изменения её генетической структуры. Обычно изменяются частота редких аллелей, число гаплотипов, доля полиморфных локусов, средняя гетерозиготность. Всё это сказывается на ходе инвазионного процесса, а при определённых условиях может приводить к микроэволюции и формообразованию [Скворцов, 1995; Дгебуадзе, 2023].

Модели распределения генетического разнообразия в значительной степени зависят от репродуктивной биологии чужеродного вида [Виноградова, 1992]. Перекрёстноопыляющиеся виды растений обычно имеют высокий уровень генетического разнообразия внутри популяций, но низкий уровень генетической дифференциации между популяциями, в то время как самоопыляющиеся виды и апомикты обычно имеют меньшую внутрипопуляционную генетическую изменчивость и больший уровень межпопуляционной изменчивости [Hamrick, Godt, 1996]. Клональное размножение также может снизить генетическое разнообразие внутри популяций [Scheepens et al., 2007].

Генетическое разнообразие растений во вторичном ареале можно объяснить не только биологическими особенностями вида, но и множественной интродукцией из разных источников, как это отмечено для *Phalaris*

arundinacea, *Alliaria petiolata*, *Pueraria lobata* и *Euphorbia esula* [Ward et al., 2008]. Сильная корреляция между более высокой генетической диверсификацией и множественными интродукциями была задокументирована также для *Ambrosia artemisiifolia*, и *Cirsium arvense* [Le Roux, Wiczorek, 2009] и *Pueraria lobata* [Pappert et al., 2000].

Информация об уровне генетического разнообразия инвазионных популяций по сравнению с исходными необходима для проверки различных эволюционных и экологических гипотез, используемых для объяснения успеха инвазионных видов [Bossdorf et al., 2005; Prentis et al., 2008]. В литературе встречается два противоположных мнения относительно роли изменчивости в успехе инвазии чужеродного вида. Есть данные, что инвазионные виды могут быстро эволюционировать [Lee, 2002] и что быстрая адаптация на генетической основе играет важную роль в успехе биологических инвазий [Mooney & Cleland, 2001; Sakai et al., 2001]. Другие исследования ставят под сомнение важность генотипической изменчивости и указывают на фенотипическую изменчивость как ключ к успеху колонизации и устойчивости некоторых видов в реципиентных сообществах [Parker et al., 2003; Poulin et al., 2005; Le Roux et al., 2007].

Метаанализ литературных источников показал [Ward et al., 2008], что часть агрессивных инвазионных видов обладает высоким уровнем внутривидовой генетического разнообразия в сочетании с низкой межвидовой изменчивостью (*Pueraria lobata*, *Solidago canadensis*, *Linaria vulgaris*), тогда как другая группа растений с высокой степенью инвазивности, наоборот, отличается низкой внутривидовой изменчивостью в сочетании с высокой межвидовой изменчивостью (*Euphorbia esula*, *Alliaria petiolata*). Высокий уровень как межвидовой, так и внутривидовой изменчивости не был отмечен ни у одного инвазионного вида. Низкий уровень и межвидовой, и внутривидовой изменчивости выявлен у *Eichornia crasipes*, *Aegilops triuncialis* и *Alternanthera philoxeroides*.

Реконструкция истории инвазии чужеродных видов является сложной задачей,

поскольку события интродукции могут происходить в больших временных и пространственных масштабах. Не всегда возможно с уверенностью определить, была ли инвазия инициирована одной или несколькими спонтанными популяциями. Инструментом для более глубокого понимания динамики популяций при биологических инвазиях являются методы молекулярной систематики и популяционной генетики. Эти методы могут помочь раскрыть историю интродукции инвазионных видов, определяя источник интродукции и оценивая уровень генетического разнообразия в инвазионных популяциях по сравнению с естественными [Bossdorf et al., 2005; Kang et al., 2007; Lavergne, Molofsky, 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Hufbauer, Sforza, 2008; Prentis et al., 2009].

Системы молекулярных маркеров позволяют напрямую изучать различия в последовательности ДНК, что ведёт к точному обнаружению генетических различий между особями. Конечным источником всех генетических вариаций являются мутации, которые изменяют последовательность ДНК. Флуктуирующие паттерны генетической изменчивости, рассматриваемые как изменения частот аллелей и генотипов с течением времени, позволяют измерять генетическую изменчивость и картировать её распределение внутри и между популяциями [Ward et al., 2008]. Изучение генетического разнообразия и генетической структуры чужеродных видов призвано не только реконструировать историю инвазии, но и вести поиск закономерностей, которые могут объяснить или предсказать инвазивность того или иного вида.

Для оценки генотипической изменчивости чужеродных клонально размножающихся видов в качестве объекта исследования мы выбрали веронику нитевидную *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Это многолетнее травянистое растение родом из Малой Азии и субальпийского пояса гор Кавказа [Гроссгейм, 1967] стремительно расширяет вторичный ареал на территории России, а также натурализовалось во многих районах Центральной и Западной Европы, Северной Америки, в Новой Зеландии и в Иране [Виноградова и др., 2017].

Вид во вторичном ареале размножается исключительно клонально. Завязь часто редуцирована, семена либо вообще не завязываются [Скворцов, 1982], либо образуются редко; немногочисленны, плоские, узловатые, длиной 1 мм [Thaler, 1951; Майоров и др., 2012]. Жизнеспособные семена были обнаружены только в одном образце вторичного ареала [Kornaś, Kuc, 1953]. Эксперименты по опылению и цитологические наблюдения роста пыльцевых трубок внутри пестиков показали, что *V. filiformis* – облигатно самонесовместимый вид [Scalone, Albach, 2014]. Даже при искусственном внутри- и межпопуляционном скрещивании, проведенном в условиях теплицы, семена, полученные в эксперименте, были мельче и имели более низкую всхожесть, чем в естественном ареале [Scalone, Albach, 2012]. Методом AFLP выявлено 2 генетических кластера вида в южной Германии на участке протяженностью 150 км и установлено, что *V. filiformis* расселяется вегетативным путём при отсутствии полового размножения за счёт накопления фенотипически наблюдаемых мутаций репродуктивных признаков [Scalone, Albach, 2012].

Наши предыдущие исследования показали, что вектором инвазии *V. filiformis* на первом этапе стала преднамеренная интродукция, за которой последовало расширение вторичного ареала вида [Виноградова и др., 2017]. Однако тогда мы не могли сказать, было ли формирование новых спонтанных популяций следствием непреднамеренной интродукции из первоначальной инициальной популяции или же это результат множественной интродукции из других регионов естественного ареала. Многочисленные гербарные сборы вероники во вторичном ареале могли быть представлены всего одним клоном – в случае, если имел место единичный случай интродукции, или же несколькими клонами – в случае множественной интродукции.

Цель исследования – восстановить картину инвазии *V. filiformis* в европейской части России и соседних регионах, а также оценить генетический полиморфизм этого вида.

Материалы и методы

ДНК выделена из листьев растений из гербарной коллекции ГБС РАН (МНА), собранных в разных частях естественного (Грузия, Турция, республики Кавказа в составе России, юг Краснодарского и Ставропольского края) и вторичного ареала. Во вторичном ареале растения были собраны как в европейской части России (Москва, Калуга, Владимирская область), так и в странах Европы (Германия, Литва, Украина).

Выделение ДНК проводилось СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Всего была выделена ДНК из 30 образцов *Veronica*: из 28 образцов *V. filiformis* и 2 образцов *V. opaca*, использованных в качестве внешней группы (табл. 1).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Biorad T-100 (США). Для амплификации и последующего секвенирования использовались праймеры: NNC-18S10 (AGGAGAAGTCGTA-ACAA) и C26A (GTTTCTTTTCCTCCGCT) [Wen, Zimmer, 1996] для ITS1–2 и rpl32F (CAGTTCCAAAAAACGTA-CTTC), trnL UAG (CTGCTTCCTAAGAGCAGCGT), C (CGAAATCGGTAGACGCTACG), F (ATTT-GAACTGGTGACACGAG) для участков хлоропластной ДНК [Shaw et al., 2005, 2007]. Праймеры были синтезированы и очищены в ПААГ компанией «Синтол» (Москва, Россия). Объем одной реакции ПЦР составил 20 мкл: 1,5–2 нг ДНК, 5 пМ каждого праймера, 4 мкл готового Master MIX, содержащего Hotstart SmarTaq ДНК полимеразу (Диалат, Россия), а также 13 мкл деионизированной воды. Для проведения ПЦР использовали следующие протоколы: для ITS1–2 и trnL–trnF: 94 °C – 3 мин; 94 °C – 20 с, 58 °C – 30 с, 72 °C – 40 с (34 цикла); 72 °C – 3 мин; для rpl32–trnL: 94 °C – 1 мин; 94 °C – 30 с, 57 °C – 40 с, 60 °C – 1 мин 20 с (35 циклов); 57 °C – 40 с, 60 °C – 1 мин 20 с (2 цикла). Продукты ПЦР разделяли в 1% агарозном геле в 0,5× TBE (pH = 8,3) буфере, содержащем бромид этидия, и очищали переосаждением в 0,125 М/л растворе ацетата аммония в 70%-м этаноле [Daniels, 2003]. Очищенный ПЦР-продукт был секвенирован в двух направлениях с теми же праймерами

Таблица 1. Точки сбора образцов *Veronica filiformis* и образцов внешней группы (*V. orasa*)

№ образца	Место сбора, координаты	Коллектор	Год сбора	№ в базе данных Генбанк			№ образца в гербарии МНА
				ITS 1–2	rpL32–tmL	tmL–trnF	
Ver1a	Грузия, Аджария, пос. Зелёный мыс, 41,6925° с.ш., 41,7069° в.д.	А.П. Хохряков	1992	OR593571	OR597602	PV113203	MNA00257865
Ver1b	Грузия, Аджария, окр. пос. Бахмаро, 41,8554° с.ш., 42,3141° в.д.	Е.Е. Гогина, Г.М. Проскуракова	1966	OR593572	OR597603	PV113204	MNA00257867
Ver2a	Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, 43,4287° с.ш., 41,7114° в.д.	В.В. Макаров	1962	OR593574	OR597605	PV113205	MNA00257870
Ver2b				OR593575	OR597606	PV113206	MNA00257873
Ver3a	Адыгея, окр. г. Майкоп, 44,603° с.ш., 40,100° в.д.	А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко	1970	OR593576	OR597607	PV113207	MNA00257868
Ver4b	Карачаево-Черкессия, окр. с. Нижний Чегем, 43,4920° с.ш., 43,2839° в.д.	Е.Е. Гогина	1976	OR593578	OR597609	–	MNA00257863
Ver8a	Адыгея, гора Оштен, 43,9970° с.ш., 39,9319° в.д.	Е.Е. Гогина	1968	OR593581	OR597612	PV113208	MNA00257858
Ver12a	Краснодарский Край, Красная Поляна, 43,6743° с.ш., 40,2071° в.д.	Н.В. Костылева	2000	OR593584	OR597614	PV113209	MNA00257854
Ver13a	Грузия, Аджария, г. Батуми, Ботанический сад, 41,6999° с.ш., 41,7161° в.д.	А.К. Скворцов	1982	OR593585	OR597615	PV113210	MNA00257853
Ver14a	Абхазия, г. Сухум, 43,0055° с.ш., 41,0464° в.д.	А.К. Скворцов	1982	OR593586	OR597616	PV113212	MNA00257852
Ver15b	г. Калуга, 54,5142° с.ш., 36,2611° в.д.	А.В. Крылов	2008	OR593588	OR597618	PV113213	MNA0160098
Ver16a	Литва, Каунасский р-н, д. Виршужиглис, 54,8168° с.ш., 24,1837° в.д.	В.В. Макаров	1986	OR593589	OR597619	PV113214	MNA0160099
Ver16b	Литва, г. Каунас, 54,8714° с.ш., 23,9115° в.д.	В.В. Макаров	1986	OR593590	OR597620	PV113215	MNA0160102
Ver17a	Украина, Ивано-Франковская обл., 48,7685° с.ш., 23,8411° в.д.	В.Н. Ворошилов	1960	OR593591	OR597621	–	MNA0160100
Ver17b				OR593592	OR597622	PV113216	MNA0160101
Ver19a	Германия, г. Берхтесгаден, 47,633° с.ш., 13,004° в.д.	Ю.К. Виноградова	2007	OR593593	OR597623	PV113217	MNA00552558
Ver20a	Турция, р-н Артвин, пос. Архави, 41,3507° с.ш., 41,3118° в.д.	А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко	2006	OR593594	OR597624	PV113218	MNA00552559

Ver20b	Турция, р-н Гиресун	А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко	2006	OR593595	OR597625	PV113219	MHA0552560
Ver22	г. Москва, ГБС РАН, 55,8442° с.ш., 37,5896° в.д.	М.А. Галкина	2023	OR593596	OR597627	PV113220	MHA0095994
Ver23	г. Москва, Солянский тупик, 55,7528° с.ш., 37,6368° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593597	OR597628	PV113221	MHA0095995
Ver24	г. Москва, Новоспасский монастырь, 55,7317° с.ш., 37,6566° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593598	OR597629	PV113222	MHA0095996
Ver25	г. Москва, Таганский детский парк, 55,7411° с.ш., 37,6619° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593599	OR597630	PV113223	MHA0095993
Ver26b	г. Москва, Коломенское, 55,6562° с.ш., 37,6590° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593600	OR597632	PV113224	MHA0095998
Vp13b	Владимирская обл., Александровский р-н, 56,3955° с.ш., 38,5869° в.д.	А.П. Серегин	2009	OR687270	OR707070	PV113211	MHA0160547
Ver27a	Карачаево-Черкессия, Архыз, 43,6921° с.ш., 41,4832° в.д.	Ю.К. Виноградова	2024	PV105637	PV113199	PV113225	–
Ver27b				PV105638	PV113200	PV113226	–
Ver28	Карачаево-Черкессия, Медовые водопады, 43,8866° с.ш., 42,5896° в.д.	Ю.К. Виноградова	2024	PV105639	PV113201	PV113227	–
Ver30	Ставропольский край, г. Кисловодск, 43,8974° с.ш., 42,7007° в.д.	Ю.К. Виноградова	2024	PV105641	PV113202	PV113228	–
Vo3a*	Калужская обл., Жуковский р-н, 54,9994° с.ш., 36,8936° в.д.	В.Д. Бочкин	1987	OR687277	OR707077	PV113229	MHA0160496
Vo4a*	Калужская обл., долина р. Протвы, окр. г. Обнинск, 55,0860° с.ш., 36,5557° в.д.	А.К. Скворцов	1973	OR687278	OR707078	PV113230	MHA0160500

Примечание: *образцы *Veronica oраса*, взятые в качестве внешней группы; остальные образцы относятся к виду *V. filiformis*. В случае если получился лишь один из двух хлоропластных участков, а второму не был присвоен номер в Генбанке, этот образец не учитывался при анализе данных по хлоропластной ДНК.

на ДНК-анализаторе 3730 DNA Analyzer (Life Technologies, США) в компании «Синтол».

Полученные нуклеотидные последовательности выравнивались в программе BioEdit v.7.0.8.0. [Hall, 1999]. Их длина составила 491–492 п.н. для участка ITS 1–2, 524–653 п.н. для rpl32–trnL, 549–553 п.н. для trnL–trnF. Последовательности включены в международную базу данных GenBank, номера для каждого образца представлены в табл. 1. Далее были построены филогенетические деревья в программе Mega v. 11 методом максимального сходства (ML) и сеть гаплотипов в программе TCS v. 1.21 методом статистической парсимонии в программе TCS v. 1.21 [Clement et al., 2000; Tamura et al., 2021].

Результаты

Анализ ядерного участка ITS 1–2 не показал значительной изменчивости. С бутстреп-поддержкой 63% на филогенетическом дереве выделились в отдельную кладу 3 образца из естественного ареала (Ver12a, Ver14a, Ver27b) (рис. 1). Отметим, что эти образцы собраны в граничащих между собой странах и регионах – Абхазия, Карачаево-Черкессия и юго-запад Краснодарского края (Красная Поляна).

Выделившиеся на филогенетическом дереве 3 образца (клада 1) также отделились и при построении сети ядерных гаплотипов: образец Ver12a образовал отдельный гаплотип IC, образцы Ver14a и Ver27b образовали гаплотип IB (рис. 2, А). Что касается третьего отделившегося гаплотипа, ID, образованного единственным образцом Ver3a, он также входит в отдельную субкладу (2a) на филогенетическом дереве, но с низкой бутстреп-поддержкой (см. рис. 1). Остальные образцы отнесены к исходному гаплотипу IA, и гаплотипы IA – ID можно отнести к одной группе (I), потому что отличаются они всего на одну замену или делецию.

На основании обоих межгенных некодирующих спейсеров хлоропластной ДНК (rpl32–trnL и trnL–trnF) построено филогенетическое дерево (рис. 3), а также сеть гаплотипов (рис. 2, В).

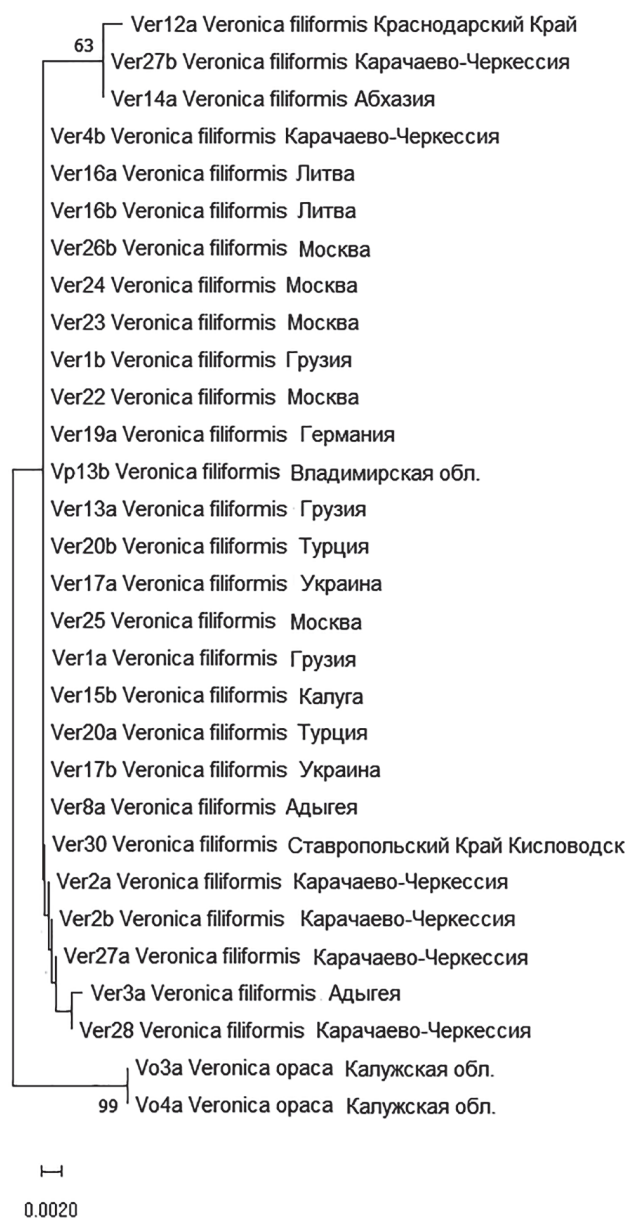


Рис. 1. Филогенетическое дерево образцов *V. filiformis* из естественного и вторичного ареала на основании участка ITS 1–2 ядерной ДНК: 1, 2 – клады образцов; 2a – субклада (см. описание результатов).

На филогенетическом дереве с бутстреп-поддержкой более 50% выделились две субклады (1 и 2), в которые вошли особи, собранные как в естественном, так и во вторичном ареале. Субклада 3 включает только три образца из естественного ареала. В исходной кладе остались образцы из вторичного ареала – Ver17b (с территории Украины) и Ver15b (собранный в г. Калуга, и при построении сети гаплотипов образовал отдельный гаплотип – 3А). При обработке данных по обоим хлоропластным участкам в программе TCS выделилось 16 гаплотипов (см. рис. 2, В), большинство га-

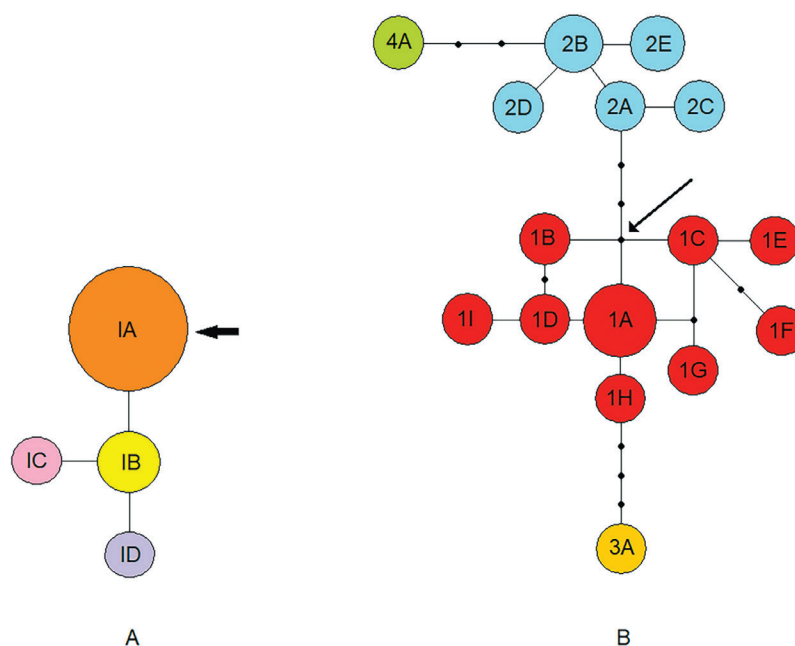
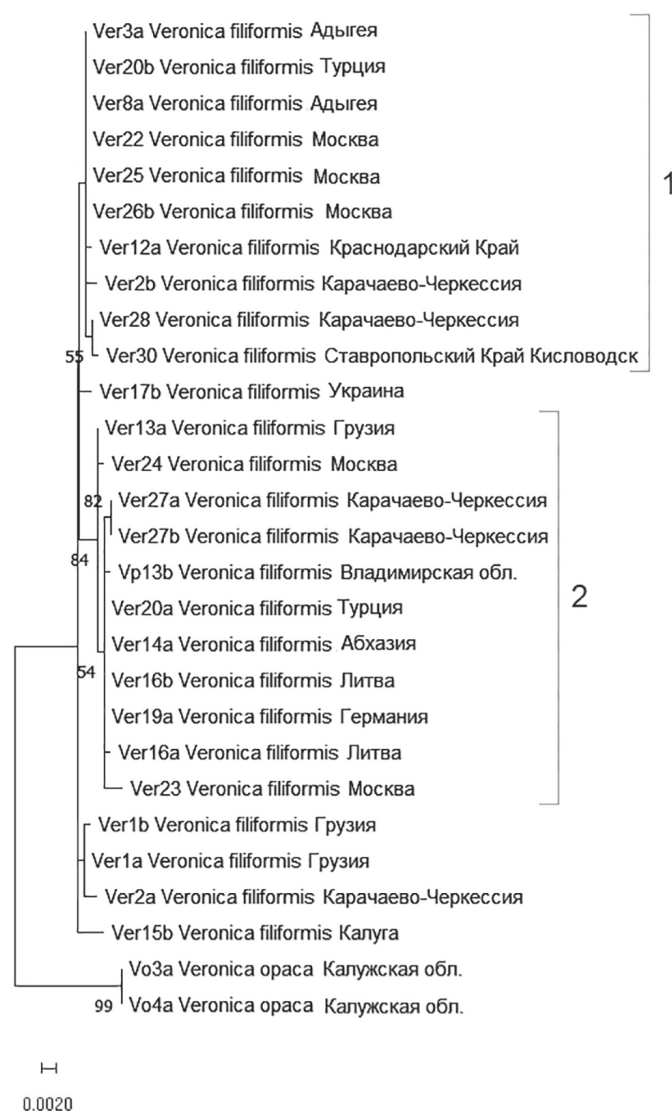


Рис. 2. Сети гаплотипов *V. Filiformis*: А – на основании ядерного участка ДНК ITS 1–2; В – на основании участков *rpl32–trnL* и *trnL–trnF* хлоропластной ДНК; стрелками отмечены исходные гаплотипы по данным ML анализа; число отрезков между кружками гаплотипов соответствует числу замен или делеций, если их более одной, отрезки разделены черными точками.

плотипов можно разделить на две группы, в состав каждой из которых входят гаплотипы, очень близкие между собой. Таким образом, выделилось 4 группы гаплотипов: две многочисленные (1 и 2), а в две оставшиеся вошло по одному гаплотипу (3А и 4А соответственно). Эти группы отмечены на рис. 3, встречаемость каждой из хлоропластных групп отражена на карте (рис. 4). Видно, что в случае с хлоропластной ДНК разнообразие гаплотипов выше именно во вторичном ареале, там присутствуют 4 группы гаплотипов, тогда как в естественном – только две. Две группы гаплотипов в естественном ареале представлены в общей сложности 9-ю гаплотипами, четыре группы гаплотипов во вторичном ареале объединяют 5 гаплотипов, а два гаплотипа встречаются и в естественном, и во вторичном ареале. При этом исходный гаплотип, от которого произошли остальные, не был найден среди нашей выборки образцов.

Рис. 3. Филогенетическое дерево образцов *V. filiformis* из естественного и вторичного ареала на основании участков *rpl32–trnL* и *trnL–trnF* хлоропластной ДНК: 1 и 2 — субклады, включающие большую часть образцов; 3 — субклада образцов из естественного ареала (с низкой бутстреп-поддержкой).



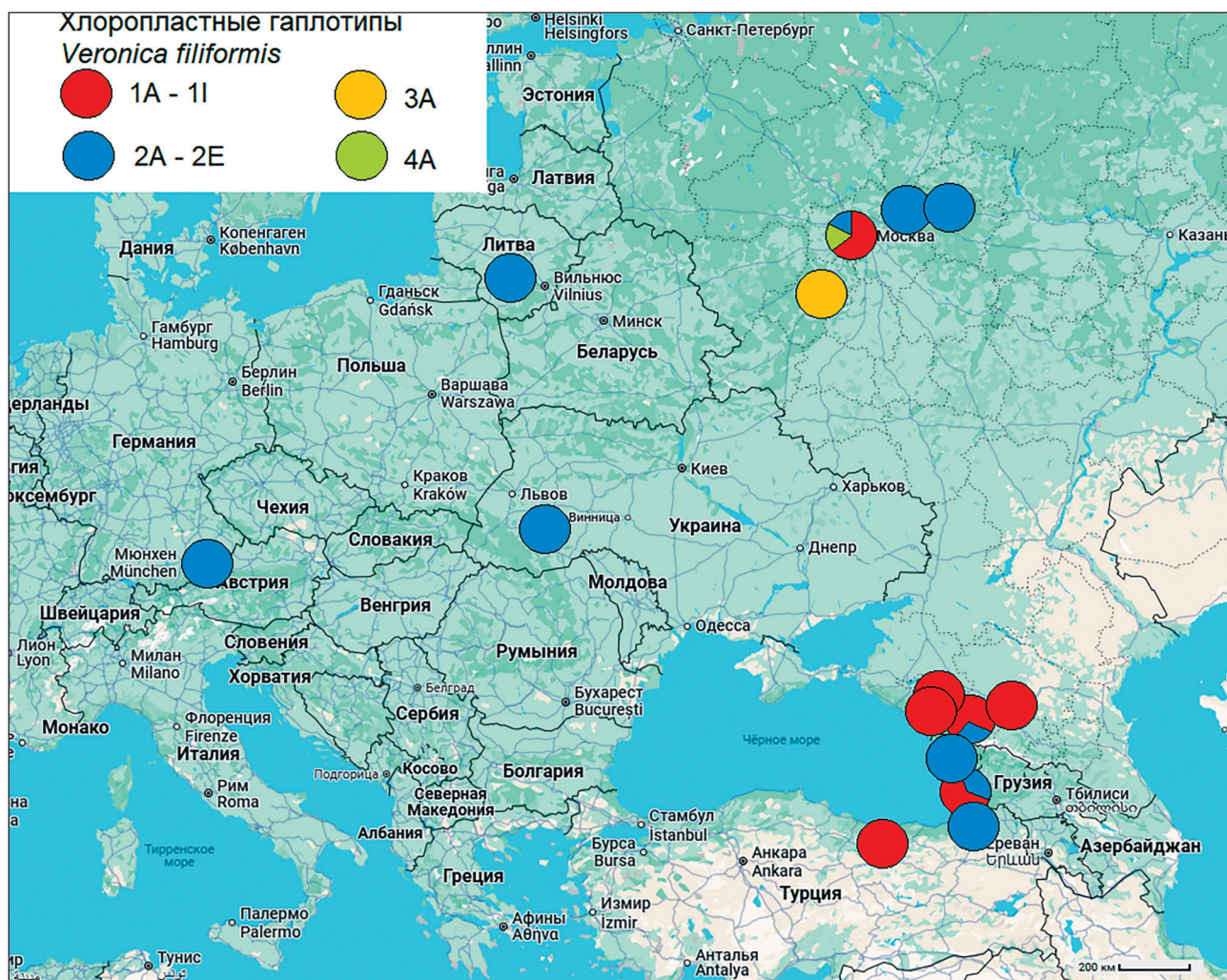


Рис. 4. Встречаемость хлоропластных групп гаплотипов *V. filiformis*.

Обсуждение

В естественном ареале *Veronica filiformis* по ядерному участку ITS 1–2 выявлена незначительная изменчивость: большинство образцов относятся к одному гаплотипу 1A (см. рис. 1, 2A), а остальные 3 гаплотипа являются очень близкими, потому что отличаются они всего на одну замену или делецию. Во вторичном ареале все образцы представлены единственным гаплотипом 1A, наиболее распространённым в естественном ареале. Наличие нескольких (хотя и близких) ядерных гаплотипов в естественном ареале и единственного ядерного гаплотипа во вторичном ареале говорит о том, что, по всей вероятности, изученные инвазионные популяции *V. filiformis* сформировались из одного источника, именно этот, наиболее распространённый гаплотип участвовал в процессе инвазии, и на начальном этапе формирования инициальной инвазионной популяции была утеряна лишь

очень небольшая часть генетического разнообразия. По хлоропластным межгенным спейсерам *rpl32–trnL* и *trnL–trnF* образцы показывают большую изменчивость, чем по ядерному участку. В естественном ареале выявлены две близких группы хлоропластных гаплотипов; во вторичном ареале, помимо обеих этих групп, отмечены ещё два сильно отличающихся гаплотипа – в Москве и Калуге.

Инициальной инвазионной популяцией следует считать одичавший клон, обнаруженный в 1971 г. на газонах плодового сада ВДНХ в Москве [Скворцов, 1982], история дальнейшего распространения *V. filiformis* на территории России описана нами ранее [Виноградова и др., 2017]. Представленность нескольких существенно различающихся хлоропластных гаплотипов во вторичном ареале и их более низкое разнообразие в образцах из естественного ареала подтверждают наличие быстрых

микроэволюционных преобразований генофонда даже у клонально размножающихся растений. Случаи миграции между удалёнными друг от друга популяциями объясняются деятельностью человека, способствующей не только первоначальной интродукции, но и дальнейшему распространению *V. filiformis* по европейской России. Обзор литературных источников по этой проблеме показал, что, хотя множественные интродукции сыграли определённую роль в возникновении ряда инвазий растений и способствуют сохранению генетического разнообразия [Frankham, 2005], некоторые инвазии растений были инициированы всего лишь несколькими интродукциями или, возможно, даже одним событием [Ward et al., 2008], так что инвазия *V. filiformis* не является исключением.

Во вторичном ареале *V. filiformis* идёт активная микроэволюция вида, приведшая за 50 лет к формированию двух хлоропластных гаплотипов, распространённых пока не очень широко. Наибольшее разнообразие гаплотипов отмечено в Москве – пункте первоначальной интродукции. Эти данные подтверждают выдвинутую нами ранее гипотезу о том, что у чужеродных видов быстро возникают изменения в генах, определяющих признаки, существенно влияющие на адаптацию к новым условиям среды [Виноградова, 1992]. Вероятно, довольно высокий темп микроэволюционных процессов отчасти связан и с тем, что во вторичном ареале *V. filiformis* преимущественно встречается в газонах больших городов, и интенсивное загрязнение окружающей среды индуцирует мутации.

Широко распространённые инвазионные виды (в том числе перекрёстноопыляющиеся) могут оставаться генетически относительно инвариантными и после многократных интродукций. Показано, например, что важным компонентом успешного распространения *Impatiens glandulifera* по территории Европы является не генетическая вариабельность, а фенотипическая пластичность [Hagenblad et al., 2015]. К аналогичным выводам мы пришли, обнаружив низкую степень полиморфизма участков хлоропластной ДНК (rpl32 trnL и trnL–trnF) у *Erigeron canadensis* L. [Галкина и др., 2022], а также участка ITS

1–2 ядерной ДНК и участка trnL–trnF хлоропластной ДНК у *Acer negundo* L. [Виноградова, Галкина, 2023], расселяющихся по Транссибирской магистрали. Выдвинута гипотеза о случайной интродукции с транспортом по Транссибу (а возможно, и по всей России) только нескольких генотипов обоих видов, обладающих высокой степенью инвазионной активности. Другие генотипы, в том числе попавшие на территорию бывшей Российской империи ранее, не проявили способности внедряться в естественные фитоценозы и встречаются довольно редко. Таким образом, результаты успешной инвазии *E. canadensis* и *A. Negundo*, по всей видимости, связаны с модификационной изменчивостью.

Наши данные констатируют также вывод А. Смита [Smith et al., 2020], утверждавшего, что зачастую популяции инвазионных видов теряют генетическое разнообразие в результате эффекта основателя, но многие из них позднее формируют во вторичном ареале даже более высокое генетическое разнообразие, чем в первичном ареале. В этом случае вступают в действие такие механизмы, как возникновение новых генотипов в результате скрещивания между дивергентными исходными популяциями, гибридизация, высокая частота мутаций и проявление скрытых (криптических) генетических вариаций. Такое увеличение генетического разнообразия может повысить успех колонизации и адаптивный потенциал инвазионных видов. Однако в случае инвазии *V. filiformis* было утрачено лишь незначительное количество генетической изменчивости вследствие клонального размножения этого вида.

Наши результаты согласуются также с данными о низкой генетической изменчивости клонально размножающихся видов растений. Так, по данным британских ботаников [Hollingsworth, Bailey, 2000], 150 популяций *Reynoutria japonica* из Великобритании и 16 популяций из Европы и США показали генетическую идентичность в связи с отсутствием мужских фертильных особей этого вида. Низкое генетическое разнообразие отмечено у китайских инвазионных популяций *Alternanthera philoxeroides* и *Eichhornia crassipes* [Ren et al. 2005; Geng et al. 2007].

Из обобщения данных по генетической изменчивости инвазионных видов [Ward et al., 2008] видно, что из 20 проанализированных таксонов 11 могут размножаться клонально, у 2 видов размножение агамоспермное и 1 вид – апомикт. В этом случае способность видов адаптироваться к различным условиям может быть результатом не локального отбора, а преадаптационной способности к фенотипической пластичности.

Полученные данные позволяют предположить, что естественные кавказские популяции *V. filiformis* представляют собой вариации генотипа, заранее адаптированного к условиям Средней России. Это неудивительно, поскольку растения субальпийского пояса Кавказа произрастают в условиях, близких по климату к условиям Москвы, и в списке инвазионных растений России виды кавказско-малоазиатского происхождения представлены довольно широко [Сенатор, Виноградова, 2023].

Выводы

Генетическое разнообразие инвазионного в России клонально размножающегося вида *V. filiformis* крайне низкое: по ядерному участку ITS 1–2 оно практически не выражено как в первичном, так и во вторичном ареале, а по хлоропластным межгенным спейсерам *trnL*–*trnL* и *trnL*–*trnF* в естественном ареале выявлены две группы хлоропластных гаплотипов, а во вторичном – 4.

Произрастающие в Средней России популяции *V. filiformis* возникли в результате однократной непреднамеренной интродукции не позднее 1971 г. с последующим саморасселением из инициального одичавшего клона с территории ВДНХ (Москва). Наибольшее разнообразие гаплотипов отмечено в Москве – пункте первоначальной интродукции: за 50 лет сформировались два хлоропластных гаплотипа, не выявленные нами в естественном ареале. Вероятно, довольно высокий темп микроэволюционных процессов провоцируется в том числе и интенсивным загрязнением окружающей среды в населённых пунктах.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Галкина М.А. Темпы клонального расселения и регенеративная активность *Veronica filiformis* J.E. Smith // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 2–12.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. Генотипическая изменчивость *Acer negundo* L. на протяжении Транссибирской магистрали // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 19–29.
- Галкина М.А., Зеленкова В.Н., Курской А.Ю., Третьяков М.Ю., Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К. Полиморфизм *Erigeron canadensis* L. на протяжении Транссибирской магистрали // Трансформация экосистем. 2022. Т. 5, № 3. С. 76–83. <https://doi.org/10.23859/estr-220222>
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Т. 7. Л.: Наука, 1967. 894 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов – глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: КМК, 2012. 412 с.
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 4. С. 1–10. DOI: 10.31857/S0042132423040099, EDN: RRCHXT
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН ССР. 1982. Вып. 124. С. 43–48.
- Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) во флоре России // Бюлл. МОИП. 1995. Т. 100, № 1. С. 74–78.

- Bosssdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W.E., Siemann E., Prati D. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations // *Oecologia*. 2005. Vol. 144. P. 1–11.
- Clement M., Posada D., Crandall K. A. TCS: A computer program to estimate gene genealogies // *Mol. Ecol.* 2000. Vol. 9. P. 1657–1659.
- Daniels S.E. Preparation and direct automated cycle sequencing of PCR products. In: J. M. S. Bartlett, D. Stirling (eds.). *PCR Protocols // Methods in Molecular Biology*. 2003. Vol. 226. P. 341–346.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. P. 431–449.
- Frankham R. Resolving the genetic paradox in invasive species // *Heredity*. 2005. Vol. 94. P. 385.
- Geng Y-P., Pan X-Y., Xu C-Y., Zhang W-J, Li B., Chen J-K., Lu B-R., Song Z-P. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats // *Biol. Invasions*. 2007. No. 9. P. 245–256. DOI 10.1007/s10530-006-9029-1
- Hagenblad J., Hülskötter J., Acharya K.P., Brunet J., Chabrierie O., Cousins S.A., Dar P.A., De Frenne P., Hermy M., Jamoneau A., Kolb A., Lemke I.H., Plue J., Reshi Z.A., Graae B.J. Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species *Impatiens glandulifera* in Europe // *BMC genetics*. 2015. Vol. 16. P. 1–16.
- Hall T.A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows95/98/NT // *Nucleic Acids Symp.* 1999. Ser. 41. P. 95–98.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1996. Vol. 351, no. 1345. P. 1291–1298.
- Hollingsworth M.L., Bailey J.P. Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese knotweed) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2000. Vol. 133. P. 463–472.
- Hufbauer R.A., Sforza R. Multiple introductions of two invasive *Centaurea* taxa into North America // *Diversity and Distributions*. 2008. Vol. 14. P. 252–261.
- Kang M., Buckley Y.M., Lowe A.J. Testing the role of genetic factors across multiple independent invasions of the shrub Scotch broom (*Cytisus scoparius*) // *Molecular Ecology*, 2007. Vol. 16. P. 4662–4673.
- Kornaś J., Kuc M. *Veronica filiformis* Smith – nowy we florze polskiej uciążliwy chwast lakowy // *Fragm. Flor. Geobot.* 1953. Bd. 1, no. 1. P. 81–85.
- Lavergne S., Molofsky J. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2007. Vol. 104. P. 3883–3888.
- Lee C.E. Evolutionary genetics of invasive species // *Trends in ecology & evolution*. 2002. Vol. 17, no. 8. P. 386–391.
- Le Roux J.J., Wiczorek A.M., Wright M.G., Tran C.T. Super-genotype, global monoclonality defies the odds of nature // *PLoS ONE*. 2007. No. 2. e590.
- Le Roux J., Wiczorek A.M. Molecular systematics and population genetics of biological invasions: towards a better understanding of invasive species management // *Annals of Applied Biology*. 2009. T. 154, no. 1. C. 1–17.
- Mooney H.A., Cleland E.E. The evolutionary impact of invasive species // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2001. Vol. 98, no. 10. P. 5446–5451.
- Pappert R.A., Hamrick J.L., Donovan L.A. Genetic variation in *Pueraria lobata* (Fabaceae), an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States // *American Journal of Botany*. 2000. Vol. 87, no. 9. P. 1240–1245.
- Parker I.M., Rodriguez J., Loik M.E. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general purpose genotype in the weed *Verbascum thapsus* // *Conservation Biology*. 2003. Vol. 17. P. 59–72.
- Poulin J., Weller S.G., Sakai A.K. (2005) Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // *Diversity and Distributions*. No. 11. P. 241–247.
- Prentis P.J., Wilson J.R., Dormontt E.E., Richardson D.M., Lowe A.J. Adaptive evolution in invasive species // *Trends in plant science*. 2008. Vol. 13, no. 6. P. 288–294.
- Prentis P.J., Sigg D.P., Raghu S., Dhileepan K., Pavasovic A., Lowe A.J. Understanding invasion history: genetic structure and diversity of two globally invasive plants and implications for their management // *Diversity and Distributions*. 2009. Vol. 15, no. 5. P. 822–830.
- Ren M.X., Zhang Q.G., Zhang D.Y. Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China // *Weed Research*. 2005. Vol. 45. P. 236–244. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2005.00445.x>
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Molecular Biology*. 1985. No. 5. P. 69–76.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., ... Weller S.G. The population biology of invasive species // *Annual review of ecology and systematic*. 2001. Vol. 32, no. 1. P. 305–332.
- Scalone R., Albach D. Cytological evidence for gametophytic self-incompatibility in the genus *Veronica* // *Turkish Journal of Botany*. 2014. Vol. 38, no. 1. P. 197–201.
- Scalone R., Albach D.C. Degradation of sexual reproduction in *Veronica filiformis* after introduction to Europe // *BMC Evolutionary Biology*. 2012. Vol. 12, no. 233. P. 1–19. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/233>
- Scheepens J.F., Veeneklaas R.M., Van de Zande L., Bakker J.P. Clonal structure of *Elytrigia atherica* along different successional stages of a salt marsh // *Mol. Ecol.* 2007. Vol. 16. P. 1115–1124.
- Shaw J., Lickey E., Beck J.T., Farmer S.B., Liu W., Miller J., Siripun K.C., Winder C.T., Schilling E.E., Small R.L. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis // *American Journal of Botany*. 2005. Vol. 92. P. 142–166.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of Whole Chloroplast Genome Sequences to Choose Noncoding Regions for Phylogenetic Studies in Angio-

- sperms: The Tortoise and the Hare III // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94. P. 275–288.
- Smith A.L., Hodkinson T.R., Vilellas J., Catford J.A., Csergő A.M., Blomberg S.P. et al. Global gene flow releases invasive plants from environmental constraints on genetic diversity // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2020. Vol. 117, no. 8. P. 4218–4227.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 // Mol. Biol. Evol. 2021. Vol. 38. P. 3022–3027.
- Thaler I. Morphologisches über *Veronica filiformis* Smith und ihre Verwandten // Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz. Horn: Verlag F. Berger & Söhne, 1951. S. 216–226. www.biologiezentrum.at.
- Ward S.M., Gaskin J.F., Wilson L.M. Ecological genetics of plant invasion: what do we know? // Invasive Plant Science and Management. 2008. Vol. 1, no. 1. P. 98–109.
- Wen J., Zimmer E. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): Inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Molec. Phylogen. Evol. 1996. Vol. 6. P. 167–177.

GENETIC POLYMORPHISM OF *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH (PLANTAGINACEAE) IN THE NATURAL AND SECONDARY RANGE

© 2025 Galkina M.A.¹, Reshetnikova N.M.², Vinogradova Yu.K.³

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

e-mail: ¹mawa.galkina@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>

²n.m.reshet@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0662-8950>

³gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>

Veronica filiformis is a Caucasian species that has been expanding its secondary range in Europe recent decades. The aim of the study was to restore the picture the settlement of *V. filiformis* in European Russia and to assess the genetic polymorphism of this species. DNA was isolated from 14 specimens of *V. filiformis* from the natural range (Turkey, Georgia, Abkhazia, the North Caucasus and its foothills in Russia) and 14 specimens from the secondary range (European part of Russia and some European countries). The analysis of variability of *V. filiformis* specimens by both nuclear and chloroplast DNA showed that variability according to chloroplast markers is higher than revealed by nuclear markers both in the natural and secondary habitats. The genetic variability of chloroplast DNA was higher in the center of the European part of Russia, close to the region of initial introduction. The data obtained indicate active micro-evolutionary processes in the secondary range of the species and confirm that the current secondary range of *V. filiformis* in Russia is the consequence of only one case of unintentional introduction and subsequent active adaptation of the species to new environmental conditions.

Key words: *Veronica filiformis*, ITS 1–2, rpl32–trnL, trnL–trnF, Caucasus, microevolution.

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ИНВАЗИИ РЕЧНОЙ ДРЕЙССЕНЫ (*DREISSENA POLYMORPHA*) (MOLLUSCA, BIVALVIA) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ВЕЛИГЕРЫ В ПЛАНКТОНЕ Р. ПЫШМА (ТЮМЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2025 Герасимов А.Г.^{а*}, Шарапова Т.А.^{б**}, Герасимова А.А.^{б***},
Бабушкин Е.С.^{б, с****}

^аТюменский филиал Государственного научного центра Российской Федерации федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», Тюмень, 625023 Россия

^бФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр СО РАН, Тюмень, 625026 Россия

^сБюджетное учреждение высшего образования Ханты-Мансийского АО – Югры

«Сургутский государственный университет», Сургут, 628416 Россия

e-mail: *a.gerasimov@gosrc.vniro.ru; **tschartum@mail.ru; ***nstya_vid@mail.ru; ****babushkines@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.04.2025. После доработки 16.07.2025. Принята к публикации 15.08.2025

Приведены первые сведения о распространении и количестве велигеров *Dreissena polymorpha* в планктоне нижнего течения р. Пышма (Западная Сибирь). Велигеры были найдены на всем протяжении обследованного участка водотока, вплоть до устья р. Пышма. Выявлена сезонная динамика численности данного инвазионного вида.

Ключевые слова: Обь-Иртышский речной бассейн, *Dreissena polymorpha*, планктонная личинка, распространение, динамика численности.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-050-056

Введение

Впервые речная дрейссена – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – была описана из р. Урал П.С. Палласом [Паллас, 1773]. Начиная с XIX в. этот двустворчатый моллюск широко распространился по водоёмам и водотокам Европы и Северной Америки, оказывая существенные воздействия на их экосистемы. В Западной Сибири живые особи *D. polymorpha* впервые были найдены в августе 2021 г. в р. Пышма [Бабушкин и др., 2022; Babushkin et al., 2023]. Отмечено, что популяции дрейссены, вселяясь в биотопы, могут изменить структуру пищевой сети, создавая трофическую конкуренцию и преобразуя планктонные и бентосные сообщества [Дрейссена..., 1994; Самые опасные инвазионные..., 2018; Karatayev, Burlakova, 2022 и мн. др.]. Кроме того, моллюски этого вида являются активными фильтраторами, что влияет на качество воды, уровень содержания в ней биогенных элементов и может вызвать сокращение по-

пуляций аборигенных видов [Ricciardi et al., 1998, 2003; Sousa et al. 2009, 2014; Higgins et al., 2010].

Взрослые особи речной дрейссены прикрепляются к различным твёрдым субстратам с помощью биссусных нитей, образуя плотные скопления (щетки, друзы), что может приводить к различным экологическим и экономическим проблемам. Так, попав в систему Великих озер США и Канады в конце 80-х годов прошлого столетия, дрейссена, по разным оценкам, ежегодно приносит ущерб экономике до нескольких сотен миллионов долларов [Mackie et al. 1989; MacIsaac 1996; Hosler, 2011]. Речная дрейссена может обитать в системах охлаждения атомных и гидроэлектростанций, различных водоводах, что приводит к нарушению их работы, поэтому вид внесён в список «Самые опасные инвазионные виды России» [Самые опасные инвазионные..., 2018] и аналогичный международный список [Marsden, 2025].

Особенностью этого моллюска является высокая плодовитость и наличие свободно-плавающей личинки — велигера, которая может находиться в планктоне от 10 до 18 дней и более в зависимости от условий среды. Велигеры могут переноситься с течением на значительные расстояния, что способствует расселению в водных экосистемах [Дрейссена..., 1994; Pollux et al., 2010; Karatayev, Burlakova, 2022]. В водоёмах численность личинок может достигать десятков, сотен тысяч и даже миллионов экземпляров на метр кубический, как было отмечено в Угличском и Ивановском водохранилищах [Столбунова, 1999, 2013]. Биомасса моллюсков в контурных биотопах нередко составляет десятки килограммов на метр квадратный, в каналах технических водоёмов — до 50 кг/м² [Протасов и др., 2012].

Целью представленной работы было изучение распространения и выявление динамики численности велигеров речной дрейссены в нижнем течении р. Пышма на территории Тюменской области.

Материал и методы

Пышма — река, протекающая в Свердловской и Тюменской областях, является самым длинным притоком р. Тура, общая протяжённость 603 км, площадь водосбора — 19.4 тыс. км². Берёт начало из оз. Ключи недалеко от г.

Верхняя Пышма, на восточном склоне Среднего Урала. В верховьях река протекает через водохранилище Белоярской АЭС. Нижнее течение реки на протяжении 150 км проходит по равнинной части Западной Сибири в Тюменской области. Русло извилистое, ширина 50–100 м, глубина от 0.7–1.0 м на перекатах до 7–8 м на плесах, скорость течения в межень 0.5–0.7 м/с. Речная вода по химическому составу гидрокарбонатная, кальциевая, мягкая в половодье и умеренно жёсткая в межень, минерализация во время половодья составляет 150–220 мг/дм³ и в зимнюю межень возрастает до 400–550 мг/дм³, слабощелочная (рН = 7.5–7.6). Ледостав на реке устанавливается во второй половине октября–ноябре, продолжается около 160 дней. Толщина льда в среднем 30–40 см. Весенний ледоход начинается в середине апреля — начале мая [Лезин, 1999].

Район исследования в 2022–2023 гг. характеризовался весьма тёплой весенней погодой, в апреле прослеживались резкие перепады температуры воздуха от 0 °С до +10 °С, с начала мая данный показатель имел стабильно положительные значения. Среднемесячная температура воздуха в мае 2022 г. составляла 12.2 °С, в 2023 г. — 14.9 °С. В летний период среднемесячная температура воздуха была 15–22 °С. Продолжительность периода с температурой выше 10 °С составляет порядка 180 дней ежегодно.



Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб в р. Пышма. 1 — д. Малые Акияры; 2 — мост через р. Пышма у с. Червишево; 3 — окраина пос. Винзили; 4 — устье р. Пышма.

В работе исследованы пробы планктона, отобранные сливом 50 л воды из поверхностного слоя (0–0.5 м) русла р. Пышма через сеть Джели с мельничным газом № 68. Непосредственно в месте отбора пробы фиксировали техническим формалином, доводя концентрацию в пробе до 4%. Одновременно с отбором проб измеряли температуру воды в поверхностном слое с помощью термометра Milwaukee TH310. В лаборатории из проб зоопланктона выбирали всех велигеров с применением бинокулярного стереомикроскопа ЛОМО МСП-2 для дальнейшего количественного анализа.

Поскольку первые находки взрослых особей дрейссены обнаружены в р. Пышма на участке около 1 км ниже д. Малые Акияры, станции учёта планктонных личинок моллюска расположили следующим образом (рис. 1): станция № 1 — д. М. Акияры (56°58'26.2" с.ш., 65°22'19.7" в.д.), № 2 — мост через р. Пышма у с. Червишево (56°57'47.8" с.ш., 65°26'22.4" в.д.), № 3 — окраина пос. Винзили (56°56'26.1" с.ш. 65°47'21.5" в.д.), № 4 — устье р. Пышма (57°06'53.5" с.ш. 66°20'44.0" в.д.).

На постоянной станции (д. М. Акияры) отбор проб проводили каждые 15 дней с начала мая по сентябрь 2022 г., в 2023 г. — в конце мая и июня, в начале августа и сентя-

бря. Ниже по течению от д. М. Акияры до устья в июле–августе 2022 г. проведены разовые сборы (станции № 2, 3 и 4). На каждой станции отбирали по 3 планктонные пробы, всего отобрано и проанализировано 54 пробы планктона.

Результаты и обсуждение

Первый отбор проб 10 мая 2022 г. в р. Пышма у д. М. Акияры (температура воды 14 °С) показал отсутствие велигеров *D. polymorpha*. Через 15 дней, при прогреве воды до 16 °С, показатели численности велигеров достигли максимума за сезон, что отражено нами в таблице.

В дальнейшем на этой станции отмечены значительные колебания численности личинок — средние значения показателя колебались от 87 до 433 экз/м³. При снижении температуры воды в конце августа и в дальнейшем велигеры не были найдены. Минимальные значения численности отмечены в начале июня.

В 2023 г. в течение периода отбора проб наблюдалось снижение показателя численности велигеров в пробах зоопланктона на станции № 1: среднее значение падало с 3887 экз/м³ в конце мая до 187 экз/м³ в начале августа. При отборе проб в начале сентября личинки не были отмечены (см. табл.).

Таблица. Численность велигеров *D. polymorpha* в р. Пышма (на ст. № 1 у д. М. Акияры) в 2022 и 2023 гг.

Дата отбора проб	Температура воды, °С	Пределы варьирования численности велигеров, экз/м³	Средняя численность велигеров, экз/м³*
2022 г.			
10 мая	14.0	0	0
25 мая	16.0	1800–2680	2107±497
09 июня	18.5	80–100	87±12
24 июня	23.0	260–680	420±227
07 июля	21.0	80–520	247±238
18 июля	26.0	300–500	393±100
04 августа	24.0	340–620	433±161
21 августа	19.0	0	0
14 сентября	16.0	0	0
2023 г.			
29 мая	14.0	2400–5800	3887±534
23 июня	21.0	160–540	320±196
08 августа	23.0	100–280	187±90
09 сентября	17.0	0	0

Примечание: * — среднее значение, ± стандартная ошибка среднего.

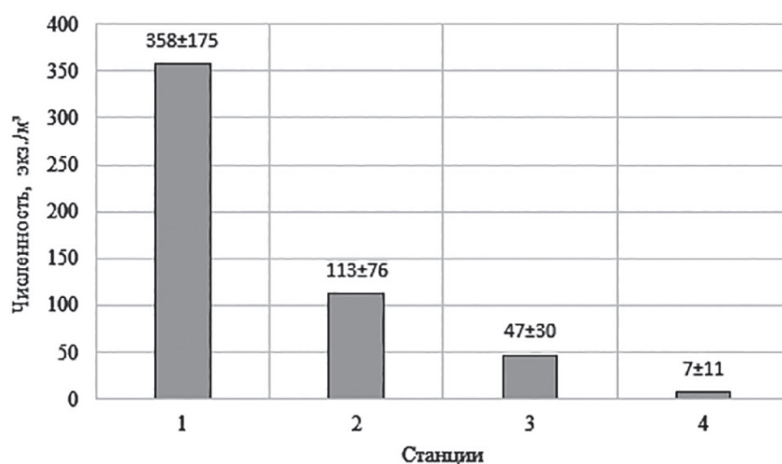


Рис. 2. Численность велигеров *D. polymorpha* (экз/м³) на станциях в р. Пышма, июль–август, 2022 г.

При изучении распространения велигеров вниз по течению в июле–августе 2022 г. их присутствие было выявлено на всех 4 участках реки, при этом отмечено уменьшение численности от д. М. Акияры (358 экз/м³) до устья р. Пышма (7 экз/м³) (рис. 2).

Обширная научная литература по количественному развитию речной дрейссены касается в основном водных техноэкосистем [Лазарева и др., 2014; Громова, Протасов, 2016; Колозин, и др., 2021; Перетыкин, Обвинцева, 2023; Федорова и др., 2024], реже естественных водоёмов и водотоков [Дрейссена..., 1994; Михайлов, 2015; Жданова, 2018; Травина и др., 2020; Михайлов, 2022; Шихова, Целищева, 2024]. Большая часть этой литературы посвящена половозрелым моллюскам.

В значительно меньшем числе публикаций представлены сведения о динамике численности речной дрейссены на личиночной стадии. Так, по литературным данным, появление первых велигеров в планктоне отмечается в мае–июне при прогреве воды до 10–17 °С [Кирпиченко и др. 1964; Ackerman et al., 1994; Львова и др., 1994; McMahon, 1996; Pollux et al., 2010]. Оптимальной температурой воды для начала размножения *D. polymorpha* является 15 °С, для массового нереста – 17–20 °С. Некоторые авторы отмечают, что температура воды в течение нереста, его календарные сроки, длительность и пик в различных участках ареала речной дрейссены могут не совпадать [Львова и др., 1994; McMahon, 1996; Столбунова, 2013; Лазарева и др., 2014]. К примеру, в водохранилищах Верхней Волги наиболь-

шая численность велигеров была выявлена в летний период [Лазарева и др., 2014], как и в водоёме-охладителе Хмельницкой АЭС, где дополнительный пик наблюдался также в октябре [Громова, Протасов, 2016]. В Цимлянском и Куйбышевском водохранилищах первые личинки были обнаружены в мае при температуре 15 °С, пик нереста наблюдался с июня по август при температуре 20 °С [Кирпиченко, 1971]. В озере Плещеево единичные велигеры появлялись весной при температуре воды 6–7 °С [Жданова, 2018]. В большинстве водоёмов Европы появление велигеров фиксировали при температуре 17 °С и выше, пик – при 20–22 °С, однако в оз. Онтарио личинки были найдены при температуре воды 3.5–11.0 °С [McMahon, 1996].

Наши результаты не вполне соответствуют большинству литературных данных. При сравнении динамики численности велигеров в 2022 и 2023 гг. на участке р. Пышма у д. М. Акияры (станция № 1) было показано, что пик численности был в конце мая при температуре воды 14–16 °С. Средняя численность личинок дрейссены в этот период составляла 2107–3887 экз/м³, что, к примеру, близко к максимальным значениям данного показателя в Ириклинском водохранилище [Колозин и др., 2021] на литорали – 943 экз/м³ и в пелагиали – 2689 экз/м³. Наши данные о появлении и развитии личинок в р. Пышма находятся в соответствии с исследованиями *D. polymorpha* в р. Рейн (Германия), где температурный порог нереста составил 12 °С, авторами также было показано, что на нерест влияет не только температура, но и наличие

значительного запаса питательных веществ в водоёме [Neumann et al., 1992].

Исчезновение велигеров в р. Пышма происходило в конце августа при весьма высокой температуре воды (17–19 °С). По собственным и литературным данным [Лазарева и др., 2014] известно, что личинки дрейссены способны переносить и более суровые температурные условия. Ряд авторов отмечает, что особи разных возрастов речной дрейссены нерестятся в разные временные промежутки, взрослые особи – в начале сезона, а особи осеннего оседания – с конца июля по сентябрь [Львова и др., 1994; Neumann et al., 1992]. Мы можем предположить, что в условиях р. Пышма максимальная продукция велигеров приходится на взрослых особей, а пополнение популяции молодью незначительно. Это может быть связано с низкой представленностью в реке твёрдых субстратов, пригодных для оседания и прикрепления личинок в конце метаморфоза и подтверждается отсутствием велигеров в планктоне в августе–сентябре.

В целом, наличие велигеров в планктоне служит фактическим подтверждением натурализации речной дрейссены в нижнем течении р. Пышма, которую мы предполагали ранее по косвенным признакам: находкам особей различных размерно-возрастных групп [Бабушкин и др., 2022]. Обнаружение личинок моллюска в планктоне устьевой зоны реки также подтверждает наше предположение о возможности дальнейшего распространения инвайдера в Обь-Иртышском бассейне [Babushkin et al., 2023]. Постепенное снижение численности велигеров от достоверно известного места обитания взрослых особей у д. М. Акияры к устью р. Пышма может свидетельствовать об отсутствии размножающихся популяций вида ниже по течению. Однако для того, чтобы точно это выяснить, необходимы дополнительные исследования как динамики численности велигеров в планктоне, так и поиск взрослых моллюсков. Кроме того, важно выяснить, существуют ли размножающиеся популяции на участке реки от Белоярского водохранилища до популяции у д. М. Акияры, что наряду с выявлением генетического разнообразия моллюсков из этих локалитетов может прояснить появление вида в Западной Сибири.

Заключение

Велигеры *D. polymorpha* обнаружены на всём протяжении нижнего течения р. Пышма от района первой находки инвайдера у д. М. Акияры Тюменской области до устья, что фактически подтверждает натурализацию вида в Западной Сибири, предположенную нами ранее. Максимальная численность личинок выявлена в районе первой находки речной дрейссены в Западной Сибири (станция № 1), ниже по течению их численность снижалась, минимальные значения зарегистрированы на устьевом участке р. Пышма. Велигеры *D. polymorpha* появлялись в районе исследований при температуре воды 14–16 °С. Пик численности личинок у д. М. Акияры наблюдался в 2022–2023 гг. в конце мая, в дальнейшем отмечены значительные колебания данного показателя. С конца августа и до конца периода наблюдений (сентябрь) велигеры в планктоне р. Пышма не встречались. Полученные результаты свидетельствуют о весьма длительном периоде вымета личинок речной дрейссены в Западной Сибири. Благодаря продолжительному нересту и высокому уровню адаптации к условиям среды инвазия *D. polymorpha* возможна и в другие реки Обь-Иртышского бассейна.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (проект № FWRZ-2021-0006). Подготовка рукописи выполнена при частичной финансовой поддержке Фонда научно-технологического развития Югры (проект № 2024-522-04).

Литература

- Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Герасимова А.А., Иванов С.Н., Шарапова Т.А. Первая находка *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Mollusca, Bivalvia) в Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 13–21.
- Громова Ю.Ф., Протасов А.А. Многолетняя динамика и распределение велигеров *Dreissena* в водоёме-охладителе Хмельницкой АЭС и их роль в структуре зоопланктона // Гидробиологический журнал. 2016. № 5. С. 3–17.
- Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение / отв. ред. Я.И. Старобогатов. М.: Наука, 1994. 240 с.

- Жданова С.М. Велигеры дрейссены (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в зоопланктоне озера Плещеево (Ярославская область) // Трансформация экосистем. 2018. № 1 (2). С. 81–91.
- Колозин В.А., Филинова Е.И., Мелёшин Д.И. Первые находки *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Ириклинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 2. С. 63–69.
- Кирпиченко М.Я. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище // в кн. Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л.: Наука, 1964. С. 19–30.
- Кирпиченко М.Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цымлянском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 142–154.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А., Столбунова В.Н. Велигеры дрейссенид в зоопланктоне водохранилищ Верхней Волги // Проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, № 2. С. 40–49.
- Лезин В.А. Реки Тюменской области (южные районы): справочное пособие. Тюмень: Тюмгу, 1999. 196 с.
- Львова А.А., Макарова Г.Е., Каратаев А.Ю., Кирпиченко М.Я. Планктонные личинки // в кн. Дрейссена: *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*): систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 109–119.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Михайлов Р.А. Особенности пространственного распределения чужеродных моллюсков из рода *Dreissena* в крупном притоке водохранилища Средней Волги (на примере реки Свияга) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 3. С. 114–129.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорская Академия наук, 1773. 786 с.
- Перетыкин А.А., Обвинцева Н.А. Инвазия *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Шершнёвское водохранилище г. Челябинска // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 4. С. 97–103.
- Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. Киев, 2012. 274 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Иваньковском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. № 1-3. С. 92–100.
- Столбунова В.Н. Велигеры дрейссены в Верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности и распределение // Поволжский экологический журнал. 2013. № 1. С. 71–80.
- Травина О.В., Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Шевченко А.Р., Соколова С.Е., Кошелева А.Е., Овчинников Д.В. Распространение и плотность популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в периферийной части ареала // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 61–71.
- Федорова Л.П., Гвоздарев Д.А., Полянин В.О. Характеристика состояния популяции южного инвазивного вида *Dreissena polymorpha* (Pallas) в Иваньковском водохранилище // Аридные экосистемы. 2024. № 3. С. 147–154.
- Шихова Т.Г., Целищева Л.Г. Новые факты о популяции *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в реке Вятке (бассейн Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 2. С. 172–179.
- Ackerman J.D., Sim B., Nichols S.J., Claudi R. A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves // Canadian Journal of Zoology. 1994. No 72. P. 1169–1179.
- Babushkin E.S., Nekhaev I.O., Vinarski M.V., Yanygina L.V. Aliens and Returnees: Review of Neobiotic Species of Freshwater Mollusks in Siberia from the Kazakhstan Steppe to the Arctic Tundra. Diversity. 2023. Vol. 15, No 3. P. 465. <https://doi.org/10.3390/d15030465>
- Hosler D.M. Early detection of dreissenid species: Zebra/Quagga mussels in water systems // Aquatic Invasions. 2011. Vol. 6, issue 2. P. 217–222.
- Higgins S.N., Vander Zanden M.J. What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems // Ecological Monographs. 2010. Vol. 80 (2). P. 179–196.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E. What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels // Hydrobiologia. 2022. Vol. 852. P. 1029–1102. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04950-5>
- MacIsaac H.J. Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America // American Zoologist. 1996. No 36. P. 287–299.
- Mackie G.L., Gibbons W.N., Muncaster B.W., Gray I.M. The zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): a synthesis of European experiences and a preview for North America // Ontario Ministry of Natural Resources, Water Resources Branch, Great Lakes Section, Toronto. 1989. 76 pp.
- Marsden J.E. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Электронный документ) // Global Invasive Species Database. 2025 (<http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=50>). Проверено 13.04.2025.
- McMahon R.F. (1996) The physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe // Am Zool. 1996. No 36. P. 339–363.
- Neumann D., Borchering J., Jantz B. Growth and seasonal reproduction of *Dreissena polymorpha* in the Rhine River and adjacent waters. // In T.E. Nalepa, D.W. Schloesser (eds.), Zebra mussels: Biology, impacts, and control. Lewis Publishers, CRC Press, Boca Raton, Florida. 1992. P. 95–109.
- Pollux B.J.A., van der Velde G., bij de Vaate A., 2010. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations // The Zebra Mussel in Europe. Gerard van der Velde, Sanjeevi Rajagopal and Abraham bij de Vaate (Eds). Margraf Publishers GmbH. P. 45–58.

- Ricciardi A., Neves R.J., Rasmussen J.B. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion // Journal of Animal Ecology. 1998. Vol. 67 (4). P. 613–619.
- Ricciardi A., Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions // Freshwater Biology. 2003. Vol. 48, issue 6. P. 972–981.
- Sousa R., Gutiérrez J.L., Aldridge D.C. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers // Biology Invasions. 2009. Vol. 11 (10). P. 2367–2385.
- Sousa R., Novais A., Costa R., Strayer D.L. Invasive bivalves in fresh waters: impacts from individuals to ecosystems and possible control strategies // Hydrobiologia. 2014. Vol. 735 (1). P. 233–251.

RANGE EXPANSION OF THE ZEBRA MUSSEL INVASION (*DREISSENA POLYMORPHA*) (MOLLUSCA, BIVALVIA) IN WESTERN SIBERIA: VELIGERS IN THE PLANKTON OF THE PYSHMA RIVER (TYUMEN REGION)

© 2025. A.G. Gerasimov^{a*}, T.A. Sharapova^{b**}, A.A. Gerasimova^{b***},
E.S. Babushkin^{b, c****}

^aTyumen branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography” (“Gosrybcenter”), Tyumen, 625023 Russia

^bTyumen Scientific Centre SB RAS, Tyumen, 625026 Russia

^cSurgut State University, Surgut, 628418 Russia

e-mail: *a.gerasimov@gosrc.vniro.ru; **tshartum@mail.ru; ***nstya_vid@mail.ru; ****babushkines@yandex.ru

The first data on the distribution and quantity of *Dreissena polymorpha* veligers in the plankton of the lower reaches of the Pyshma River (Western Siberia) are presented. Veligers were found throughout the surveyed section of the watercourse, right up to the mouth of the Pyshma River. Seasonal dynamics of the population of this introduced species was revealed.

Keywords: Ob-Irtysh river basin, *Dreissena polymorpha*, planktonic larva, distribution, population dynamics.

ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В АССОЦИАЦИИ КОНСОРТНОГО ТИПА *CRADOSCRUPOCELLARIA* CF. *BERTHOLLETHII* (AUDOUIN, 1826) (CANDIDAE, BRYOZOA)

© 2025 Гринцов В.А.*, Тимофеев В.А.***, Лисицкая Е.В.***

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь 299011, Российская Федерация
e-mail: *vgrintsov@gmail.com; **tamplier74@mail.ru; ***e.lisitskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 15.05.2025. После доработки 10.08.2025. Принята к публикации 15.08.2025

В летне-осенний период 2024 г. на устричной ферме в районе г. Севастополь исследовали не характерную для Чёрного моря ассоциацию консортного типа со средообразующим видом *Cradoscrupocellaria* cf. *bertholletii* (Audouin, 1826) (Bryozoa). В ассоциации макрофиты не отмечены. Зарегистрировано 38 видов макрозообентоса, относящихся к Polychaeta, Decapoda, Amphipoda, Bivalvia, Gastropoda, Tanaidacea, Pantopoda. Отмечено четыре инвазивных для Чёрного моря вида: *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906); *Stenothoe* cf. *tergestina*; *Caprella* cf. *equilibra*; *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873). *Caprella* cf. *equilibra* являлся массовым видом, а *Stenothoe* cf. *tergestina* – доминирующим. Анализ половой структуры популяций двух вышеуказанных видов показал преобладание самок у *Stenothoe* cf. *tergestina*. У *Caprella* cf. *equilibra* соотношение самцов и самок 1:1, что подтверждает устойчивое состояние популяции данного вида. Полихеты-вселенцы *Hydroides dianthus* обнаружены единично в колониях мшанок, прикреплённых к створкам моллюсков.

Ключевые слова: виды-вселенцы, макрозообентос, Amphipoda, устричная ферма, Чёрное море
DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-057-063

Введение

В процессе развития марикультуры на Чёрном море в садках устричных ферм формируются ассоциации консортного типа с руководящими видами, не характерными для перифитона и бентоса. Эти виды получают преимущество вследствие особенностей условий обитания в садках и расположения самих садков. Садки закрыты снаружи и погружены на глубину 4–6 м под поверхность, что защищает обитающих в них гидробионтов от волнового воздействия и активного хищничества и позволяет им успешно выживать и развиваться. К таким руководящим видам можно отнести мшанку (Bryozoa) *Cradoscrupocellaria bertholletii* (Audouin, 1826), которая не образует развитых колоний и не была ранее зарегистрирована как руководящий вид в условиях бентоса и перифитона Чёрного моря [Маккавеева, 1979; Киселёва, 1981; Брайко, 1968, 1985; Гринцов, 2000]. Название вида мшанки мы приводим с учётом определения, сделанного ранее [Брайко, 1968]. Так как в последние десятилетия исследование этого вида на

Чёрном море не проводили и не подтверждали раннее определение с применением генетического анализа, то мы посчитали нужным в названии *Cradoscrupocellaria* использовать обозначение «cf.». Внутри устричных садков в летне-осенний сезон в период активного развития *C. cf. bertholletii* формирует колонии в виде плотных кустиков, не заселённых сидячими формами беспозвоночных и макрофитами. Как правило, данный вид прикрепляется к различным твёрдым субстратам, включая створки выращиваемых устриц – *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) и митилид – *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791). Впоследствии в сформировавшихся специфических условиях пространство внутри и вокруг колоний *C. bertholletii* заселяют различные представители макрозообентоса.

В настоящей работе представлена информация о фаунистическом составе и количественных данных необычной ассоциации консортного типа, включающей виды, вселившиеся в Чёрное море.

Материал и методика

Исследования проводили в летне-осенний период 2024 г. в акватории устричного хозяйства, расположенного на внешнем рейде Севастопольской бухты (рис. 1). Колонии *S. cf. bertholletii* отбирали с внутреннего пространства устричных садков, в котором они находились (рис. 2). Всего отобрали 51 колонию. Даты отбора проб следующие: 9 колоний отобраны 6.09.2024; 7 колоний – 9.09.2024; 16 колоний – 11.09.2024; 19 колоний – 16.09.2024. Собранный материал выдерживали в пресной воде 15 минут, затем беспозвоночных смывали на мельничное сито с ячейей 0.5 мм и помещали в 96%-й этанол. Для всех собранных колоний был определен сырой вес в граммах. Значения плотности поселений зарегистрированных беспозвоночных рассчитывали на сырой вес килограмма колоний *S. cf.*



Рис. 1. Схема расположения устричной фермы на внешнем рейде Севастопольской бухты.

bertholletii. Для анализа половой структуры *S. cf. tergestina* и *S. cf. equilibra* просмотрено по 80 особей каждого вида.

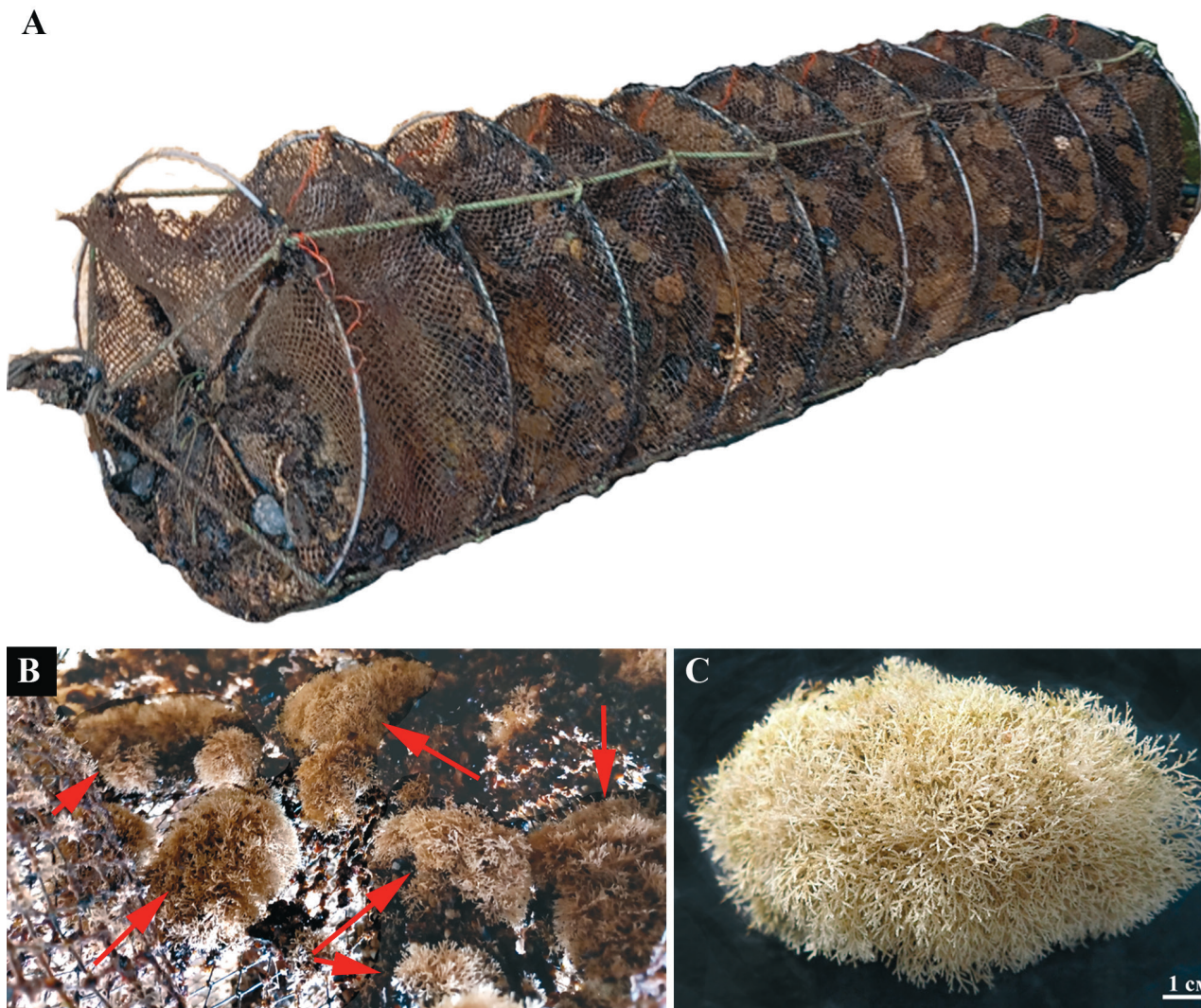


Рис. 2. Колонии *S. cf. Bertholletii*: А – в устричном садке; В – внутренняя полость садка с колониями (стрелками указаны колонии *S. cf. bertholletii* внутри садков); С – отдельная колония *S. cf. Bertholletii*.

Идентификацию беспозвоночных животных проводили с помощью световых микроскопов МБС-9 и «Микмед-5», использовали специальную литературу [Кобякова, Долгопольская, 1969; Грезе, 1985; Киселёва, 2004; Grintsov, Sezgin, 2011; Гринцов, 2022]. Расчёт значений встречаемости видов проводили с использованием функциональных возможностей программы MS EXCEL.

Результаты и обсуждение

Колонии *C. cf. bertholletii* светло-жёлтого цвета расположены почти исключительно внутри от наружной сетки садков (рис. 1, В). Они были прикреплены либо непосредственно к сетке, либо на раковины двустворчатых моллюсков. Расположение колоний внутри садков не имело определённого порядка, они прикреплены как отдельно, так и вплотную друг к другу. Размер колонии составлял около 10 см. Внешне колонии представляли собой плотные кусты, состоящие из множества переплетающихся

ветвящихся фрагментов, сходных по толщине и ветвлению, ориентированных без определённого порядка. В период активного развития (июль-август) колонии были чисты от различных сидячих организмов. С сентября пространство колоний забивалось детритом и взвесью, а на их поверхности поселялись различные мелкие макрофиты и диатомовые водоросли.

На поверхности ветвей колоний, под ними и в полостях между ветвями зарегистрированы различные представители макрозообентоса. Всего было идентифицировано 15 видов Polychaeta; 8 видов Amphipoda; 8 видов Decapoda; 2 вида Gastropoda; 3 вида Bivalvia; 1 вид Tanaidacea; 1 вид Pantopoda, что в сумме составляет 38 видов беспозвоночных. Для двустворчатых моллюсков встречаемость не рассчитывали, для остальных видов получены данные по встречаемости и максимальной плотности (табл.)

В том числе были обнаружены и виды, недавно вселившиеся в Чёрное море:

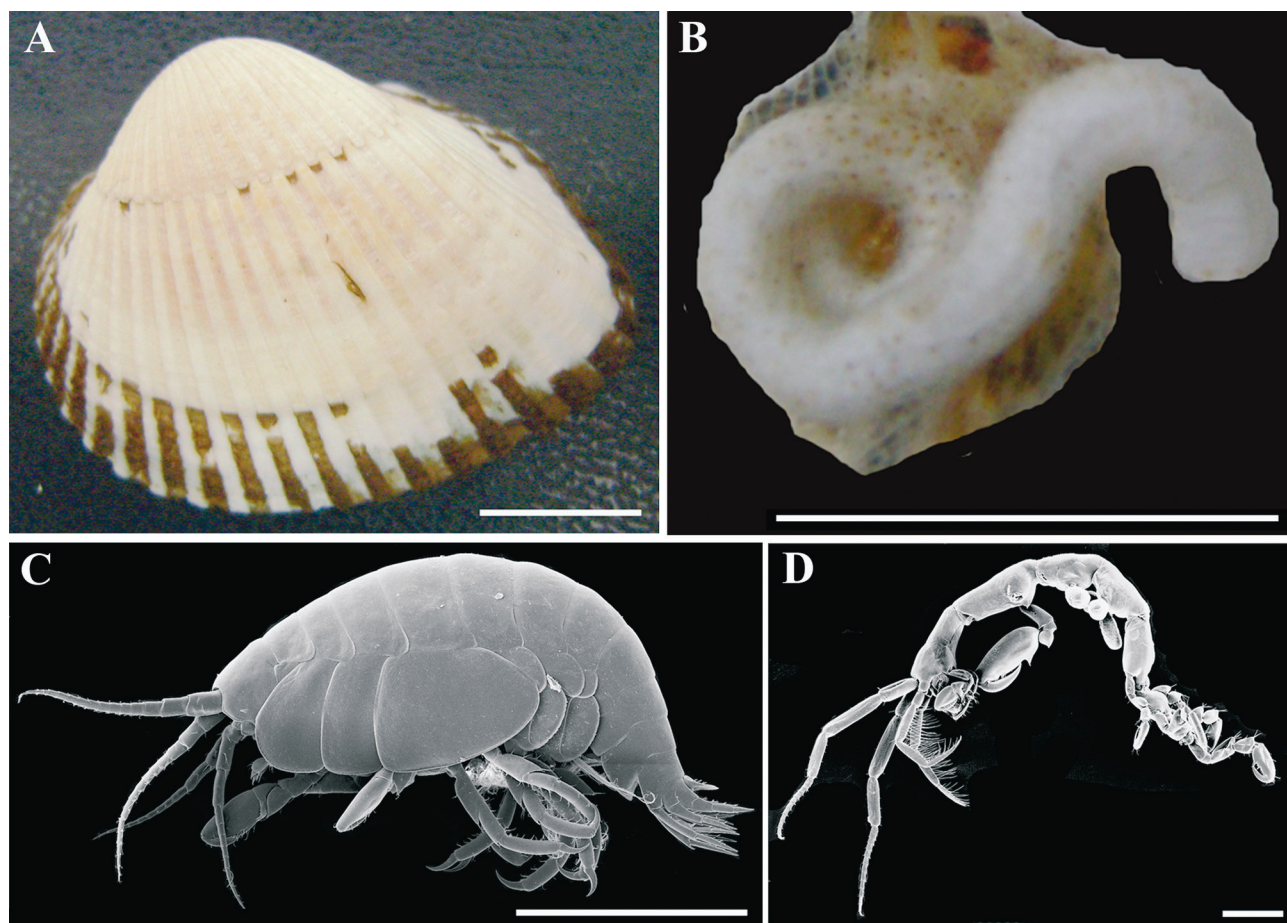


Рис. 3. Виды, недавно вселившиеся в Чёрное море: А – *Anadara kagoshimensis*; В – *Hydroides dianthus*; С – *Stenothoe cf. tergestina*; D – *Caprella cf. equilibra*. Масштабная линейка: А, В – 1 см; С, D – 0,1 см.

Таблица. Список видов макрозообентоса, их встречаемость и максимальная плотность поселений на кг сырого веса вида-консорта *C. cf. bertholletii*

Таксон, вид	Встречаемость, %	Максимальные значения плотности поселений, экз/кг
Polychaeta		
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	23.5	654
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	3.9	44
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	17.7	369
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	19.6	325
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)	11.8	487
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & H Milne Edwards, 1833	2.0	92
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	70.6	2559
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	31.4	853
<i>Phyllodoce</i> sp.	5.9	328
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	74.5	1527
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	11.8	270
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	2.0	135
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	15.7	328
Syllidae gen. sp.	2.0	111
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)	3.9	135
Decapoda		
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	70.6	2018
<i>Alpheus dentipes</i> Guérin, 1832	3.9	135
<i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863)	2.0	92
<i>Macropodia czernjanskii</i> (Brandt, 1880)	5.9	182
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1837	2.0	25
<i>Palaemon</i> sp.	3.9	194
<i>Pilumnus spinulosus</i> Kessler, 1861	35.3	418
<i>Pisidia bluteli</i> (Risso, 1816)	60.8	1154
Amphipoda		
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	2.0	209
<i>C. cf. equilibra</i>	52.9	4804
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	3.9	209
<i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905	29.4	1346
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> A. Costa, 1853	5.9	353
<i>Monocorophium acherusicum</i> (A. Costa, 1853)	84.3	12177
<i>Plumulojassa ocia</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	2.0	205
<i>S. cf. tergestina</i>	90.2	16631
Tanaidacea		
<i>Leptochelia</i> sp.	51.0	5682
Pantopoda		
<i>Tanystylum</i> sp.	41.2	3106
Gastropoda		
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	11.8	325
Pyramidellidae gen. sp.	9.8	369
Bivalvia		
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	–	10
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	–	30
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	–	100
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793)*	–	–

* Данный вид культивируется в садках, его встречаемость и плотность поселения не рассчитывали.

A. kagoshimensis (Bivalvia) [Киселёва, 1992]; *Stenothoe cf. tergestina* (Amphipoda) [Гринцов, 2023]; *Caprella cf. equilibra* (Amphipoda) [Grintsov, 2021]; *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta) [Болтачева и др., 2011] (рис. 3).

Двустворчатый моллюск-вселенец *A. kagoshimensis* был обнаружен среди колоний *C. cf. bertholletii* в небольшом количестве (до 10 экз. в пробе). Вероятно, в устричный садок анадары оседали из планктона на личиночной стадии, а затем росли и развивались среди ко-

лоний. В настоящее время *A. kagoshimensis* успешно освоил акваторию Чёрного моря [Ревков, Живоглядова, 2025].

В каждом из крупных таксонов преимущество получили немногие виды, чья встречаемость была существенно выше, чем у других видов этих таксонов. Среди многощетинковых червей (Polychaeta) это два вида из семейства Nereididae Blainville, 1818: *N. zonata* и *P. dumerilii* (см. табл.). Их встречаемость превышала 70%. Данные виды являются массовыми и широко распространены в обрастании вдоль всего побережья Крыма [Киселёва, 2004]. Среди прикрепленных к створкам моллюсков колоний *C. cf. bertholletii* единично были отмечены полихеты *H. dianthus* (представители семейства Serpulidae Rafinesque, 1815). Их встречаемость составляла 11.76%, а количество в пробе не превышало трёх экземпляров. Эти полихеты строят трубки из углекислого кальция на створках моллюсков, на камнях и различных гидротехнических сооружениях. В Чёрном море *H. dianthus* впервые был обнаружен в 2009 г. на створках устриц, выращиваемых в районе Севастополя, а в последующие годы расселился вдоль берегов Крыма [Boltachova et al., 2021]. Многощетинковый червь *H. dianthus* является опасным инвазивным видом и в последние годы широко распространяется в Мировом океане [Sun et al., 2017].

Среди десятиногих раков преобладали два вида: *A. nitescens* (семейство Alpheidae Rafinesque, 1815) и *P. bluteli* (семейство Porcellanidae Haworth, 1825). *A. nitescens* обитает в северо-западной Атлантике от Норвегии до Западной Африки, в Средиземном и Чёрном морях. В районе г. Севастополь *A. nitescens* отмечен с начала прошлого века и является часто встречающимся видом, а также составной частью биоценоза скал и ракушечника в северо-западной части Чёрного моря [Зернов, 1913]. Обычно встречается на глубинах до 20–25 м в друзах мидий, среди прибрежных макрофитов, под камнями на песке, реже на заиленных грунтах. *P. bluteli* встречается в умеренных водах северо-восточной Атлантики, а также в морях Средиземноморского бассейна и в Чёрном море. Обитает в прибрежной зоне среди обрастаний на кам-

нях и скалах, на мидиевых биоценозах, под камнями и в зоне ракушечника до глубины 40 м [Кобякова, Долгопольская, 1969].

Лидерами среди разноногих раков (Amphipoda) стали также два вида: *M. acherusicum* (семейство Corophiidae Leach, 1814) и вид-вселенец в Чёрное море *S. cf. tergestina* (семейство Stenothoidae Boeck, 1871). *M. acherusicum* -- обычный вид в сообществах перифитона и бентоса, у берегов Крыма широко распространен [Гринцов, 2022].

Помимо вышеперечисленных таксонов отмечены Tanaidacea, Pantopoda, Gastropoda, включающие по одному или по несколько видов. Хотя число видов в этих таксонах мало, количественно они достигали максимальных значений плотности поселений (см. табл.), что указывает на благоприятную среду для их обитания в данной ассоциации.

Как правило, в надвидовых формированиях (ассоциациях, сообществах) по плотности поселений преобладают немногие виды, тогда как подавляющее большинство видов значительно уступает лидерам и доминантам [Алещенко и др., 2002], что мы и наблюдали в наших исследованиях. При этом два вида-вселенца для Чёрного моря из отряда Amphipoda успешно освоили данную среду обитания. Один из них (*S. cf. tergestina*) стал лидером по максимальной плотности поселений не только среди этой группы, но и в целом среди всех представителей макрозообентоса, зарегистрированных в данной ассоциации. Рассмотрим подробнее популяционные показатели этих двух видов.

В водах Чёрного моря *S. cf. tergestina* отмечен впервые в 2018 г. [Гринцов, 2023]. Для данного вида зарегистрировано наибольшее значение плотности поселений из всех видов беспозвоночных – 16 631 экз/кг мшанки *C. cf. bertholletii* (см. табл.), что свидетельствует об успешном освоении видом данной консорции.

Представитель морских козочек семейства Caprellidae Leach, 1814, – *C. cf. equilibra* впервые зарегистрирован с 2018 г. на различных конструкциях носителей морской фермы [Grintsov, 2021; Гринцов, 2023]. При этом максимальная плотность поселений *C. cf.*

equilibra в данной ассоциации (4805 экз/кг) существенно выше, чем у большинства видов, что также свидетельствует об успешном освоении консорции данным видом.

Для анализа популяций двух доминирующих амфипод вселенцев в консорции мшанки было рассчитано соотношение полов. В поселениях *S. cf. tergestina* преобладали самки. Они составляли 65% от всех проанализированных взрослых особей, поддающихся половой идентификации. Самцы составляли соответственно 35% взрослых особей. Результаты анализа соотношения полов в тотальной пробе, включающей 50 колоний, практически такие же: доля самок составляла 62%, самцов – 38%. Соотношение самцов и самок другого вида – *C. cf. equilibra* в сборной пробе из 51 пробы практически равно: самок 51%, самцов 49%. Вероятно, существуют факторы, влияющие на распределение самцов и самок, амфипод на колониях *C. cf. bertholletii*. В наших исследованиях показано, что соотношение самцов и самок близко к стабильному (1:1), что подтверждает устойчивое состояние популяции.

Таким образом, специфические условия внутри устричных садков (защищённость от крупных хищников и удалённость от зоны прибоя и поверхности воды) создают благоприятную среду для развития колониальных организмов, таких как мшанка *C. cf. bertholletii*. Сформировавшаяся ассоциация консортного типа является местом обитания многих гидробионтов как аборигенных, так и видов-вселенцев. Подтверждением тому является регистрация в консорции мшанки *C. cf. bertholletii* четырёх видов беспозвоночных, недавно вселившихся в Чёрное море: *A. kagoshimensis*; *C. cf. equilibra*; *H. dianthus*; *S. cf. tergestina*. Один из них (*C. cf. equilibra*) стал массовым, а другой (*S. cf. tergestina*) – доминирующим по плотности поселений, что свидетельствует об успешном освоении этими видами-вселенцами данной среды обитания.

Заключение

В ассоциации консортного типа со средообразующим видом *C. cf. bertholletii* (Bryozoa) зарегистрировано 38 видов беспозвоночных,

из них 4 вида недавно вселившихся в Чёрное море: *A. kagoshimensis*; *C. cf. equilibra*; *H. dianthus*; *S. cf. tergestina*. Вид *C. cf. equilibra* (Amphipoda) стал массовым, а *S. cf. tergestina* (Amphipoda) – доминирующим по плотности поселений, что ранее не было отмечено ни в одном из сообществ Чёрного моря.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам: «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» регистрационный номер 124022400152-1; «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения», регистрационный номер 124022400148-4.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература

- Алещенко Г.М., Дьяконов К.Н., Криволуцкий Д.А., Котова Т.В., Лебедева Н.В., Максимов В.Н., Огуреева Г.Н., Пузаченко Ю.Г., Смуров А.В., Тикунов В.С. География и мониторинг биоразнообразия / под ред. Н.С. Касимова, Е.П. Романовой, А.А. Тишкова. М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. 432 с.
- Болтачева Н.А. Лисицкая Е.В., Лебедовская М.В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10, № 2. С. 34–38.
- Брайко В.Д. Класс мшанки – Bryozoa // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1968. Т. 1. С. 406–418.
- Брайко В.Д. Обрастание в Чёрном море. Киев: Наукова думка, 1985. 123 с.
- Грезе И.И. Бокоплавы. (Общая характеристика, Gammaridea (морские), Caprellidea). Киев: Наукова думка, 1985. 172 с. (Фауна Украины: в 40 т. Т. 26: Высшие ракообразные. Вып. 5). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1471>
- Гринцов В.А. Роль искусственных субстратов в сохранении биоразнообразия прибрежной зоны Чёрного моря // Экологические аспекты защиты техники и материалов. Теория и практика натурных испытаний: мат. 2-й Всероссийской науч.-практ. конф., Адлер, 27–29 апр. 1998 г. М.: Изд-во Института проблем

- экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2000. Ч. 2. С. 20–24.
- Гринцов В.А. Амфиподы Чёрного моря: иллюстрированный атлас-определитель / ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН». Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2022. 476 с.
- Гринцов В.А. О первой находке в Чёрном море *Stenothoe cf. tergestina* (Nebeski 1881) (Crustacea, Amphipoda, Stenothoidae) // Зоологический журнал. 2023. Т. 102, № 8. С. 871–875. <https://doi.org/10.31857/S0044513423070048>
- Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // Зап. Императ. акад. наук. 1913. 32, № 1. 162 с.
- Киселёва М.И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1981. 166 с.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных биоценозов у берегов Кавказа. Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с.
- Кобякова З.И., Долгопольская М.А. Отряд десятиногие // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 269–307.
- Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1979. 228 с.
- Ревков Н.К., Живоглядова Л.А. Особенности освоения анадарой Азово-Черноморского бассейна // *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): функциональные аспекты инвазии в Азово-Черноморский регион / отв. ред.: А.А. Солдатов, Н.К. Ревков; Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. Севастополь; Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2025. Гл. 2. С. 16–25.
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V., Podzorova D.V. Distribution of alien polychaetes in biotopes of the northern part of the Black Sea // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12, no. 1. pp. 11–26. <https://doi.org/10.1134/S2075111721010033>
- Grintsov V., Sezgin M. Manual for Identification of Amphipoda from The Black Sea. Sevastopol: Digit Print, 2011. 151 p.
- Grintsov V.A. First finding of *Caprella cf. equilibra* Say, 1818 (Amphipoda, Caprelliidae) in coastal zone southwest of Crimea (Black Sea) // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2021. No. 4 (20). С. 3–9. <https://doi.org/10.21072/eco.2021.20.01>
- Sun Y., Wong E., Keppel E., Williamson J.E., Kupriyanova E.K. A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding // Marine Biology. 2017. 164:28. DOI 10.1007/s00227-016-3058-9.

ALIEN SPECIES IN THE ASSOCIATION OF THE CONSORT TYPE *CRADOSCRUPOCELLARIA* CF. *BERTHOLLETTII* (AUDOUIN, 1826) (CANDIDAE, BRYOZOA)

© 2025 Grintsov V.A.*, Timofeev V.A.***, Lisitskaya E.V.***

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol
e-mail: *vgrintsov@gmail.com; **tamplier74@mail.ru; ***e.lisitskaya@gmail.com

In the summer and autumn period of 2024, an association of consort type with not typical for the Black Sea the environment-forming species *Cradoscrupocellaria* cf. *bertholletii* (Audouin, 1826) (Bryozoa) was studied on an oyster farm near Sevastopol. Macrophytes were not found in the association. Thirty eight macrozoobenthos species belonging to Polychaeta, Decapoda, Amphipoda, Bivalvia, Gastropoda, Tanaidacea, and Pantopoda have been recorded. Four species that are invasive to the Black Sea: *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906); *Stenothoe* cf. *tergestina*; *Caprella* cf. *equilibra*; *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) have been discovered. *Caprella* cf. *equilibra* was an abundant species, *Stenothoe* cf. *tergestina* was the dominant one. Analysis of the sexual structure of the populations showed the predominance of females *Stenothoe* cf. *tergestina*. The ratio of males and females of *Caprella* cf. *equilibra* was 1:1, which confirms the stable state of the population of this species. The polychaetes-invaders of *Hydroides dianthus* have been found in colonies of bryozoans attached to the shells of mollusks.

Keywords: alien species, macrozoobenthos, Amphipoda, oyster farm, the Black Sea.

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА *CRANGON CRANGON* (DECAPODA, CRANGONIDAE) В ТАГАНРОГСКИЙ ЗАЛИВ (АЗОВСКОЕ МОРЕ)

© 2025 Гуськов Г.Е.*, Шохин И.В.**

Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН,
пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону, 344006 Россия
e-mail: *gleb_guskov@mail.ru; **ishohin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2025. После доработки 29.06.2025. Принята к публикации 10.08.2025

Осолонение и повышение температуры воды Азовского моря и непосредственно Таганрогского залива за последние годы привело к распространению в этом бассейне новых для региона видов. В конце мая 2024 г. в западной части залива, недалеко от г. Мариуполь (46°54'11» с. ш. 37°47'12» в. д.), в улове ловушечного вентеря на глубине 7.5 м при солёности у дна 13.6‰ была обнаружена серая песчаная креветка *Crangon crangon* (Linnaeus 1758). Ранее в северной части Азовского моря и в Таганрогском заливе эти креветки не встречались. Данный вид, единственный из семейства Crangonidae зарегистрированный в Азовском море, обитает исторически в Керченском проливе и в южной части Азовского моря. Можно предположить, что из-за изменений условий среды произошёл сдвиг ареала песчаной креветки на север Азовского моря с проникновением в Таганрогский залив.

Ключевые слова: ракообразные, Crangonidae, серая песчаная креветка, *Crangon crangon*, осолонение, Азовское море, Таганрогский залив.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-064-068

Ареалом серой песчаной креветки *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) является северный шельф Атлантического океана. На западе ареал вида простирается от побережья Марокко до Белого моря на севере России. *C. crangon* населяет Балтийское, Средиземное, Чёрное моря [Campos et al., 2009]. В Азовском море *C. crangon* отмечен в Керченском проливе и южной части Азовского моря [Мордухай-Болтовской, 1960; Кулиш, Левинцова, 2019].

Считается, что восточная средиземноморская популяция серой песчаной креветки самая древняя, и в период позднего плейстоцена эта популяция стала источником распространения данного вида в восточной части Атлантического океана [Luttikhuisen et al., 2008].

Взрослые особи обитают на дне, предпочитая прибрежные зоны и лиманы, выбирая отмели с солоноватой водой. Они обычно многочисленны и оказывают влияние на экосистемы, в которых обитают [Campos et al., 2009].

Длина взрослых особей варьирует от 30 до 50 мм, иногда они могут достигать 90 мм

[Fish et al., 2011]. Креветка обладает маскировочной окраской, которая имитирует цвет песчаного дна, и может изменяться в зависимости от окружающей среды [Определитель фауны..., 1969; Макаров, 2004, с. 158–160]. Питаются креветки преимущественно ночью, днём зарываются в песок, прячась от хищников [Буруковский, 2022]. Основными врагами являются водоплавающие птицы и некоторые виды рыб [Макаров, 2004, с. 185]. Половая зрелость у самок наступает при длине тела от 22 до 43 мм, у самцов – от 30 до 55 мм. В период между окончанием метаморфоза и первым размножением у песчаной креветки проходит 20–25 линек [Meixner, 1969; Campos, van der Veer, 2008].

Исследования показали, что при температуре 3–4 °C оптимальная солёность для креветок этого вида составляет 34‰, и в холодные зимние месяцы песчаные креветки концентрируются в Средиземном море в водах с солёностью 34,7‰, а с повышением температуры летом оптимальной для них становилась солёность 30–20‰ и ниже. Это также подтверждается данными о промыс-

ле креветок в Средиземном море [Макаров, 2004, с. 177]. Личинки предпочитают полига- линную зону и не встречаются при солёности воды ниже 10‰. Их численность достигает максимума летом, зимой они не встречаются, данные приведены для Северного моря [Макаров, 2004, с. 264].

Серая песчаная креветка относится к ви- дам с коротким жизненным циклом. Продол- жительность жизни составляет до трёх лет. Она обладает высокой репродуктивной спо- собностью, которая выражается в растянутом нерестовом периоде с возможностью форми- рования потомства (до трёх раз) и высокой абсолютной плодовитостью не менее 1,1 ты- сячи яиц на один грамм массы тела самки [Кулиш, Кузнецова, 2022б]. Предполагается, что в неблагоприятных условиях, вызванных заморными явлениями, популяции восполня- ют свою численность путём увеличения пло- довитости [Макаров, 2004]. В тёплое время года особи рассредоточены по акватории, но могут образовывать скопления из однораз- мерных особей [Кулиш, Кузнецова, 2022б].

Данный вид креветок имеет высокое про- мысловое значение. Серая песчаная кревет- ка входит в пятёрку самых ценных промыс- ловых видов в некоторых странах Западной Европы. Этот факт служит основанием для разработки стратегии развития её промысла в Азовско-Черноморском бассейне [Кулиш, Кузнецова, 2022а, б].

В акватории Керченского пролива в 2014–2018 гг. отмечено, что *C. crangon* распро- странён по всей акватории пролива. Взрослых особей находили в Керченской бухте, Та- манском заливе возле мыса Тузла, а также в юго-западной части пролива рядом с озером Балчи-коль (Солёное) [Кулиш, Левинцова, 2019].

В юго-западной части Азовского моря в 2016–2017 гг. зарегистрировано 46 видов, из них 12 видов Crustacea, однако за это время исследований серая песчаная креветка в уло- вах не была обнаружена [Болтачева и др., 2022].

В данной публикации приводятся сведе- ния о новых местах находок серой песчаной креветки в Азовском море и Таганрогском за- ливе.

Материал и методика

Работы «По определению солёности и распределению бентоса в Азовском море и Таганрогском заливе» проходили в период с 20 по 30 мая 2024 г. на научно-исследова- тельском судне Южного научного центра РАН ПТР «Денеб». Основное оборудова- ние и приборы: CTD-зонд SEACAT SBE 19, зонд Aanderaa, зонд SBE-21, сеть Апштей- на, сеть ИКС 80, дночерпатель Ван Виина, ловушечный вентерь 1,5 м, ячей 8 мм, Глу- бину проведения работ определяли по эхо- лоту Furuno FCV 1200L. Местоположение станций регистрировали по спутникам GPS, ГЛОНАСС, Галилео, QZSS, Бейдоу, SBAS. Данные о температуре и солёности воды по- лучены с указанных зондов в местах лова. Для работы применяли световые микроскопы «МБС-9» и «Микмед-5». Фотографии выпол- нены смарт камерой Sony IMX686 с матрицей Quad Bayer 1/17” и цифровым микроскопом MS4.

Результаты и осуждение

При проведении комплексной экспедиции по Азовскому морю юго-восточней г. Мариу- поль, координаты: 46°54'11" с. ш. 37°47'12" в. д., 21 мая 2024 г. в улове ловушечного вентера среди 30 особей травяной креветки *Palaemon adspersus* Rathke, 1836 была обна- ружена лишь одна особь песчаной креветки. *C. crangon* легко отличается от других, оби- тающих в Азовском море креветок коротким рострумом и «пояском» чёрного цвета на третьем сегменте абдомена (рис. 1) [Макаров, 2004, Определитель, 1969].

Пойманный экземпляр оказался яйценос- ной самкой и имел общую длину (*Lt*) 70 мм. Глубина в месте обнаружения креветки со- ставляла 7.5 м. Температура поверхностных вод была +19 °С, а у дна +17,3 °С. Солёность поверхностных вод составляла 13,3‰, а у дна – 13,6‰. Согласно нашим данным, этот вид креветок ранее не встречался в водах Таган- рогского залива.

У Керченского пролива 23 мая 2024 г. серая песчаная креветка нами отмечена не была, хотя эти места обычны для данного вида. Позднее, 26 мая 2024 г., также в улове

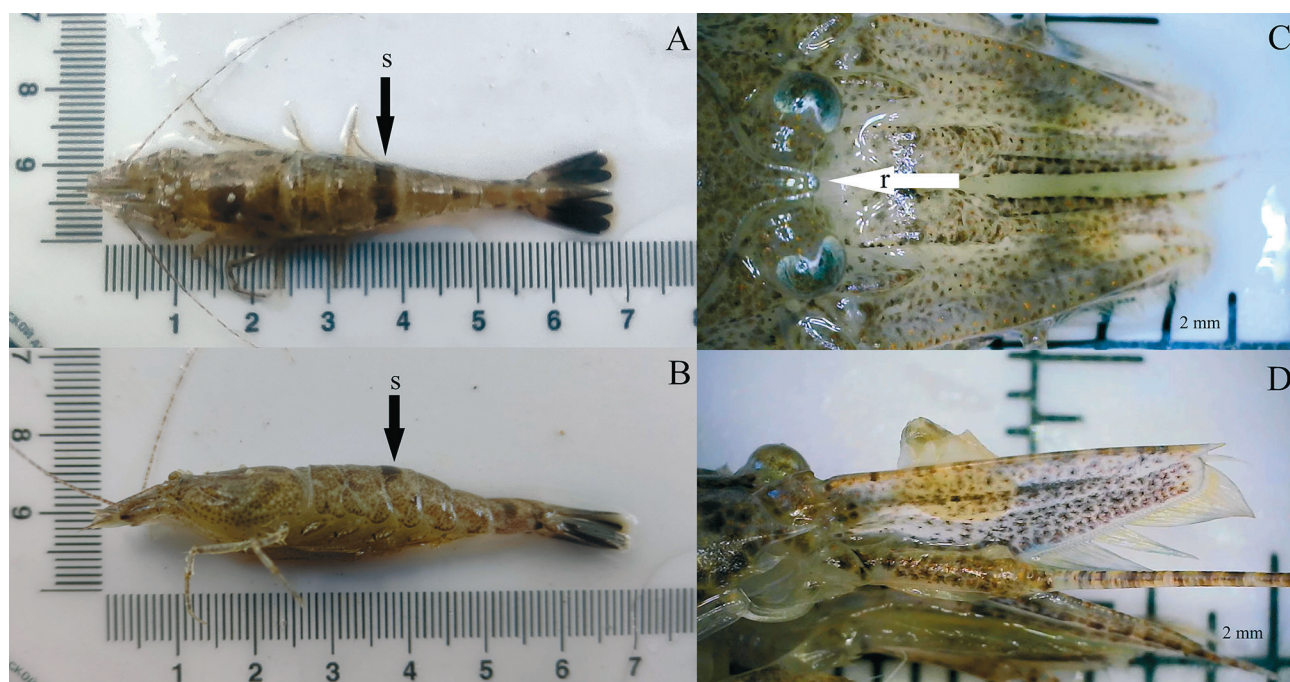


Рис. 1. Серая песчаная креветка *C. crangon*, западная часть Таганрогского залива, 21 мая 2024 г.: А – вид сверху; В – вид сбоку (s – «поясок» чёрного цвета на третьем сегменте абдомена); С – вид головного отдела сверху (r – рострум); D – вид головного отдела сбоку (фото Г.Е. Гуськова).

ловушечного вентера в юго-западной части Азовского моря у мыса Казантип за ночь было поймано 16 экземпляров песчаной креветки и 21 – травяной креветки.

В северо-западной части Азовского моря (46°13'16" с. ш. 35°40'0" в. д.), 28,8 км юго-восточней Молочного лимана, 27 мая 2024 г. на глубине 11 м в дневном улове были обнаружены 15 особей травяной и 4 – серой песчаной креветки. Последними оказались два самца и две яйценосные самки. Температура в месте данной находки составляла +17.5 °С, солёность – 14.21‰ у поверхности и 14.15‰ у дна. Размеры особей песчаной креветки (*Lt*) варьировали от 50 до 63 мм.

Юго-восточней Обиточной косы в 19 км (46°20'16" с. ш. 36°16'24" в. д.) 28 мая 2024 г. на глубине 11.5 м за ночь пойман один экземпляр серой песчаной креветки длиной (*Lt*) 63 мм (яйценосная самка), 3 голландских краба *Rhithropanopeus harrisii* (Gould 1841) и 15 травяных креветок. Температура воды на поверхности и у дна в месте находки была +17.5 °С, солёность – 14.44‰ по всей толще.

Юго-западной Белосарайской косы на удалении 18.3 км (46°43'17" с. ш. 37°11'5" в. д.) 29 мая 2024 г. за ночь в улове ловушки на глубине 6 м оказалось 8 экземпляров травяных

креветок, 2 – голландского краба и 3 – песчаной креветки размером (*Lt*) 53, 58 и 64 мм соответственно.

По нашим данным, первый подтверждённый случай встречи *C. crangon* у северного берега Азовского моря произошёл 20 июля 2021 г. у села Урзуф Донецкой области между Бердянской и Балосарайской косами.

Закключение

За последние годы из-за потепления климата и малоснежных зим зафиксировано сокращение стока воды из р. Дон в Азовское море, что привело к повышению солёности как в море, так и в Таганрогском заливе. В период проведения данных работ солёность воды варьировала от 0.7‰ в устье р. Дон и в восточной части Таганрогского залива до 12.8‰ на поверхности и 13.8‰ у дна в его западной части. После находки *C. crangon* в мае 2024 г. в западной части залива (46°54'11" с. ш. 37°47'12" в. д.) можно предположить, что произошло расширение ареала серой песчаной креветки на север в результате осолонения Азовского моря и Таганрогского залива. Таким образом, можно утверждать, что песчаная креветка в настоящее время встречается вдоль всего северного побережья Азовского

моря от косы Бирючий остров на северо-западе до западной части Таганрогского залива включительно.

Благодарности

Выражаем признательность М.В. Набоженко за помощь в определении вида.

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН № 125011200145-8, Г.Е. Гуськов; (№ 122011900153-9, И.В. Шохин).

Литература

- Болтачева Н.А., Ревков Н.К., Надольный А.А., Аннинская И.Н. Донная фауна юго-западной части Азовского моря. Таксономический состав и биоценологическая организация макрозообентоса в 2016–2017 гг. // Морской биологический журнал. 2022. Т. 7, вып. 2. С. 3–22. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.01>
- Буруковский Р.Н. Биологическая характеристика и питание креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) у полуострова Киндо (Белое море, июль–август 2006–2007 гг.) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, вып. 1. С. 14–22. DOI: 10.31857/S0044513422010032
- Кулиш А.В., Левинцова Д.М. Фауна десятиногих ракообразных (Decapoda Latreille, 1802) акватории керченского пролива (Азовское море): ретроспектива изучения и современный состав // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, вып. 1. С. 53–78.
- Кулиш А.В., Кузнецова В.А. Анализ технических условий промыслового использования серой песчаной креветки *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) в северо-западной Европе // Наука, образование, молодежь: горизонты развития. Материалы II Национальной научно-практической конференции. 2022а. Керчь. С. 109–106.
- Кулиш А.В., Кузнецова В.А. Перспективы промыслового использования серой песчаной креветки *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) в Азовском и северо-восточной части Чёрного морей // Материалы пула научно-практических конференций: III Национальной научно-практической конференции с международным участием, VI Международной научно-практической конференции, III Международной научно-практической конференции и Научно-практической конференции с международным участием. 2022б. Керчь. С. 303–307.
- Макаров Ю.Н. Десятиногие ракообразные // Фауна Украины. Т. 26, вып. 1–2. Киев: Наукова думка, 2004. 427 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря // Зоологический журнал. 1960. Т. 39, вып. 10. С. 1454–1466.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Т. 2: Ракообразные. Киев: Наукова думка, 1969. 536 с.
- Campos J., Pedrosa C., Rodrigues J., Santos S., Johanses I.J., Witte P.S., van der Veer H.W. Population zoogeography of brown shrimp *Crangon crangon* along its distributional range based on morphometric characters // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2009. Vol. 89, No 3. P. 499–507. doi:10.1017/S0025315408002312
- Campos J., van der Veer H.W. Autecology of *Crangon crangon* (L.) with an emphasis on latitudinal trends // R.N. Gibson, R.J.A. Atkinson & J.D.M. Gordon. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. CRC Press. 2008. Vol. 46. P. 65–104. doi: 10.1201/9781420065756.ch3
- Fish J.D., Fish S. A Student's Guide to the Seashore. 3rd Edition. Cambridge University Press. 2011. 573 p.
- Luttikhuisen P.C., Campos J., Bleijswijk Jv., Peijnenburg K.T., van der Veer H.W. Phylogeography of the common shrimp, *Crangon crangon* (L.) across its distribution range // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. Vol. 46, No 3. P. 1015–1030. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.11.011>
- Meixner R. Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L.) bei Einzelaufzucht // Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. 1969. Vol. 20, No 2. P. 63–65.

FIRST RECORD OF *CRANGON CRANGON* (DECAPODA, CRAN-GONIDAE) IN THE TAGANROG BAY

Guskov G.E.*, Shokhin I.V.**

Federal Research Center Southern Scientific Center RAS, 41 Chekhov Ave., Rostov-on-Don, 344006 Russia
e-mail: *gleb_guskov@mail.ru; **ishohin@mail.ru

Salinization and an increase in the temperature of the waters of the Sea of Azov and the Taganrog Bay itself in recent years have led to the spread of adventitious species in this basin. At the end of May 2024, in the eastern part of the bay, not far from the city of Mariupol (46°54'11" n. 37°47'12" e.d.), a *Crangon crangon* (Linnaeus 1758) was found in the catch of a trap venter at a depth of 7.5 m at a salinity of 13.6‰ at the bottom. Previously, these shrimps had not been found in the northern part of the Sea of Azov and in the Taganrog Bay. This species, the only one from the Crangonidae family recorded in the Black Sea, lives in the Kerch Strait and in the southern part of the Sea of Azov. It can be assumed that due to changes in environmental conditions, the range of the shrimp shifted to the north of the Sea of Azov with penetration into the western part of the Taganrog Bay.

Keywords: Crustaceans, Crangonidae, *Crangon crangon*, salinization, Sea of Azov, Taganrog Bay.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ТРАНСФОРМАЦИИ ФАУНЫ ДОЛГОНОСИКООБРАЗНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ (НА ПРИМЕРЕ г. ИЖЕВСК)

© 2025 Дедюхин С.В.

Федеральное государственное образовательное учреждение высшего образования
«Удмуртский государственный университет», Ижевск, 426034, ул. Университетская, 1/1
e-mail: ded@udsu.ru

Поступила в редакцию 20.01.2025. После доработки 29.06.2025. Принята к публикации 10.08.2025

На основе исследований 1995–2024 гг. установлен высокий уровень видового богатства (310 видов из 4 семейств; 60% фауны Удмуртии) и проведён многосторонний анализ фауны долгоносикообразных жуков (Curculionoidea) г. Ижевск, крупного промышленного города, расположенного на востоке европейской части России. Сравнение комплексов долгоносиков экологических зон города и типов биотопов, различающихся степенью урбанизации, позволило выявить основные тенденции трансформации фауны в городской среде. Показано, что в селитебной зоне, при условии высокой мозаичности среды и сохранении остаточных природных биотопов, видовое богатство долгоносикообразных жуков не ниже, чем в зелёной зоне города, но состав и структура (ареалогическая и экологическая) имеют существенные отличия. Резкое обеднение и кардинальная трансформация структуры фауны (преобладание рудеральных и эврибионтных видов, заметная доля видов степного происхождения) наблюдаются в районах городской застройки. Качественные изменения фауны при урбанизации проявляются также в появлении в ней значительной группы адвентивных видов (37; 12% фауны). Большая часть из них – ближние вселенцы, проникшие в город вслед за сорно-рудеральной растительностью из долин крупных рек юга республики или лесостепной зоны Заволжья. Основной вектор инвазии – саморасселение по антропогенно трансформированным биотопам. Непреднамеренный завоз из отдалённых регионов с посадочным материалом или грунтом можно предполагать для четырёх видов долгоносиков (*Otiorhynchus smreczynskii*, *Polydrusus formosus*, *Exomias pellucidus*, *Pholicodes* sp.).

Ключевые слова: Coleoptera, Curculionoidea, долгоносикообразные жуки, Ижевск, Предуралье, городская фауна, адвентивные виды.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-069-086

Введение

Городская (урбанистическая) среда – особая и сравнительно новая среда обитания живых организмов, в том числе и насекомых. Она характеризуется сложной мозаичностью, динамичностью и большим разнообразием биотопов: от сильно трансформированных (урбанизированных, рудеральных, сегетальных) местообитаний до значительной степени сохранённых природных биотопов зелёной зоны города. Специфическими для города типами биотопов являются многоэтажные строения и прилегающие к ним территории, а также городские парки и скверы, ботанические сады. При этом аборигенное ядро фауны в основном концентрируется в сохранившихся природных и псевдоприрод-

ных биоценозах. В районах плотной застройки преобладают экологически пластичные виды открытых пространств, не свойственные лесным экосистемам, в зданиях – облигатные синантропы. Антропогенная трансформация биоты в городах проявляется, в частности, в концентрации здесь популяций адвентивных (чужеродных) видов. Благодаря разнообразию и специфике местообитаний в городской черте, часто наблюдаются высокий уровень видового богатства насекомых (в том числе и жуков-долгоносиков) и значительные отличия состава и структуры городских фаун от фаун соответствующих природных ландшафтов [Cholevicka, 1981; Клауснитцер, 1990; Дедюхин, 2006, 2019б; Арзанов, Черединых, 2018].

Город Ижевск – столица Удмуртской Республики, крупный промышленный, транспортный и культурный центр региона, расположен в центральной её части, в междуречье Камы и Вятки и на границе северной и южной подзон зоны хвойно-широколиственных лесов (подтайги) востока Русской равнины [Ильминских, 1998; Шадрин, 1999]. Численность населения Ижевска, постоянно проживающего в городе, составляет около 620 тыс. человек. Площадь городской черты – 315,15 км² (включая акваторию Ижевского пруда). Географические координаты центральной части Ижевска – 56.85° с. ш., 53.20° в. д. Территория в рамках черты города делится примерно поровну на районы застройки (селитебная зона в широком смысле, включая промышленную) и зелёную (рекреационную) зону. Собственно селитебная зона включает в себя жилые районы различных строительных типов: зоны многоэтажной (около 16.50 км²) и индивидуальной (около 24.40 км²) застройки, а также массивы садово-дачных участков. Большие площади занимают производственная зона и зоны транспортной и инженерной инфраструктур (32.25 км²). К рекреационной зоне города относятся городские леса и лесопарки (включая комплексный заказник «Верховье Ижевского пруда») (около 80.00 км²), зелёные насаждения общего пользования (парки отдыха, скверы, бульвары) (4.17 км²) [Ижевск..., 2025].

Долгоносикообразные жуки (Curculionidae) характеризуются высоким уровнем разнообразия как в природных, так и в антропогенно изменённых ландшафтах, при этом большое число видов этого надсемейства трофически связано с растениями-ценофобами [Коротяев, 2012]. Поэтому они могут служить одной из модельных групп при изучении закономерностей трансформации экосистем, в том числе при урбанизации среды. Работы подобного рода широкое распространение получили в зарубежных странах [Cholevicka, 1981; Клауснитцер, 1990; Bayer, Winkelmann, 2005; Germann et al., 2008]. В России долгоносики в городах, как правило, изучались в связи с завозом адвентивных видов и их последующей инвазией [Коротяев и др., 2015, 2018; Забалуев, 2023; Дедюхин,

Плакхина, 2024а, 2024б], либо исследования ограничивались описанием комплексов долгоносикообразных жуков в городских зелёных насаждениях или в ботанических садах [Томилова, 1962; Кривец, 2002, Богачева и др., 2009; Дедюхин, 2010]. Специальные работы, посвящённые многостороннему анализу городской фауны этой группы, в нашей стране очень редки. Единственное исключение составляет работа, в которой детально изучен и проанализирован состав фауны надсемейства Curculionoidea, г. Ростов-на-Дону [Арзанов, Чередников, 2018].

Сведения о видовом составе долгоносикообразных жуков Ижевска можно почерпнуть в ряде публикаций [Дедюхин, 2006, 2010, 2012, 2014, 2019а, 2019б, 2019в]. В них для города (включая леса зелёной зоны и Учебный ботанический сад УдГУ) в общей сложности указано 219 видов. За последние годы был собран новый обширный материал в разных частях и экологических зонах города, а также детально обработаны сборы предыдущих лет, что позволило существенно дополнить общий список долгоносикообразных жуков города и уточнить состав чужеродных видов.

Цель данной работы – на основе результатов многолетних исследований впервые провести разносторонний анализ фауны долгоносикообразных жуков г. Ижевск в целом (и адвентивного компонента, в частности), установить закономерности пространственной дифференциации фауны в черте города и оценить степень её трансформации.

Материал и методы

Материалы для настоящей работы получены в ходе комплексного изучения жуков-фитофагов г. Ижевск (в рамках изучения фауны этих групп Удмуртии и Вятско-Камского региона в целом) в течение последних 30 лет (1995–2024 гг.). В качестве основных методов применялись энтомологическое кошение и сбор жуков непосредственно с кормовых растений (ручным способом либо отряхиванием имаго в сачок). Кроме того, проводился визуальный учёт специфических повреждений, оставляемых жуками-фитофагами на растениях, а также сбор преимагинальных стадий с последующим выведением жуков на кор-

мовых растениях в лабораторных условиях. Ограниченно использовались также линии почвенных банок-ловушек, а также разбор лесной подстилки на пологе.

Исследованиями был охвачен широкий спектр биотопов во всех административных районах и экологических зонах города. Стационарные многолетние сборы проведены на трёх участках с разной степенью урбанистической нагрузки (рис. 1).

Помимо оригинальных данных, использовались также немногие сохранившиеся на ватных матрасиках материалы, собранные на территории Ижевска студентами Удмуртского государственного педагогического института (сейчас Удмуртский государственный университет) в начале 70-х гг. XX в. под руководством канд. биол. наук В.И. Рощиненко.

Общий объём изученного материала составил около 20 тыс. экземпляров. Все сборы хранятся в коллекции автора.

Анализ пространственного распределения фауны осуществлялся в градиенте возрастания урбанистической нагрузки от периферии к центру города согласно подходу, предложенному Б. Клауснитцером [1990]. В качестве основных сравниваемых единиц при анализе трансформации структуры фауны в городской среде были взяты выборки (парциальные фауны) двух основных экологических зон города: урбанизированной, или селитебной, зоны в широком смысле (в той или иной степени застроенной, включая многоэтажную застройку, транспортные зоны, садово-дачные участки, ботанический сад, парки отдыха, а также остаточные участки лесов, окружённые городской застройкой) и зелёной зоны, в которой преобладают леса и лесопарки рекреационного и водоохранного назначения, а застройка представлена в виде отдельных баз отдыха и детских лагерей. К этой же зоне относится ООПТ «Верховья Ижевского пруда», где во многом сохранились комплексы, характерные для долины р. Иж до затопления водами водохранилища большей части её поймы на территории города. В целом, фауну зелёной зоны мы рассматриваем как контрольную, во многом отражающую состав первичной (аборигенной) фауны этой территории, а фауну селитебной

зоны – как фауну, складывающуюся в условиях городской среды.

Для сравнения видового состава долгоносикообразных жуков разных экологических зон и типов биотопов города использовался коэффициент Жаккара [Jaccard, 1901]. Номенклатура видов и общие данные об их распространении приняты по новой версии «Каталога долгоносикообразных жуков Палеарктики» [Alonso-Zarazaga et al., 2024]. Уточнение ареалов в пределах европейской части России проводилось по ряду других источников [Исаев, 2007; Дедюхин, 2012; Дедюхин, Плакхина, 2024а; Забалуев и др., 2019; Заба-

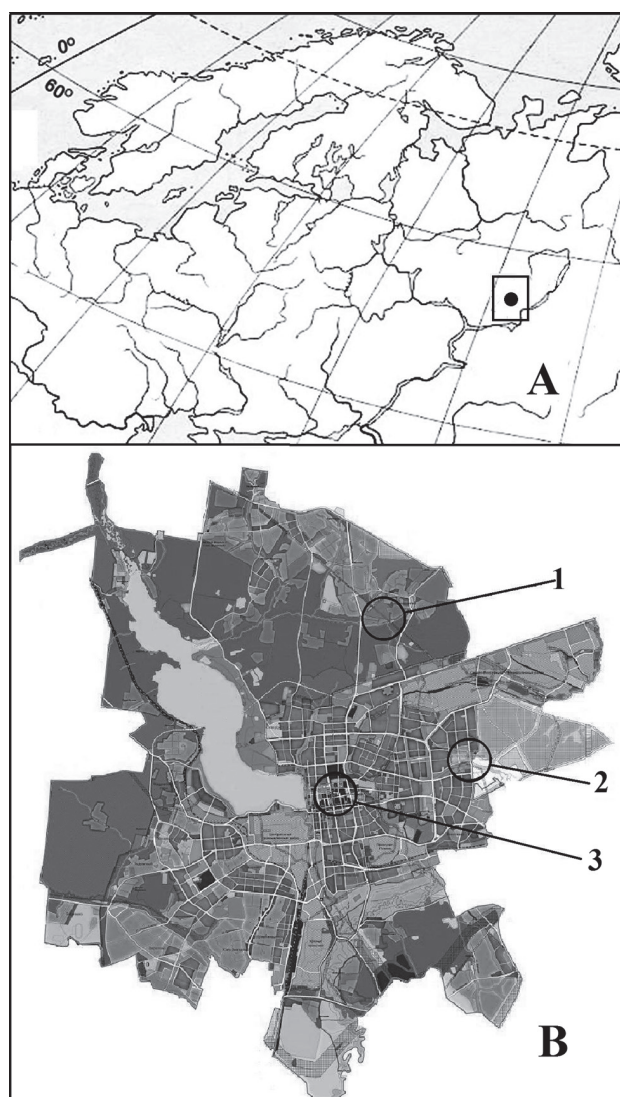


Рис. 1. Географическое положение Ижевска (А) и места стационарных исследований в черте города с разной степенью урбанистической нагрузки (В): 1 – ботанический сад УдГУ и окрестные лесные и луговые участки зелёной зоны; 2 – лесопарк в долине р. Чемошурка, окружённый многоэтажной застройкой и полями; 3 – исторический центр города.

луев, 2025]. При выделении ареалогических комплексов использован принцип построения схем ареалов по К.Б. Городкову [1984].

Результаты и их обсуждение

Видовое богатство фауны. Всего в черте г. Ижевск (включая лесные массивы зелёной зоны и верховье Ижевского пруда) зарегистрировано 310 видов надсемейства Curculionoidea (без учёта Scolytinae из Curculionidae), что составляет свыше половины (60.3%) фауны республики (к настоящему времени в Удмуртии известно 514 видов долгоносикообразных жуков). Показательно, что флора Ижевска также включает около 60% видов флоры республики [Ильминских и др., 1998].

Таким образом, уровень видового богатства этой группы в городской черте Ижевска может считаться высоким. Известно, что локальные фауны долгоносиков городов могут быть очень богатыми. Например, фауна Берлина насчитывает более 540 видов этого надсемейства [Bayer, Winkelmann, 2005]. Для Варшавы приведено 346 видов [Cholewicka, 1981]. Практически столько же видов отмечено в Ростове-на-Дону (347 из пяти семейств) [Арзанов, Чередников, 2018].

Причинами, обусловившими большое разнообразие долгоносиков в Ижевске, являются высокая мозаичность среды и, как следствие, широкий спектр часто контрастных по экологически условиям биотопов; богатство городской флоры (включая обширные комплексы рудеральных, культивируемых растений и интродуцентов); наличие слабонарушенных лесных массивов зелёной зоны города, являющихся резерватами природного разнообразия флоры и фауны, а также околородных и заболоченных сообществ верховьев Ижевского пруда, пойм р. Позимь и малых рек, протекающих в городе; расположение территории города на значимом ландшафтно-зональном рубеже (границе двух подзон подтайги), что определило исторически сложившуюся разную степень освоённости южной и северной частей города.

Распределение видового богатства надсемейства Curculionoidea Ижевска по семействам следующее: Curculionidae (241 вид; 78.5% состава фауны), Brentidae (52 вида;

16.9%), Attelabidae (12 видов; 3.9%), Anthribidae (5 видов; 1.6%). Интересно, что таксономическая структура фауны и доля, приходящиеся на конкретные семейства, практически полностью соответствуют установленным для региональной фауны Вятско-Камского междуречья в целом [Дедюхин, 2012]. Правда, в черте города пока не зарегистрированы представители небольшого семейства Nemonychidae (но вполне возможны).

Закономерности пространственного распределения жуков-долгоносиков в черте г. Ижевск. Анализ пространственной дифференциации фауны долгоносикообразных жуков в урбанистическом градиенте от периферии к центру города показал, что по уровню видового богатства фауны зелёной и селитебной (в широком смысле) зон практически равны (257 и 259 видов; 82.9 и 83.9% фауны города) (табл. 1).

Таким образом, урбанизация не ведёт к обязательному снижению разнообразия этой группы жуков. Более того, благодаря комплексности фауны совокупное видовое богатство долгоносиков в городской черте в настоящее время, несомненно, гораздо выше, чем оно было на этой территории до создания города. Связано это как с увеличением мозаичности среды, так и с особенностями экологии видов Curculionoidea, большинство из которых в местных условиях тяготеет к открытым и хорошо прогреваемым биотопам с разрежённой растительностью.

При этом фауна, складывающаяся в условиях города, существенно трансформирована, что отражает невысокий уровень коэффициента Жаккара (65%) между выборками селитебной и зелёной зоны. Так, 49 видов, обитающих в городских лесах и в верховьях Ижевского водохранилища, отсутствуют в основной части города (вероятно, исчезнувший в селитебной зоне компонент фауны). Напротив, 55 видов, встречающихся на урбанизированных территориях, не обнаружены в естественных биоценозах зелёной зоны (в основном адвентивные и криптогенные виды). При этом ядро фауны города (даже в основной его части) составляют аборигенные виды, сохраняющиеся в остатках природных биоценозов, а также заселяющие вторичные

Таблица 1. Ареалогическая структура фауны долгоносикообразных жуков (Curculionoidea) г. Ижевск

Комплексы	Фауна г. Ижевск в целом		Селитебная зона		Зелёная зона	
	Число видов	Доля в фа- уне, (%)	Число видов	Доля в фа- уне (%)	Число видов	Доля в фа- уне (%)
<i>Долготные комплексы</i>						
Космополитный	2	0.6	2	0.8	-	0
Голарктический	22	7.1	21	8.1	22	8.6
Транспалеарктический	87	28.1	71	27.4	81	31.5
Западно-центрально- палеарктический	141	45.5	122	47.1	108	42.0
Западнопалеарктический	44	14.2	33	12.7	37	14.4
Центральнопалеарктический	7	2.3	6	2.3	3	1.2
Центрально-восточно- палеарктический	7	2.3	4	1.5	6	2.3
Всего	310	100	259	100	257	100
<i>Широтные комплексы</i>						
Бореальный и арктобореальный	16	5.2	10	3.9	16	6.2
Полизоальный	57	18.4	55	21.2	54	21.0
Температный	135	43.5	107	41.3	130	50.6
Южно-бореально-суббореальный	75	24.2	60	23.2	54	21.0
Суббореальный	27	8.7	27	10.4	3	1.2
Всего	310	100	259	100	257	100

городские местообитания (парки, агроценозы и т.д.) из природных резерватов. Последнее чётко показано на примере группировок долгоносиков Ботанического сада Удмуртского университета (далее БС УдГУ) [Дедюхин, 2010, 2019в].

Селитебная зона не является однородной, поэтому для более детального анализа пространственной дифференциации фауны в городе целесообразно отдельно проанализировать состав долгоносикообразных жуков в районах, занятых частной и многоэтажной застройкой.

На территориях с индивидуальной застройкой, в садово-дачных массивах и на городских сельскохозяйственных землях (включая БС УдГУ) отмечено 214 видов (70.0% фауны города). Наблюдаемое здесь большое видовое богатство обусловлено в целом благоприятными условиями для обитания обширной группировки долгоносиков открытых пространств, а также проникновением в сады и аллеи лесных и луговых видов из сопредельных участков зелёной зоны.

Напротив, в микрорайонах с типичной городской застройкой (включая дворы, улицы, скверы, городские парки, пустыри и т.д.) зарегистрировано меньше половины видов, встречающихся в городе (143; 46.1%), а коэффициент сходства состава долгоносикообразных жуков между этой парциальной фауной и фауной зелёной зоны составляет всего 36.5%. Однако при учёте комплексов лесных участков, сохранившихся узкими полосками и островками в овражной сети вдоль долин малых рек (Карлутка, Подборенка, Чемошурка), протекающих в центральных районах города, общее число видов долгоносиков, зарегистрированных в центральной зоне города, значительно больше (около 185), а коэффициент Жаккара между фаунами зелёной и селитебной зоны ожидаемо гораздо выше 55.6%.

Таким образом, значительное обеднение видового богатства долгоносикообразных жуков, сопровождаемое кардинальной трансформацией их комплексов, происходит лишь при глубокой урбанизации, когда исчезают территории, имеющие в той или иной степе-

ни сохранившуюся аборигенную растительность, в результате чего в фауне начинают преобладать виды, не характерные для местных сообществ.

Интересно сравнить также локальное разнообразие в конкретных микрорайонах города (радиусом около 1 км), различающихся уровнем и видами урбанистической нагрузки (места стационарных исследований отмечены на рис. 1, В). Так, в БС УдГУ и в прилегающих к нему лесных массивах зелёной зоны (зональные тёмнохвойно-широколиственные леса рекреационного назначения, небольшой пруд и заболоченные ольшаники в верховьях р. Карлутка) в ходе многолетних исследований выявлено 222 вида (174 вида отмечены непосредственно на территории ботанического сада, в том числе 81 вид – на культурных и интродуцированных видах растений). В лесопарке, расположенном на восточной окраине города, где сохранились лишь ленточные, тёмнохвойные и мелколиственные леса вдоль овражной системы долины р. Чемошурка, и с прилегающими к нему городскими кварталами, а также сопредельными полями видовое богатство долгоносикообразных жуков заметно ниже (187 видов). В историческом центре города, наиболее плотно застроенном, где отсутствуют лесные участки, а древесные насаждения есть лишь на аллеях улиц, придомовых территориях, в скверах и парке отдыха, удалось зарегистрировать лишь 85 видов долгоносиков (многие из которых собраны в единичных экземплярах). При этом в связи с малой площадью открытого грунта и регулярным кошением газонов и пустошей здесь очень ограничено представлены пустыри.

Зоогеографический и экологический анализ фауны города. Трансформация фауны в городской черте наглядно проявляется при сравнении зоогеографической и экологической структур комплексов долгоносикообразных жуков, складывающихся на территориях с разной степенью урбанизации, на фоне структуры фауны городской черты Ижевска в целом.

Анализ зоогеографической структуры по двум параметрам (долготной и широтной составляющих ареала) (см. табл. 1), показал, что в фауне Ижевска преобладают широко

распространённые виды западно-центрально-палеарктического и транспалеарктического комплексов (в общей сложности 73.6%). Заметную роль играют также западнопалеарктические элементы фауны (14.2%) при очень незначительном участии видов голарктического (7.1%), центральнопалеарктического и центрально-восточно-палеарктического комплексов (по 2.3% каждый). Подобное распределение характерно и для региональной фауны Удмуртии.

При сравнении фаун двух основных экологических зон города обращает на себя внимание более высокая доля в фауне урбанизированной зоны западно-центрально-палеарктических видов (47 против 42% в фауне зелёной зоны) и центральнопалеарктических видов (2.3 против 1.2%). Напротив, в зелёной зоне несколько выше процент видов западнопалеарктического комплекса (14.4 против 12.7%).

Главной особенностью широтно-зональной структуры фауны города (см. табл. 1) выступает заметная доля в ней суббореальных (в основном степных) долгоносиков (27 видов; 8.7%), совершенно не характерных для зональных лесных ландшафтов. Подтверждением этому является почти полное отсутствие их в фауне зелёной зоны, где отмечено всего три таких вида в сухих сосняках, местами сохранившихся на северной, прилегающей к пруду окраине города. При этом все зарегистрированные в городе степные виды отмечены в застроенных районах или в городских агроценозах, составляя в фауне селитебной зоны 10.4% (против 1.2% в зелёной зоне). С другой стороны, в зелёной зоне Ижевска гораздо выше доля температных и бореальных форм (в общей сложности 57 против 45% в селитебной зоне).

Таким образом, при урбанизации ярко выражена тенденция к формированию фауны более южного типа. Подобная же особенность характерна для фаун городов Средней Европы, в которых отмечается повышенная доля ксеротермофильных средиземноморских видов [Клауснитцер, 1990; Germann et al., 2008]. В целом, это обусловлено комплексом взаимосвязанных факторов: преобладанием в городской среде открытых, хорошо

прогреваемых биотопов с травянистой растительностью, повышенным температурным режимом и общей ксерофикацией местообитаний.

Экологическая структура фауны проанализирована по двум параметрам: биотопическому и ярусному предпочтению видов (табл. 2). Соотношение групп, выделенных по биотопическому преферендуму, также отражает существенные различия фаун урбанизированной территории и периферии Ижевска. В селитебной зоне в общей сложности заметно преобладают виды, характерные для пустырей и придорожной растительности (пионерная группа) (73; 28%), а также эврибионты травянистых биотопов (60 видов: 23%). В зелёной зоне видовое богатство пионерной группы меньше почти в 2,5 раза (31 вид; 12%) и ожидаемо гораздо выше доли лесных (32 против 23%), лугово-опушечных (17.1 против 13.9%) и околородных форм (8.1 против 4.6%). Тем не менее значительное число видов из этих групп сохраняется и в основной зоне города, что обусловлено наличием здесь

остатков естественных лесолуговых ландшафтов.

Ещё одним ярким показателем, отражающим особенности фауны, а также степень её трансформации, служит соотношение фитобионтных (ярусных) групп (см. табл. 2). При этом установленное для городской фауны преобладание хортобионтов (64%) характерно не только для фаун долгоносиков семиаридных и аридных областей, но и для фауны лесной зоны. Так, в фауне Вятско-Камского междуречья на долю видов, связанных с травянистой растительностью, приходится 65%, на дендробионтов – всего 22% [Дедюхин, 2013]. Таким образом, фитобионтная структура фауны города во многом соответствует структуре региональной фауны. Однако следует учитывать, что центром разнообразия фауны долгоносикообразных жуков Вятско-Камского междуречья выступают долины рек юга региона, где участие травянистых сообществ (в том числе остепнённых) гораздо выше, чем в центральной водораздельной части, в которой расположен Ижевск.

Таблица 2. Экологическая структура фауны долгоносикообразных жуков (Curculionoidea) г. Ижевск

Группы	Фауна г. Ижевск в целом		Селитебная зона		Зелёная зона	
	Число видов	Доля в фа- уне (%)	Число видов	Доля в фа- уне (%)	Число видов	Доля в фа- уне (%)
<i>Биотопические группы</i>						
Лесная	84	27.1	60	23.2	83	32.3
Околородно-болотная	29	9.4	12	4.6	29	8.1
Лугово-опушечная	45	14.5	36	13.9	44	17.1
Пионерная (рудеральная и сегетальная)	74	23.9	73	28.2	31	12.1
Эврибионты травянистых биотопов	60	19.4	60	23.2	54	21.0
Широкие эврибионты	16	5.2	16	6.2	16	6.2
Облигатные синантропы	2	0.6	2	0.8	–	–
Всего	310	100	259	100	257	100
<i>Фитобионтные (ярусные) группы</i>						
Хортобионты	199	64.2	180	69.5	154	59.9
Дендробионты и дендро-тамнобионты	84	27.1	64	24.7	78	30.4
Дендро-хортобионты	7	2.3	6	2.3	5	1.9
Гидатобионты	20	6.5	9	3.5	20	7.8
Всего	310	100	259	100	257	100

Очень показательно в этом плане сравнение двух основных парциальных фаун города. Если в фауне селитебной зоны гораздо выше доля хортобионтов (69.5 против 59.9%), то в фауне зелёной зоны гораздо больше участие видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью (30.4 против 24.7%), а также с водными и амфибионтными растениями (7.8 против 3.5%). Таким образом, при урбанизации территории явно прослеживается тенденция увеличения разнообразия и доли видов, обитателей травянистых растений.

Биотопическое распределение долгоносикообразных жуков в городской среде. Ещё более детальная картина распределения долгоносиков в мозаичной городской среде проявляется при анализе их распределения по основным типам биотопов (табл. 3).

Минимальное число видов отмечено в наиболее трансформированных биотопах городских кварталов (69; 22.1%). Причем многие виды в глубоко урбанизированной среде встречаются в основном во дворах старой малоэтажной застройки 1960–1980 гг., где сформирован древесный и кустарниковый ярус, имеются клумбы с многолетниками, а также участки с бурьянным разнотравьем. Для таких территорий очень характерен и ряд чужеродных видов (*Otiorhynchus smreczynskii*, *Pholicodes* sp., *Aspidapion validum*). В новых кварталах с многоэтажной застройкой, на участках, занятых регулярно окашиваемыми газонами, или в скверах с молодыми посадками декоративных растений спорадически встречаются не более 30 наиболее экологически пластичных видов.

Для любого города очень характерны посадки деревьев и кустарников, использу-

емых в озеленении. Состав комплексов долгоносикообразных жуков этих насаждений в Ижевске очень беден, в них отмечено лишь 15 видов, при этом почти все они повреждают интродуцированные растения, имеющие родственные виды во флоре Удмуртии. Например, в посадках осокоря (*Populus nigra*) и на близких к нему североамериканских тополях встречаются *Byctiscus populi* (в окрестных лесах обычен на осине), *Dorytomus ictor* и *D. longimanus* (ближайшие природные местообитания этих видов находятся в долине Камы в естественных насаждениях *Populus nigra*), *Anthonomus rectirostris* и *Tatianaerhynchites aequatus* отмечены на черемухах Маака (*Padus maackii*) и виргинской (*P. virginiana*) (в лесах обычны на *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*). На интродуцентах встречаются и некоторые полифаги. Так, *Polydrusus inustus* явно предпочитает *Malus baccata* и другие деревья и кустарники из семейства Rosaceae, хотя может встречаться и на травянистых растениях.

Явное предпочтение используемым в озеленении растениям отдаёт только наиболее многочисленный в Ижевске чужеродный партеногенетический вид *Otiorhynchus smreczynskii*. Наиболее сильно он повреждает листья на нижних ветках интродуцентов из семейства маслинные (Oleaceae): сирени (*Syringa* spp.), бирючины (*Ligustrum vulgare*), а также подрост ясеня пенсильванского (*Fraxinus pensylvanica*), но регулярно отмечается и на интродуцентах из других семейств (*Padus virginiana*, *Symphoricarpos albus*, *Lonicera tatarica*, *Ribes alpinum*, *Cornus sanguinea*, *Swida sanguinea*, *Populus balsamifera*, *Amelanchier spicata*, *Cerasus vulgaris*, *Malus baccata*, *Aro-*

Таблица 3. Число видов и доля в фауне комплексов долгоносикообразных жуков (Curculionoidea) основных типов биотопов г. Ижевск

Параметры	Дворы и улицы	Парки, скверы, аллеи	Пустыри, обочины, насыпи	Агроценозы	Лесопарки и участки леса в городских микрорайонах	Леса и их опушки в зелёной зоне	Пойменные луга и берега водоёмов
Число видов	69	82	156	145	142	201	140
Доля в фауне города (%)	22.3	26.5	50.3	46.8	45.8	64.8	45.2

nia mitschurinii, *Spiraea japonica*, *Crataegus* spp.) и на некоторых используемых в озеленении местных видах деревьев и кустарников (в частности, *Rosa majalis*, *Ulmus* spp., *Padus avium*) [Дедюхин, 2014, 2019б]. При ночных сборах (жуки *O. smreczynskii* поднимаются в кроны только после захода солнца) вместе с этим долгоносиком нередко попадаются (как правило, в меньшем количестве) местные полифаги *Otiorhynchus ovatus* и *Sciaphilus asperatus* (последний – только вблизи лесных участков), питающиеся как на аборигенных, так и на интродуцированных видах.

Невысокий уровень видового богатства надсемейства Curculionoidea наблюдается и в городских парках отдыха и скверах (82 вида; 26.5%), что, вероятно, обусловлено сильным уплотнением почв и деградацией листовой подстилки (где развивается и зимует большинство дендробионтных видов), а также подростом и подлеском. Резко негативно сказываются на живущих на растениях насекомых, в том числе долгоносиках, регулярно проводимые в последние годы мероприятия по кошению травянистого яруса и опрыскиванию этих территорий акарицидами. В результате даже в местах с высоким обилием кормовых растений на опушках парковой зоны численность и разнообразие долгоносикообразных жуков очень низки.

Показательно, что в лесопарках и ленточных участках лесных массивов, выполняющих водоохранную роль для нескольких рек, протекающих в районах городской застройки, уровень разнообразия долгоносиков намного выше (142 вида). Именно эти территории играют роль основных резерватов природных компонентов в городской среде. Здесь отчасти сохраняется, хотя и обеднённая, группа видов, характерных для лесов и лугов зелёной зоны (*Anthribus nebulosus*, *Exapion elongatulum*, *Temnocerus nanus*, *Involvulus cupreus*, *Cyanapion columbinum*, *C. gnarum*, *Magdalis frontalis*, *Pissodes pini*, *Cryptorhynchus lapathi*, *Tapinotus sellatus*, *Zaclarus germanii*, *Acalyptus carpini*, *Ellescus bipunctatus*, *E. scanicus*, *Dorytomus tortrix*, *D. dejeani*, *Rhyssa xylostei*, *Tachyerges pseudostigma*, *Isochnus foliorum*, *Orchestes testaceus*, *Anoplus plantaris*, *Limobius borealis*, *Phyllobius glau-*

cus, *Sciaphilus asperatus*, *Brachysomus echinatus*, *Sitona striatellus*). В свою очередь, эти комплексы вследствие инсультации лесов и чрезвычайно высокой рекреации значительно преобразованы. Их трансформация проявляется, с одной стороны, в значительной доле видов открытых пространств, в первую очередь связанных с сорной растительностью, с другой – для таких лесов очень характерны некоторые чужеродные виды. Так, в число наиболее обычных видов этих сообществ входят чужеродные виды – *Exomias pellucidus* и *Polydrusus inustus*, очень редкие в естественных лесных массивах вне городской черты. В заречной части Ижевска в рекреационном лесу долины р. Малиновка близ элитного дачного массива (микрорайон «Липовая Роща») впервые на территории республики обнаружен *Polydrusus formosus*.

Ещё одним местом сохранения природной фауны в городе выступают берега водоёмов. В заводях рек и локальных заболоченных участках встречаются некоторые гигрофильные виды (*Notaris acridulus*, *Grypus equiseti*, *Tanysphyrus lemnae*, *Limnobaris dolorosa*, *Bagous alismatis*). На небольших городских прудах, имеющих заросшие мелководья, помимо этих видов отмечены также более редкие в черте города *Notaris scirpi*, *Bagous tempestivus* и *B. glabrirostris*. Однако в целом состав гидробионтных долгоносиков в городе значительно обеднён, а на большей части берега вдоль набережной Ижевского пруда, практически лишённой околотовной растительности, гидробионтные виды не обнаружены.

Напротив, в верховьях пруда (устье р. Карлутка и микрорайон Воложка), помимо всех видов, встречающихся в водоёмах селитебной зоны, отмечены такие редкие долгоносики, как *Lixus paraplecticus* и *Bagous rotundicollis*. Первый вид включён в Красную книгу УР [Дедюхин, 2023] как индикатор крупных чистых водоёмов, тесно связанный с амфибионтными видами зонтичных (*Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*), а второй, развивающийся на кувшинках (*Nymphaea* spp.), в России известен только здесь [Дедюхин, Каргапольцева, 2014]. В целом, созданная в пределах города особо охраняемая при-

родная территория «Верховья Ижевского пруда» является резерватом разнообразной околотовной и водной фауны надсемейства Curculionoidea.

Одним из основных центров видового богатства долгоносикообразных жуков в городе являются рудеральные (пустыри, дорожные насыпи и т.д.) и сегетальные (поля, приусадебные и садово-дачные участки, плодовые сады, ботанический сад) биотопы (156 и 145 видов соответственно). В последних большинство видов связано с сорняками, а среди сельскохозяйственных вредителей почти все встречаются и на сорной растительности. Из вредителей плодовых культур основу составляют виды, живущие и на местных древесно-кустарниковых растениях. Исключение составляют лишь некоторые долгоносики, например *Anthonomus pomorum*, обычный на яблонях и грушах. Характерной чертой рудеральных биотопов в городе выступает присутствие адвентивных видов, связанных с сорняками южного происхождения.

Таким образом, общий высокий уровень видового богатства долгоносикообразных жуков в городской черте Ижевска складывается за счёт сочетания в ней комплексов видов с разными экологическими предпочтениями.

Анализ адвентивного компонента фауны г. Ижевск. Одним из основных показателей степени трансформации фауны в условиях городской среды выступает состав адвентивных видов, появившихся на данной территории вследствие прямого или косвенного антропогенного влияния. Детальный анализ распространения и экологии долгоносикообразных жуков фауны г. Ижевск показал, что к адвентивному компоненту с высокой долей достоверности может быть отнесено 37 видов (11.9% видов фауны г. Ижевск). При этом 12 из них в регионе встречаются исключительно в населённых пунктах, а восемь (*Diplapion confluent*, *Lixus albomarginatus*, *L. fasciculatus*, *Polydrusus formosus*, *Otiorhynchus smreczynskii*, *Exomias pellucidus*, *Pholicodes* sp., *Sitona humeralis*) – пока известны только на территории Ижевска. Ещё по меньшей мере 36 видов могут считаться криптогенными формами.

Группа адвентивных видов гетерогенна в ареалогическом и экологическом плане, а также по способу заселения (векторам инвазии) и времени вхождения в анализируемую фауну. Как было показано выше, одной из главных особенностей фауны селитебной зоны города выступает её более южный характер по сравнению с фауной природных местообитаний. Это обусловлено присутствием здесь выходцев из лесостепной и степной зон, северные границы нативных ареалов которых лежат значительно южнее Ижевска (27 видов). Многие из них связаны со степными по происхождению растениями-архефитами, расселение которых по территории республики произошло при первичном агрикультурном освоении территории [Пузырёв, 2017]. К таковым относятся *Bruchela orientalis*, *Ceutorhynchus sisymbrii* (оба вида в Удмуртии – монофаги на *Sisymbrium loeselii*), *C. granulicollis* (на *Thlaspi arvense*), *C. sophiae* (на *Deiscurainia sophia*), *Aulacobaris janthina* (развивается на разных крестоцветных, в Ижевске отмечен на *Sisymbrium loeselii*), *Lixus myagri* (олигофаг на некоторых крестоцветных, собран в ботаническом саду на *Barbarea arcuata*), *Mogulones crucifer* (на *Cynoglossum officinale*), *Sirocalodes depressicollis* (на *Fumaria officinalis*), *Aspidapion radiolus* (на *Malva pusilla*), *Cyphocleonus dealbatus* (на *Artemisia* и *Achillea*). Почти все вышеперечисленные виды на юге Удмуртии встречаются и в сельской местности (как в населённых пунктах, так и по окраинам полей), но отсутствуют или очень редки севернее Ижевска (особенно в подзоне южной тайги). В лесостепной зоне Заволжья, помимо рудеральных и сегетальных биотопов, эти виды обитают в нарушенных степях, являясь компонентами сообществ начальных стадий сукцессий степных биоценозов [Дедюхин, 2024].

Так как выбор места под строительство Ижевского завода (и пруда) в 1740 году определялся в том числе и наличием поблизости как продовольственных, так и лесных ресурсов, то и сам город был заложен на стыке уже хорошо освоенной южной трети современной республики и лесного центра [Ильминских, 1998]. Эта особенность сохранилась и в современном ландшафте, когда в южных и

восточных окрестностях Ижевска преобладает агроландшафты, а в северной и западной (заречной) частях – лесные массивы зелёной зоны. Таким образом, значительная часть долгоносикообразных жуков, связанных с археофитами, могла попасть на анализируемую территорию ещё до формирования заводской и городской застройки, при первичном агрикультурном её освоении (то есть с высокой долей вероятности являются археоинвайдерами).

При этом значительное число видов южного происхождения, несомненно, вошло в состав фауны уже как компонент городской среды. Так, в последние 10 лет здесь впервые зарегистрированы *Lixus rubicundus* (на *Atriplex sagittata*), *Trichosiocalus horridus* (на чертополохах, в Ижевске собран на *Carduus crispus*), *Lixus fasciculatus* (на *Artemisia vulgaris* и *Tanacetum vulgare*), *Pseudorchestes smreczynskii* (на *Artemisia absinthium*).

Недавними вселенцами в фауну Ижевска, по всей видимости, являются *Ischnopterapion loti*, *Sitona waterhousei* и *Hypera plantaginis*, связанные с лядвинцем (*Lotus corniculatus*), местами произрастающим на газонах и пустырях. Эти виды широко распространены в лесостепной и степной зонах Заволжья. В Удмуртии они локально встречаются только на юге, в основном в долине Камы. Вероятно, как семена лядвенца, так и развивающиеся на этом растении фитофаги попадают в город с завезённым плодородным грунтом (чернозёмом из лесостепной зоны), используемым при разбивке городских газонов, либо со строительным песком с берега Камы. Непреднамеренный завоз с грунтом в Ижевск можно предполагать также для *Sitona callosus* (олигофаг на некоторых преимущественно степных бобовых) и *S. humeralis* (в основном развивается на *Medicago*, в Ижевске отмечен на *M. lupulina*), собранных на недавно разбитых и нерегулярно окашиваемых газонах с развитым разнотравьем. Показательно, что все рассмотренные в этом абзаце виды были обнаружены в одной точке на окраине нового многоэтажного микрорайона в восточной части Ижевска. Находки их в городе самые северные в регионе, отстоящие от ближайших известных их местонахождений на

50–150 км, а *S. humeralis* впервые обнаружен в фауне Удмуртии. Долгое время этот преимущественно степной вид в Вятско-Камском междуречье был известен по одной находке с северо-востока Татарстана на остепнённом склоне р. Вятка [Дедюхин, 2012], где, вероятно, и проходит граница его естественного ареала. В Прикамье известен и другой случай завоза этого вида в городскую среду. Так, в 2022 г. он был собран в Учебном ботаническом саду Пермского университета (г. Пермь) [Дедюхин, Плакхина, 2024а, 2024б].

Ещё одним примером долгоносика, на юге региона обитающего в природных резерватах (особенно в долинах крупных рек), а на водоразделах встречающегося исключительно в антропогенных местообитаниях, является *Polydrusus inustus*. Этот многоядный вид, вероятно, причерноморского генезиса, обычен на остепнённых склонах долин Камы и Вятки [Дедюхин, 2012]. При этом на Вятке он был известен ещё более 100 лет назад [Яковлев, 1910]. В настоящее время *P. inustus* – местами массовый вид в населённых пунктах и во вторичных колковых лесах юга Удмуртии, возникших в результате антропогенной инсультации ландшафта [Дедюхин, 2019а]. В городе он встречается исключительно в застроенных районах, особенно на декоративных яблонях [Дедюхин, 2019б]. В Центральной Европе этот вид появился лишь в середине XX века в результате самопроизвольного расширения ареала [Smreczyński, 1966].

По окультуренным ландшафтам Удмуртии в XX веке расселился и восточный степной вид – *Gronops inaequalis*, в Ижевске обнаруженный на ксерофитном пустыре. При этом на юге Вятско-Камского региона как вредитель всходов вики и гороха он отмечался уже в 1930-х гг. [Эстерберг, 1935]. Возможно, к вредителям вид был отнесён ошибочно, так как в основном связан с рудеральными маревыми. В Центральной и Западной Европе в ходе непреднамеренного завоза с почвой и рассадой он широко распространился лишь в 1940–1980 гг. [Забалуев и др., 2019].

Адвентивный характер вышеперечисленных видов на территории города не вызывает сомнений. Однако ряд видов пионерной группы, встречающихся по рудеральным

биотопам и севернее Ижевска, мы относим к криптогенным на исследуемой территории. Все они в республике отмечены и в природных местообитаниях, особенно в долинах рек (то есть не являются чужеродными для региональной фауны). Эти виды теоретически могли обитать в окрестностях Ижевска и до антропогенного освоения этой территории в интразональных местообитаниях: по берегам и на склонах коренных берегов Ижа и Позими, в сухих сосновых лесах на песках. Однако в связи с тем, что эти формы явно тяготеют к открытым и хорошо прогреваемым местообитаниям, которые в доагрикультурный период на водоразделах Удмуртии если и были, то носили очень локальный характер, первичное обитание этих видов здесь не очевидно. В частности, это некоторые долгоносики, тесно связанные с донниками (*Melilotus*) (*Stenopteron meliloti*, *Tychius crassirostris*, *T. medicaginis*, *T. brevisculus*, *T. meliloti*), люцернами (*Medicago*) (*Tychius medicaginis*, *Hypera transsilvanica*), рудеральными сложноцветными (*Coryssomerus capucinus*, *Microplontus edentulus*, *Pseudostyphlus pillumus*), маревыми (*Bothynoderes affinis*), крестоцветными (*Ceutorhynchus dubius*, *C. plumbeus*, *C. griseus*, *C. chalybaeus*), льнянкой (*Linaria vulgaris*) (*Mecinus heydeni* и *Rhinusa eversmanni*), клеверами (*Catapion meieri*, *Sitona puncticollis*). Только в населённых пунктах республики, в том числе и в Ижевске, отмечен тесно связанный с крапивой *Parethelcus pollinarius*, хотя два других вида, специализированных на *Urtica* spp. (*Taeniapion urticarium* и *Nedyus quadrimaculatus*), обычны и в природных местах произрастания крапивы (ольшаники и т.д.). К криптогенным относятся и некоторые многоядные виды (*Phyllobius brevis*, *Ph. contemptus*, *Eusomus ovulum*), возможно, широко распространившиеся на водораздельных пространствах Вятско-Камского региона уже по антропогенно освоенным ландшафтам.

Значительная часть чужеродных видов в город была завезена с посадочным материалом. Развитие цветоводства обусловило проникновение в городскую среду *Aspidapion validum*. Этот вид средиземноморского происхождения, обычный на *Alcea rosea* и существенно повреждающий шток-розу не только

в Ижевске, но и в других населённых пунктах Удмуртии (а также во многих регионах европейской части России и Западной Сибири). Личинки этого вида развиваются в семенах, поэтому он легко распространяется с заражённым семенным материалом. При этом в 2010 году он отсутствовал в БС УдГУ [Дедюхин, 2010], но в настоящее время повреждает интродуцент из Сибири *Alcea froloviana*. В естественных условиях этот вид встречается в долинах рек на алтее (*Althea officinalis*). Естественная граница его ареала (как и алтея) проходит на 150 км южнее Ижевска [Дедюхин, 2019а, 2019в].

С посевным луком в Удмуртию был завезён *Oprohinus jakovlevi*, где отмечен в качестве вредителя. В природных биоценозах этот вид известен только в смежных регионах (в лесостепной зоне Татарстана и Кунгурской островной лесостепи Пермского края), где встречается, помимо агроценозов, также на диких видах луков в каменистых степях [Дедюхин, 2019а; Дедюхин, Плакхина 2024а]. В Ижевске этот вид обнаружен на территории БС УдГУ, где повреждает виды рода *Allium*, в том числе интродуцированные из других регионов [Дедюхин, 2010, 2012].

Некоторые долгоносикообразные жуки в Ижевске отмечены только в БС УдГУ, куда были завезены при интродукции растений. Например, *Squamapion samarense*, вероятно, попал в ботанический сад с *Nepeta nuda*, привезённым с остепнённых склонов юга Удмуртии. Западнопалеарктический вид *Diplapion confluens*, возможно, завезён с семенами аптечной ромашки (*Chamomilla recutita*), на которой и был собран, хотя отмечен и на залежи, прилегающей к отделу лекарственных растений, на *Tripleurospermum perforatum* [Дедюхин, 2010, 2019б]. По всей видимости, на трёхреберник этот вид здесь перешёл вторично, так как в других местах на этом широко распространённом в Удмуртии рудеральном растении более нигде не обнаружен. Примером единичного завоза, не закончившегося натурализацией вида, может служить *Lixus albomarginatus*, экземпляр которого был выведен из стебля левкоя (*Matthiola fragrans*), интродуцированного в БС УдГУ из степей Оренбуржья.

В ходе интродукции деревьев и кустарников на территорию Ижевска попали и некоторые связанные с ними адвентивные виды надсемейства Curculionoidea. С одной стороны, это ближние вселенцы, в регионе обитающие в долинах крупных рек. Например, *Neocoenorhinus pauxillus* в городе обнаружен на вишне садовой (*Cerasus vulgaris*). На юге Вятско-Камского междуречья он встречается на *Cerasus fruticosa* и *Prunus spinosa*. *Anthonomus pomorum* в населённых пунктах, в том числе в условиях города повреждает в основном завязи яблонь и груш, а в природных местообитаниях на территории Удмуртии живёт только на остепнённых склонах на *Cerasus fruticosa*. *Dorytomus longimanus* и *D. ictor*, в природе обычные на *Populus nigra*, естественные насаждения которого отсутствуют в черте города [Ильминских и др., 1998], в Ижевске живут как в старых посадках этого вида, так и на ряде интродуцированных, в том числе гибридогенных, видах тополей.

Вселенцами из отдалённых регионов, лишь недавно появившимися в Ижевске в результате завоза декоративных древесно-кустарниковых интродуцентов или грунтов, являются *Otiorhynchus smreczynskii*, *Exomias pellucidus*, *Polydrusus formosus* и *Pholicodes* sp.

Европейский партеногенетический *Otiorhynchus smreczynskii* впервые в Ижевске был зарегистрирован в 2012 г. [Дедюхин, 2014]. В настоящее время он распространён по всей селитебной зоне Ижевска, где есть древесно-кустарниковые насаждения (в скверах, придомовых территориях, улицах, местами на приусадебных участках и садово-огородных массивах и т.д.), но не заходит в леса и лесопарки даже в основной части города. Европейский неморальный *Exomias pellucidus*, напротив, обычен в остаточных рекреационных лесах в овражной системе города, а отдельные находки известны в слабо нарушенных лесах зелёной зоны. Впервые в Ижевске он обнаружен на берегу лесного ручья в 1998 году недалеко от БС УдГУ [Дедюхин, 2010].

Новой и во многом неожиданной для фауны Удмуртии находкой является обнаружение *Polydrusus formosus* – южноевропейского неморального вида, в XXI в. широко расселивше-

гося в Европе и Северной Америке. В средней полосе России он известен только в крупных городах (Санкт-Петербург и Москва), где впервые найден в 2015 и 2019 гг. соответственно [Коротяев и др., 2015; Забалуев и др., 2019; Забалуев, 2023]. Таким образом, его находка в Ижевске отстоит почти на 1000 км к востоку от ближайших известных местонахождений. В Ижевске два экземпляра вида в разное время (июнь 2020 г. и июль 2024 г.) были собраны в заречной части (лес в долине р. Малиновка). Рядом располагается элитный дачный массив (микрорайон «Липовая Роща»), куда, вероятно, вид и был завезён с посадочным материалом, а затем самостоятельно расселился в сопредельный рекреационный лесной массив. Подобный характер формирования его вторичного ареала описан и для окрестностей Москвы [Забалуев, 2023]. Все три вышеперечисленных вида проникли в город из западных и центральных областей Европейской России или из европейских стран.

Несомненно, в результате непреднамеренного завоза в Ижевск попал и вид из сложного в таксономическом отношении рода *Pholicodes* Schönherr, 1826. Ранее этот долгоносик приводился для Ижевска как европейский обоеполюй подвид *Ph. inauratus arzanovi* [Дедюхин, 2019б], распространённый на восток до степной зоны Оренбургской области [Немков, 2011; Дедюхин, 2021]. Номинативный преимущественно партеногенетический подвид этого вида (самцы известны только с Алтая) распространён в Южной и Восточной Сибири, Восточном Казахстане [Давидьян, 1992]. Однако габитуально особи из Ижевска очень напоминают также широко распространённого на Кавказе и размножающегося партеногенетически *Ph. pancausicus* (морфологически чрезвычайно похож на *Ph. inauratus inauratus*). Чёткие различия между самками этих форм не описаны. Для окончательного установления таксономического статуса и происхождения ижевской популяции вида требуется специальное исследование, но, учитывая, что в выборке (около 20 экз.) присутствуют только самки, а окраска особей более соответствует *Ph. pancausicus*, наиболее вероятен завоз этого долгоносика именно из Кавказа вместе

грунтом, используемым при строительстве (возможно, известняком или песком), так как с древесной растительностью он не связан. При этом в городе вид пока локально распространён только в одном микрорайоне на краю города [Дедюхин, 2019б], что может служить доводом его недавнего вселения.

Наконец, с заражённым зерном и продуктами его переработки в город проникают вредители зерновых запасов – облигатные синантропы с космополитными ареалами *Sitophilus granarius* и *S. oryzae*.

Таким образом, в Ижевске в последние десятилетия происходит обогащение фауны долгоносикообразных жуков чужеродными видами, при этом их расселение в пригородные леса практически не идёт (ограниченное проникновение в зелёной зоне города зарегистрировано лишь для *Exomias pellucidus* и *Polydrusus formosus*).

В целом, состав долгоносиков, непреднамеренно завезённых из отдалённых областей и натурализовавшихся в Ижевске, гораздо беднее, чем в крупных городах центра и северо-запада Европейской России. Например, в Москве известно по меньшей мере 10 таких видов (не считая облигатных синантропов рода *Sitophilus*) [Забалуев и др., 2019; Забалуев, 2023]; в Санкт-Петербурге – 8 [Прасолов, 2005; Коротяев и др., 2015, 2018; Колов, Коротяев, 2017; Забалуев и др., 2019]. В частности, в Ижевске не отмечены виды рода *Lignyodes* Dejean, 1835 (хотя ясени широко используются в городском озеленении), ряд чужеродных для европейской части России видов рода *Otiorhynchus* Germar, 1822 (*O. albidus*, *O. asphaltinus*, *O. porcatus*, *O. rotundus*, *O. pseudonothus*) и др.

Вероятно, это обусловлено более суровыми климатическими условиями Приуралья,

что выступает основным сдерживающим фактором натурализации здесь популяций чужеродных долгоносиков западного и юго-западного происхождения даже в центре города, где климат мягче, чем в его окрестностях. Сравнительно меньший поток и ассортимент саженцев интродуцентов если и имеет значение, то явно второстепенное. Так, из Москвы и других городов запада и центра Европейской России они активно ввозятся уже в течение 30 лет (а несколькими годами ранее завоз интродуцентов шёл напрямую из стран Европы, в частности из Молдавии и Польши), при этом ассортимент культур используемых в озеленении разных городов средней полосы Европейской России очень схож.

Тем не менее состав адвентивного компонента динамичен и в ближайшее время в городе возможно обнаружение новых вселенцев, что может быть стимулировано наблюдаемой тенденцией заметного смягчения климата в последние десятилетия, особенно в зимний период. Например, очень вероятно вхождение в состав городской фауны степного вида *Rhopalapion longirostre*, в Удмуртии пока найденного лишь в одном сельском населённом пункте в июле 2015 г. (пос. Лесной Можгинского р-на), расположенном в 30 км юго-западнее Ижевска [Дедюхин, 2019а]. В дальнейшем вид больше не отмечался. Тем не менее эта находка не случайна, так как в настоящее время происходит активное его распространение с юга европейской части России в среднюю полосу (включая Московскую обл., Чувашию и Татарстан) [Егоров, 2017; Забалуев и др., 2019]. Более того, *Rh. longirostre* (как и массовый в городе *Aspidapion validum*) в синантропных условиях входит в консорцию *Alcea rosea*. С высокой долей вероятности можно ожидать нахождение в Ижевске

Таблица 4. Состав и распределение по основным экологическим зонам адвентивных и криптогенных видов фауны долгоносикообразных жуков г. Ижевск

Группы	Фауна г. Ижевск в целом		Селитебная зона		Зелёная зона	
	Число видов	Доля в фауне (%)	Число видов	Доля в фауне (%)	Число видов	Доля в фауне (%)
Адвентивная	37	11.9	37	14.3	4	1.6
Криптогенная	36	11.6	36	13.9	22	8.6
Всего	73	23.5	73	28.2	26	10.2

и *Otiorhynchus sulcatus*, недавно зарегистрированного в г. Пермь [Дедюхин, Плакхина, 20246].

Анализируя распределение адвентивных долгоносиков по территории города можно отметить, что все 37 таких видов отмечены в селитебной части города (28 зарегистрированы в центральной части Ижевска, а 20 – в районах частной застройки, 14 – в БС УдГУ) и только четыре – в зелёной зоне (табл. 4).

Виды из криптогенной группы распределены более равномерно (см. табл. 4), две трети из них отмечены и в пределах зелёной зоны, где локализуются на лугах и нарушенных участках, а некоторые на псаммофитных опушках сухих сосняков.

Заключение

Фауна надсемейства Curculionoidea г. Ижевск (включая лесные массивы зелёной зоны и верховье Ижевского пруда) характеризуется большим видовым богатством (310 видов, около 60% фауны Удмуртии). Её основу составляют аборигенные (лесные, лугово-опушечные и околородные) виды. К адвентивным и криптогенным формам относятся в общей сложности 73 вида (23.5%), при этом отдалёнными вселенцами являются лишь 6 видов. Из них 4 европейских долгоносика встречаются в посадках интродуцентов (*Otiorhynchus smreczynskii*), в рекреационных лесах (*Polydrusus formosus*, *Exomias pellucidus*) или на пустырях среди многоэтажной застройки (*Pholicodes* sp.), а 2 вида (*Sitophilus granarius* и *S. oryzae*) – вредители запасов зерна, облигатные синантропы, попадающие в город с продуктами и вне отапливаемых помещений не встречающиеся. Большинство же адвентивных и криптогенных видов степного генезиса, вероятно, попали на территорию Ижевска из сопредельных регионов вслед за расселением их кормовых растений (в основном сорняков степного происхождения) либо из долин крупных рек юга Удмуртии, где встречаются на естественно нарушаемых участках (осыпающиеся склоны, бечевник и т.д.).

Фауна города пространственно неоднородна. Сравнительный анализ видового состава долгоносикообразных жуков двух

основных экологических зон города, различающихся уровнем урбанизации – селитебной (основная часть города) и зелёной (включающей слабо нарушенные природные биоценозы на его периферии), показал при сходном уровне видового богатства (259 и 257 видов соответственно) существенные различия в видовом составе (коэффициент Жаккара – 65%) и в структуре (ареалогической и экологической) между этими парциальными фаунами. Обеднение видового богатства и кардинальная трансформация фауны (преобладание рудеральных и эврибионтных видов, значительная доля видов южного происхождения, а также вселенцев из других регионов) происходят только в районах плотной городской застройки, где отсутствуют сохранившиеся природные участки, являющиеся важнейшими резерватами исконной фауны в городской среде. Минимальное число видов долгоносикообразных жуков отмечено на окультуренных придомовых территориях новой многоэтажной застройки и на крупных улицах и площадях города, где относительно регулярно встречается не более 30 видов.

Выраженные тенденции последних лет, заключающиеся в строительстве новых микрорайонов не только на залежных землях, но и на местах рекреационных лесов, а также гибель остаточных лесов вследствие их инсуляризации и чрезмерной рекреации неизбежно будут приводить к дальнейшему обеднению и трансформации аборигенной фауны долгоносикообразных жуков города (в первую очередь его селитебной зоны). Кроме того, с большой долей вероятности можно ожидать появления новых чужеродных видов долгоносиков как при их самопроизвольном расселении, так и путем натурализации в результате непреднамеренного завоза с посадочным материалом и грунтами из других регионов.

Благодарности

Автор глубоко признателен А.Н. Пузырёву (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за консультации по адвентивной флоре г. Ижевск, В.В. Мартынову (Донецкий ботанический сад, Донецк), Л.В. Егорову (Государственный природный заповедник «Присурский», Чебоксары) и И.А. Забалуеву (Зо-

ологический музей МГУ, Москва) за ценные пожелания по улучшению рукописи статьи, а также всем коллегам и студентам-биологам, принимавшим участие в сборе материала.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Арзанов Ю.Г., Чередников С.Ю. Фауна жуков-долгоносиков города Ростова-на-Дону // Труды Ботанического сада Южного федерального университета: монография. Вып. 3 / ред. Т.В. Вардуни. Ростов-на-Дону; Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2018. С. 109–147.
- Богачева И.А., Замшина Г.А., Сапронов В.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) на лиственных деревьях и кустарниках в г. Екатеринбурге // Вестник Чувашиского государственного педагогического университета. Серия Биологические науки. 2009. Т. 9. С. 310–321.
- Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 179–221. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.
- Давидьян Г.Э. Обзор жуков-долгоносиков рода *Pholicodes* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 71, вып. 3. С. 599–629.
- Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Монография. Ижевск: Удмуртский университет, 2012. 340 с.
- Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 4. С. 42–55.
- Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) степей Лесостепного Заволжья: монография. Ижевск: Удмуртский университет, 2024. 260 с.
- Дедюхин С.В. Закономерности трансформации фауны и природных комплексов жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) в городской среде (на примере города Ижевска) // Научное обоснование реализации Национальных проектов в Сельском хозяйстве: материалы Всероссийской научно-практической конференции. Т. 1. Ижевск: Ижевская ГСХА, 2006. С. 351–358.
- Дедюхин С.В. Консортивные связи жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) с интродуцированными и культурными растениями в Учебном ботаническом саду Удмуртского университета (г. Ижевск) // Промышленная ботаника. Сборник научных трудов. 2019в. Вып. 19, № 3. С. 22–26.
- Дедюхин С.В. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2014. Т. 24, вып. 1. С. 73–84.
- Дедюхин С.В. О южных видах жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionoidea) в фауне г. Ижевска // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2019б. Т. 29, № 4. С. 463–470.
- Дедюхин С.В. Трофическая специализация долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) (на примере фауны Вятско-Камского междуречья) // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 1. С. 68–84.
- Дедюхин С.В. Фауна и биотопическое распределение долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) участка «Таловская степь» государственного природного заповедника «Оренбургский» // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2021. Т. 31, вып. 3. С. 263–279.
- Дедюхин С.В. Формирование группировок жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) на адвентивных и культивируемых растениях в условиях Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2019а. Т. 29, вып. 1. С. 49–62.
- Дедюхин С.В. Фрачник-двухвостка – *Lixus paraplecticus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Удмуртской Республики: животные, растения, лишайники, грибы / О.Г. Баранова, Н.И. Науменко (ред.). 3-е изд. Белгород: Константа, 2023. С. 66.
- Дедюхин С.В., Каргапольцева И.А. *Bagous rotundicollis* Boheman, 1845 (Coleoptera, Curculionidae) – новый вид жуков-долгоносиков в фауне России // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 1. С. 138–139.
- Дедюхин С.В., Плакхина Е.В. Анализ состава листоedов и долгоносиков (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) Ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета (на основе сборов в почвенные ловушки) // Промышленная ботаника. 2024б. Вып. 24, № 3. С. 18–27. DOI: 10.5281/zenodo.14112146
- Дедюхин С.В., Плакхина Е.В. Чужеродные виды в составе комплексов долгоносикообразных жуков

- (Coleoptera, Curculionoidea) ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета // Российский журнал биологических инвазий. 2024а. № 3. С. 75–85. DOI:10.35885/1996-1499-17-3-075-085
- Егоров Л.В. Brentidae (Coleoptera), связанные трофически с *Alcea rosea* L., в Чувашии и сопредельных регионах // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары, 2017. С. 141–145.
- Забалуев И.А. Новые данные по чужеродным видам жуков-долгоносиков (Insecta, Coleoptera, Curculionidae) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 2. С. 68–76. DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-68-76
- Забалуев И.А. Определитель жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionidae) России. 2025 [Электронный ресурс]. URL: https://coleop123.narod.ru/key/opredslon/opred_slon.html (проверено 15.01.2025).
- Забалуев И.А., Беньковский А.О., Карпун Н.Н. Curculionidae Долгоносики // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. Ливны: ИП Мухаметов Г.В., 2019. С. 219–274, 519–520.
- Ижевск. Официальный сайт [Электронный ресурс]. URL: <https://www.izh.ru/i/info/14842.html> (дата обращения 15.01.2025).
- Ильминских Н.Г. Положение города на географической карте // Природа Ижевска и его окрестностей. Ижевск: Удмуртия, 1998. С. 7–8.
- Ильминских Н.Г., Баранова О.Г., Пузырёв А.Н. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей. Ижевск: Удмуртия, 1998. С. 81–170.
- Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 3. Polyphaga – Phytophaga. Ульяновск: Вектор-С, 2007. 256 с.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 248 с.
- Колов С.В., Коротяев Б.А. Об акклиматизации в Юго-Восточном Казахстане двух видов долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae), вредящих плодовым и ягодным культурам // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96, вып. 1. С. 185–187.
- Коротяев Б.А. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение: дис. в виде научного доклада ... доктора биол. наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 2012. 47 с.
- Коротяев Б.А., Жукова Е.А., Шалакитская О.В. О завезённом виде жуков-долгоносиков *Polydrusus formosus* Mayer (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) в Летнем саду Санкт-Петербурга // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94, вып. 4. С. 835–838.
- Коротяев Б.А., Катаев Б.М., Ковалёв А.В. О находке в Санкт-Петербурге на сирени (*Syringa* L.) ещё трёх видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97, вып. 1. С. 93–101.
- Кривец С.А. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) в зелёных насаждениях Томска // Международная научная конференция «Мониторинг состояния лесных и урбоэкосистем» (Москва, МГУЛ, 19–20 сентября 2002 г). Тезисы докладов. М., 2002. С. 132–133.
- Немков В.А. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: Университетская книга, 2011. 316 с.
- Прасолов В.Н. Долгоносики (Curculionoidea part.) Ленинградской области [Электронный ресурс]. URL: <https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/curcuspb.htm> (дата обновления: 03.12.2005)
- Пузырёв А.Н. Новые сведения об адвентивной флоре Удмуртской Республики // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы: материалы V Международной научной конференции. Ижевск: Ижевский институт компьютерных исследований, 2017. С. 102–104.
- Томилова В.Н. Энтомофауна зелёных насаждений г. Иркутска // Энтомологическое обозрение. 1962. Т. 61, вып. 1. С. 125–141.
- Шадрин В.А. Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия // Вестник Удмуртского университета. Серия Биологическое разнообразие Удмуртской Республики. 1999. Вып. 2, № 5. С. 13–33.
- Эстерберг Л.К. Насекомые Горьковского и Кировского краев // Природа Горьковского и Кировского краев. Горький: Горьковское изд-во, 1935. С. 195–203.
- Яковлев А.И. Перечень жесткокрылых, собранных Л.К. Круликовским в окр. г. Уржума Вятской губ. в 1899–1908 гг. и г. Малмыжа той же губернии в 1896–1899 гг. // Труды Русского энтомологического общества. 1910. Т. 39. С. 276–324.
- Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C.H.C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A.J., Yunakov N.N. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Work Version 3.3. 2024 [Electronic resource]. URL: <https://weevil.info/content/palaearctic-catalogue> (accessed: 10.09.2024).
- Bayer C., Winkelmann H. Rote Liste und Gesamtartenliste der Rüsselkäfer (Curculionoidea) von Berlin // Der landesbeauftragte für naturschutz und landschaftspflege / senatsverwaltung für stadtentwicklung (Hrsg.): Rote Listen der gefährdeten Pflanzen und Tiere von Berlin, 2005. 300 s.
- Cholevicka K. Curculionids (Coleoptera, Curculionidae) of Warsaw and Mazovia // Memorabilia zoological. 1981. No 34. P. 235–260.
- Germann Ch., Sattler Th., Obrist M.K., Moretti M. Xerothermophilous and grasslandubiquist species dominate the weevil fauna of Swiss cities (Coleoptera, Curculionoidea) // Mitteilungen der schweizerischen entomologischen gesellschaft, bulletin de la société entomologique Suisse 81, 2008. S. 141–154.

Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. 1901. Vol. 37, iss. 140. P. 241–272.

Smreczyński S. Klucze do oznaczania owadów Polski. XIX (98b). Ryjkowce – Curculionidae. Podrodzina – Otiorhynchinae, Brachyderinae. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1966. 130 pp.

PATTERNS OF TRANSFORMATION OF THE FAUNA OF WEEVILS (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) IN AN URBAN ENVIRONMENT (ON THE EXAMPLE OF THE CITY OF IZHEVSK)

© 2025 Dedyukhin S.V.

Federal State Educational Institution of Higher Education «Udmurt State University»,
Izhevsk, 426034, Universitetskaya street, 1/1
e-mail: ded@udsu.ru

Based on the research of 1995–2024, a high level of species richness was established (310 species from 4 families; 60% of the fauna of Udmurtia) and a comprehensive analysis of the fauna of weevils (Curculionoidea) was carried out in Izhevsk, a large industrial city located in the east of the European part of Russia. Comparison of weevil complexes of the city's ecological zones and biotope types differing in the degree of urbanization made it possible to identify the main trends in the transformation of fauna in the urban environment. It is shown that in the residential area, subject to high mosaicism of the environment and preservation of residual natural biotopes, the species richness of weevils is not lower than in the green zone of the city, but the composition and structure (range and ecological) have significant differences. A sharp depletion and cardinal transformation of the fauna structure (predominance of ruderal and eurybiont species, a noticeable proportion of species of steppe origin) are observed in the areas of urban development. Qualitative changes in the fauna during urbanization are also manifested in the appearance of a significant group of adventive species (37; 12% of the fauna). Most of them are nearby invaders that penetrated into the city following the weed-ruderal vegetation from the valleys of large rivers in the south of the republic or the forest-steppe zone of the Trans-Volga region. The main vector of invasion is self-dispersal through anthropogenically transformed biotopes. Unintentional import from remote regions with planting material or soil can be assumed for four species of weevils (*Otiorhynchus smreczynskii*, *Polydrusus formosus*, *Exomias pellucidus*, *Pholicodes* sp.).

Keywords: Coleoptera, Curculionoidea, weevils, Izhevsk, Cis-Urals, urban fauna, adventive species.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГЕМИСИНАНТРОПНОГО ВИДА – ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) (MURIDAE) В ПАРКАХ МОСКВЫ

© 2025 Карманова Т.Н.*, Феоктистова Н.Ю., Мещерский С.И.,
Мещерский И.Г., Суров А.В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Ленинский пр-т., 33, 119071, Россия
e-mail: *karmanovs94@mail.ru

Поступила в редакцию 06.05.2025. После доработки 19.07.2025. Принята к публикации 26.08.2025

Проведена оценка нейтрального генетического разнообразия (ген цитохрома *b* и 12 микросателлитных локусов) популяций гемисинантропного вида – полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) в пяти парках г. Москва, расположенных на территориях с разной степенью урбанизации, и в двух точках Московской области – в окрестностях НЭБ «Черноголовка» и Звенигородской биологической станции МГУ им. М.В. Ломоносова. Показано, что генетически наиболее обособленной является популяция, представляющая собой отдельный кластер с пониженным уровнем генетического разнообразия, из парка, расположенного ближе к центру города (Нескучный сад). Уровень генетической дифференциации популяций, населяющих парки в других районах города, выражен в значительно меньшей степени. Такая картина отличается от полученной ранее для аллельного разнообразия адаптивно-значимого экзона 2 гена DRB, входящего в состав главного комплекса гистосовместимости. Предполагается, что скорость накопления изменений по нейтральным генам значительно ниже, чем для генов, отвечающих за формирование адаптаций, например, к паразитарной нагрузке. Полученные данные по генетическому разнообразию полевых мышей в Москве как по ядерным, так и по мтДНК-маркерам указывают на то, что состояние городских популяций полевой мыши в Москве, скорее, соответствует модели [по Miles et al., 2019] «связи между городскими изолятами», чем модели «городской фрагментации». В связи с этим, а также с потенциальной эпидемиологической опасностью следует обратить внимание на необходимость проведения постоянного мониторинга городских популяций полевой мыши как в Москве, так и в других городах, где обитает данный вид.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, городская популяция, генетическая структура, микросателлитные локусы, цитохром *b*.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-087-100

Введение

Особенностью городской среды являются фрагментация биотопов, сопровождающаяся изоляцией зелёных зон, что приводит к возникновению мозаик обычно из небольших обособленных участков (например, парков, садов, кладбищ и пр.), пригодных для обитания гемисинантропных видов. К таким видам относят виды, обычно не живущие постоянно в постройках человека как истинные синантропы, но для которых благоприятными являются именно зелёные городские территории [Кучерук, 1988, Тихонова и др., 2012]. Одним из эволюционных результатов фрагментации городской среды является снижение потока генов между отдельными малыми популяциями. Это приводит к усилению генетическо-

го дрейфа и увеличению генетической дифференциации этих популяций [Beninde et al., 2018; Lourenço et al., 2017; Munshi-South et al., 2016] и, как следствие, к потере генетического разнообразия [Knapp et al., 2021]. Гипотеза об усилении дрейфа и дивергенции городских популяций носит название «модели городской фрагментации» и считается наиболее широко распространённым следствием урбанизации [Miles et al., 2019]. Однако урбанизация может способствовать и экологическому успеху некоторых видов. В частности, такие виды, как серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk., 1769.) и домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758), могут процветать в городах [Carlen & Munshi-South, 2021; Rochat et al., 2017], перемещаясь между домами по

городским коммуникациям. Для этих видов характерно высокое генетическое разнообразие, что согласуется с моделью «связи между городскими изолятами» (urban facilitation model) [Miles et al., 2018, 2019]. Важно понимать, каким эволюционным потенциалом обладает каждый конкретный вид, который прошёл через «сито» городской эволюции.

Одним из широко распространённых в Москве видов является полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771). Помимо Москвы, она отмечена в Санкт-Петербурге [Ключник, Старостина, 1963], Нижнем Новгороде [Петров и др., 1980], Томске [Андреевских, 2012], Екатеринбурге [Черноусова, 1992]. В Западной части Европы полевая мышь обитает в Варшаве [Гливич, 1980; Adamczewska-Andrzejewska et al., 1988; Gortat et al., 2013, 2015, 2017], Брно [Pelikan et al., 1983; Баруш, 1980], Берлине [Knijnenburg, 1971; Klawitter, 1976], Лейпциге [Klenke, 1986] и в ряде других городов. Показано, что в природе полевые мыши легко преодолевают неблагоприятные для них биотопы и способны в течение одних суток использовать несколько изолированных благоприятных участков среды [Хляп и др., 1986]. В городах она перемещается, скорее всего, по «зелёным коридорам» на расстояние до одного километра и более, что позволяет ей проникать на новые озеленённые территории города. Поэтому по сравнению с другими менее мобильными видами она в меньшей степени подвержена антропогенному прессу [Liro, 1985]. Кроме того, полевая мышь – эврифаг, что является одним из основных условий адаптаций гемисинантропных грызунов к существованию в городах [Петров и др., 1980, Карасёва и др., 1999]. В её городской рацион по сравнению с рационом сельской местности входит больше животной пищи, в том числе разнообразные продукты питания человека (от хлеба и конфет до колбасы и картошки) [Карасёва и др., 1999; Петров и др., 1980; Babinska-Werka, 1981]. То есть в городе корма полевой мыши более калорийны, что наряду с более тёплым городским климатом, большим количеством удобных укрытий позволяет успешнее размножаться и поддерживать более высокую численность, чем за городом. Кроме того, в городе полевая мышь

более успешно переживает зимы также из-за доступности разнообразных калорийных кормов [Карасёва и др., 1999; Андреевских, 2012; Тихонова и др., 2012; наши наблюдения]. Таким образом, по целому комплексу причин этот вид является хорошей моделью для изучения процесса синурбанизации, который сопровождает инвазии млекопитающих в города [Хляп, Варшавский, 2010]. Кроме того, полевая мышь является носителем более 15 патогенов человека, среди которых возбудители геморрагической лихорадки с почечным синдромом, лептоспирозов и туляремии, она также является хозяином ряда эктопаразитов [Никитина и др., 1960; Карасёва и др., 1999; Транквилевский и др., 2016], что обуславливает необходимость пристального внимания к состоянию её городских популяций.

Полевую мышь регистрировали в окрестностях Москвы на обрабатываемых полях с конца XIX века [Сатунин, 1895]. В 1913 г. Огнев указывал на её присутствие на Воробьёвых горах и в парке Покровское-Стрешнево [Огнев, 1913]. При этом её не регистрировали в Измайловском парке и на Лосином острове [Капланов, 1928, Кузнецов, 1928, Паровщиков, 1941]. В середине прошлого века полевая мышь занимала только четвёртое место по распространённости среди других видов грызунов на территории города [Тихонова и др., 1997]. Однако к началу 2000-х гг. вид стал абсолютным доминантом на озеленённых территориях мегаполиса [Карасёва и др., 1999].

Ранее [Феоктистова и др., 2025] мы оценили аллельное разнообразие экзона 2 гена DRB, входящего в состав главного комплекса гистосовместимости, в популяциях полевой мыши, обитающей в парках Москвы, расположенных на территориях с разной степенью урбанизации. Было показано, что наиболее отличной по адаптивно-значимым генетическим особенностям является популяция, населяющая парк с наименьшей антропогенной нагрузкой (Битцевский лесопарк). Здесь отмечено наибольшее число аллелей и наибольшее разнообразие представленных в популяции индивидуальных генотипов. В районах с более высокой антропогенной нагрузкой аллельный спектр и разнообразие индивидуальных генотипов были ниже.

Основные задачи представляемого исследования заключаются в анализе генетической структуры и изменчивости городских популяций полевой мыши в Москве на основе селективно-нейтральных маркеров, в оценке связи этих параметров со степенью урбанизации территорий и в сравнении полученных результатов с данными о популяционных особенностях аллельного разнообразия адаптивно-значимого локуса экзона 2 гена DRB.

Материалы и методы

Районы исследования

Наиболее комплексной характеристикой для типизации городской среды по степени урбанизации можно считать соотношение вакантных и застроенных территорий. При характеристике зон урбанизации мы используем схему, описанную нами ранее [Феоктистова и др., 2025], в которой рассматриваются городские ландшафты по мере уменьшения

степени антропогенной нагрузки от центра к периферии [по Исакову, 1967; Тихоновой и др., 1997; Карасёвой и др., 1999]. С увеличением номера зоны уровень урбанизации снижается от очень высокого (I) до очень низкого (VI).

Отловы полевых мышей проводили в мае–июне 2023–2024 гг. В Москве места отлова были приурочены к пяти паркам города, расположенным на территориях с разной степенью антропогенной нагрузки (рис. 1).

Нескучный сад (III зона урбанизации) – наиболее урбанизированная и близкая к центру города из выбранных для исследования территорий. С одной стороны Нескучный сад граничит с Ленинским проспектом, с другой – примыкает к набережной р. Москва. Это самый крупный парк Москвы, располагающийся в пределах Третьего транспортного кольца. Территория парка характеризуется высокой степенью рекреационной нагрузки и наличием

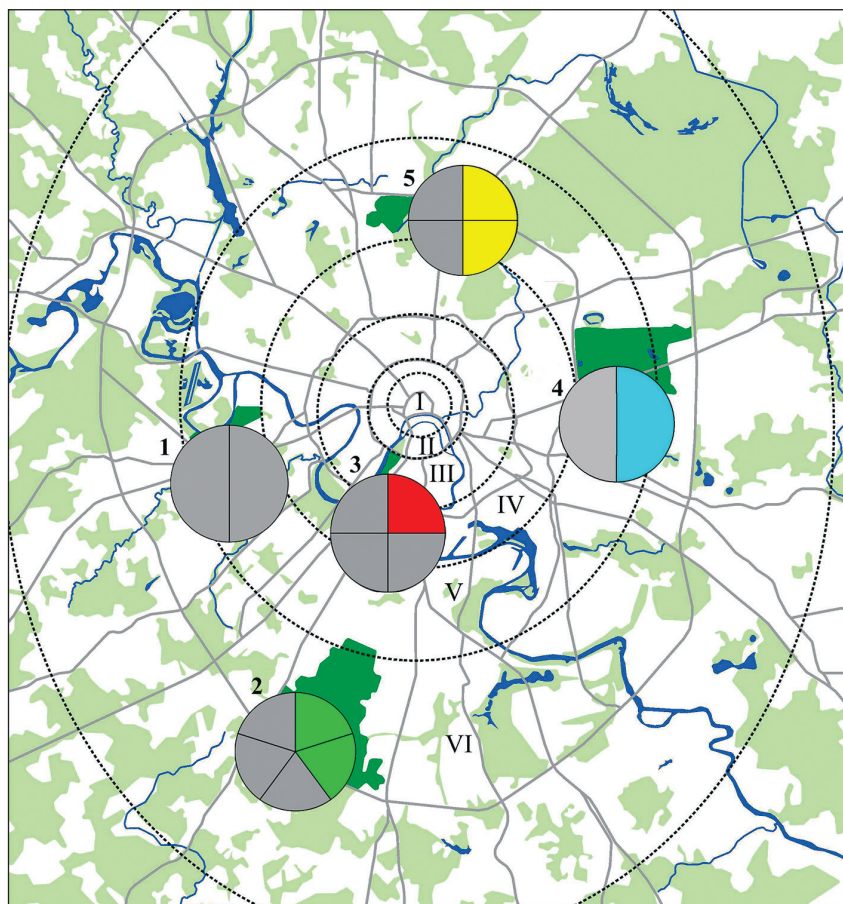


Рис. 1. Гаплотипы полевых мышей в пяти исследованных парках г. Москвы: 1 – Филевский парк; 2 – Битцевский лесопарк; 3 – Нескучный сад; 4 – Терлецкий парк; 5 – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина; в круговых диаграммах показано количество секторов, соответствующих числу обнаруженных гаплотипов; цветные секторы обозначают уникальные для данного парка гаплотипы, серый цвет – общие гаплотипы для нескольких парков; римские цифры – зоны урбанизации (по Тихоновой и др., 2012).

ем зон для отдыха и занятий спортом. Отловы полевых мышей проводились в лесном массиве Нескучного сада паркового типа в 400 м от Ленинского проспекта.

Филевский парк (V зона урбанизации) расположен вдоль р. Москва и является частью зелёной зоны, включающей природно-исторический парк Москворецкий. За последние годы здесь были проведены работы по благоустройству: появились асфальтовые дорожки, спортивные и детские площадки. Отловы полевых мышей проводились в 50 м от Филевской набережной в нижней части парка вблизи родников.

Терлецкий парк (V зона урбанизации). Парк отличается близким расположением к жилым районам старой малоэтажной и новой многоэтажной застройки. Отловы здесь проводили в лесном массиве на парковой территории вблизи мест рекреации, детских площадок и конноспортивного комплекса. Рядом с местами отловов находится старая дубрава и парковые пруды.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН (ГБС) (V зона урбанизации). Одна линия ловушек здесь была размещена на территории исторической Останкинской дубравы, в которой преобладают старовозрастные дуб, липа, осина и ель. Вторая линия ловушек – на территории экспозиции Дендрария, расположенной на пологом склоне р. Лихоборка и представленной разнообразными культивируемыми видами древесных и кустарниковых растений. Обе линии на территории ГБС находились на территориях, закрытых для свободного посещения.

Битцевский лесопарк (VI зона урбанизации) – наиболее удалённая от центра города с наименьшей степенью урбанизации территория; самый крупный лесной массив в черте города из всех исследованных парков. С южной стороны лесопарк граничит с Московской кольцевой автодорогой, за которой располагается обширный Бутовский лесопарк. Животных отлавливали в южной части лесопарка, к югу от р. Городня.

Нескучный сад, Филевский парк и Битцевский лесопарк находятся на правом берегу р. Москва, а ГБС и Терлецкий парк – на левом (см. рис. 1).

Расстояние между городскими исследованными зелёными зонами составляет от 8 (Нескучный сад и Филевский парк) до 26 км (Битцевский лесопарк и ГБС) по прямой (см. рис. 1), однако они отделены друг от друга городской территорией со зданиями и густой сетью широких улиц с различной интенсивностью движения.

В Подмоскowie полевые мыши были отловлены в двух местах – на старой залежи у д. Луцино рядом со Звенигородской биостанцией МГУ им. Ломоносова (ЗБС) и на территории Научно-экспериментальной базы «Черноголовка» ИПЭЭ РАН (НЭБ «Черноголовка»). Расстояние между местами отловов в Подмоскowie составило более 100 км по прямой.

Отбор проб

Сбор материала был осуществлен в ходе неизбирательного отлова с помощью живоловок. Всего за сезон 2023–2024 гг. поймано 82 особи полевой мыши, у каждой был отобран кусочек ткани ушной раковины. Образцы ткани животных фиксировали в 96%-м этаноле для проведения дальнейшего генетического анализа.

Тотальную ДНК выделяли с использованием набора реагентов Diatomä DNA Prep 200 ООО «Лаборатория Изоген», (Москва, Россия) по инструкции производителя. Полученные растворы ДНК хранили при низкой температуре (–18°C).

Последующую постановку ПЦР осуществляли на базе смеси Mag Mix 2025 (ЗАО «Диалат», Москва, Россия). Праймеры были синтезированы в НПК «Синтол» (Москва).

Митохондриальная ДНК (мтДНК). В качестве маркера филогенетических линий была использована последовательность гена цитохрома *b* (*cytb*). Для амплификации этого гена использованы праймеры L14115 (5'-GACATGAAAAATCATCGTTG-3') и H15300 (5'-GTTTACAAGACCAGAGTAAT-3'), рекомендованные в работе Yasuda et al., 2005. Условия ПЦР-реакции: I: 94° – 3 мин; II: (94° – 45с, 54° – 1.5 мин, 70° – 2 мин) × 30 циклов; III: 70° – 3 мин.

Полученные ПЦР-продукты очищали пересаживанием в этанол-ацетатном буфере с

промывкой 70%-м этанолом. Результат визуализировали электрофорезом в 1.5%-м агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Очищенный ПЦР-продукт использовали в качестве матрицы для постановки терминирующих реакций на базе набора реагентов BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, США) по инструкции производителя. Определение нуклеотидных последовательностей проводили на автоматическом анализаторе AB3500 (США). Для каждого образца определение делали дважды – с постановкой реакции с прямым и обратным праймером. Совмещение полученных индивидуальных последовательностей и их выравнивание проводили с помощью программы BioEdit v.7.0.1 [Hall et al., 2011] с коррекцией вручную.

Анализ был выполнен для 8 образцов каждой из городских выборок и для 6 образцов выборки из НЭБ «Черноголовка». Для всех образцов ($n = 46$) получены полные последовательности гена (длиной 1140 п.н., выравнивание по последовательности полного митохондриального генома полевой мыши GenBank KY851893.1). Уникальные последовательности (гаплотипы) депонированы в базе данных Генбанк с № PV636909 (Mos01), PV636910 (Mos02), PV636911 (Mos03), PV636912 (Mos04), PV636913 (Mos05), PV636914 (Mos06), PV636915 (Mos07), PV636916 (Mos08), PV636917 (Mos09), PV636918 (Mos10), PV636919 (Mos11), PV636920 (Mos12).

Ядерная ДНК. Был проанализирован аллельный состав 12 микросателлитных локусов: SFM2, SFM5, SFM6, SFM7, SFM9 [Wu et al. 2008, Gortat et al. 2015], MSAF22, [Ohnishi et al., 1998, Gortat et al. 2015], CAA2A, GTTF9A, CAGAD1A, GTTC4A, GTTD8S, TNF [Makova et al., 1998, Gortat et al., 2015].

Один из праймеров каждой пары, использованной при постановке ПЦР, был снабжен флуоресцентной меткой (FAM, R6G, ROX или TAMRA).

Амплификация проведена при следующих параметрах цикла, одинаковых для всех локусов: 94° – 15 мин; II: (94° – 30 с, 57° – 3 мин, 72° – 1 мин) × 30 циклов; III: 68° – 15 мин.

Размерный состав полученных ПЦР-продуктов определяли методом капиллярного

электрофореза на автоматическом анализаторе AB 3500 Thermo Fisher Scientific (Applied Biosystems) в присутствии размерного стандарта GeneScan 500 LIZ Size Standard (Thermo Fisher Scientific). Для расшифровки сигнала использовали программу GeneMapper v.4 Thermo Fisher Scientific (Applied Biosystems). Аллельный состав определяли путём соотношения полученных значений длин фрагментов с размерными классами, соответствующими ожидаемому мотиву локуса (два нуклеотида во всех случаях).

Статистическую обработку результатов, включающую оценку гаплотипического и нуклеотидного разнообразия и оценку различий между популяциями по индексу F_{st} (на основе частот встреченных гаплотипов) для мтДНК, оценку ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, оценку различий между популяциями (F_{st} критерий) и оценку корреляции между генетическими дистанциями и разделяющим популяции расстоянием (тест Мантеля) для микросателлитных локусов, проводили в программе Arlequin v.3.5 [Excoffier, Licher, 2010]. Географические дистанции определяли с использованием программы Google Earth как прямое расстояние между местами, соответствующими координатам мест отлова. Показатели среднего числа аллелей, аллельного богатства (allelic richness, AR), коэффициент инбридинга (F_{IS}) и соответствие распределения частот аллелей уравнению Харди-Вайнберга определяли с использованием программы Fstat v. 2.9.3 [Goudet, 2001]. Для построения медианной сети вариантов нуклеотидных последовательностей методом Median Joining использовали программу NetWork v.4.6.1.6 [Bandelt et al. 1999].

Оценку генетической структуры населения полевой мыши проводили на основе анализа частот аллелей методом кластеризации, реализованным в программе Structure v. 2.3.4 [Pritchard et al., 2000], при 500 000 итераций основного анализа и 100 000 итераций отжига в пяти повторностях для каждой гипотезы ($K = 1-8$). Оценку результатов проводили с использованием онлайн-сервиса StructureSelector [Li, Liu, 2018], принимая во внимание выраженность изменений вероят-

Таблица 1. Разнообразие гаплотипов гена *cytb* в исследованных выборках полевых мышей из разных парков г. Москва и НЭБ «Черноголовка»

Выборка	Число особей (n)	Число гаплотипов (h)	Гаплотипическое разнообразие (H)	Нуклеотидное разнообразие (π, %)
Филевский парк	8	2	0.571	0.19
Битцевский лесопарк	8	5	0.893	0.22
Нескучный сад	8	4	0.750	0.11
Терлецкий парк	8	2	0.571	0.25
ГБС	8	4	0.750	0.29
НЭБ «Черноголовка»	6	3	0.733	0.17

ности при переходе от одной тестируемой гипотезы к следующей (показатель Delta K [Earl, von Holdt, 2011] по методу Evanno [Evanno et al., 2005] и наибольшее среднее значение показателя логарифма вероятности ($\ln P(K)$) для каждой из тестируемых гипотез.

Результаты

Митохондриальная ДНК

Для всех пойманных в Москве полевых мышей было отмечено десять гаплотипов гена *cytb* и ещё два обнаружено на территории НЭБ «Черноголовка». Минимальная дистанция между гаплотипами составляла одну, а

максимальная – семь нуклеотидных замен. В локальных выборках было отмечено от двух (Филевский и Терлецкий парки) до пяти (Битцевский лесопарк) гаплотипов. Наименьшее число гаплотипов и самые низкие значения индекса гаплотипического разнообразия обнаружены в Филевском и Терлецком парках, а самые высокие значения – в Битцевском лесопарке (табл. 1, см. рис. 1).

В Терлецком парке и Нескучном саду обнаружено по одному уникальному гаплотипу, а в Битцевском лесопарке и ГБС – по два. В Филевском парке уникальных гаплотипов обнаружено не было (см. рис. 1, 2). Кроме

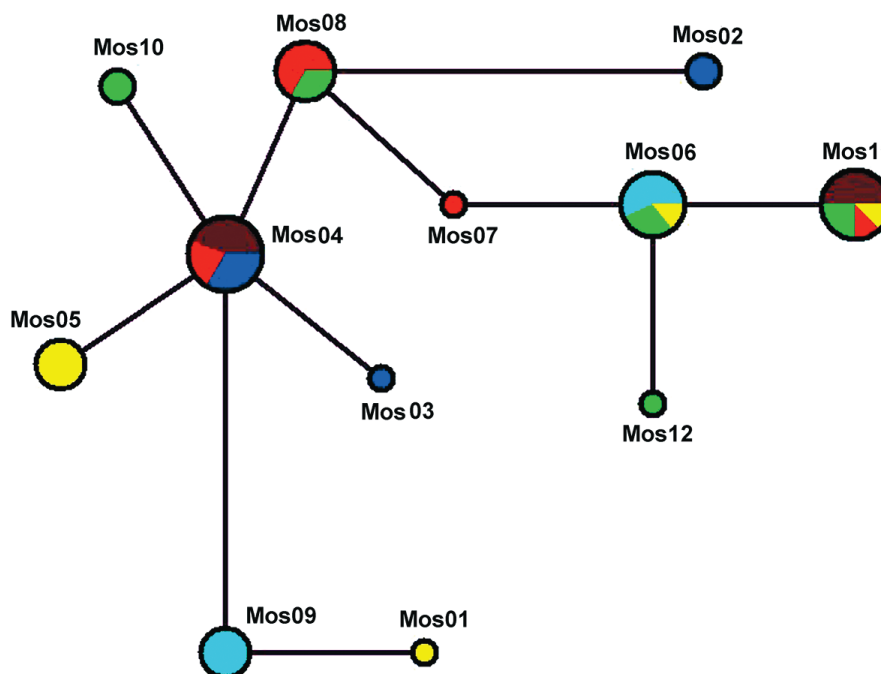


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов гена *cytb*, отмеченных в исследованных популяциях полевой мыши в г. Москва: размеры кружков соответствует числу гаплотипов, встреченных в выборке; минимальное расстояние между кружками соответствует одной нуклеотидной замене; красный цвет обозначает гаплотипы из Нескучного сада, зеленый – Битцевского лесопарка, голубой – Терлецкого парка, желтый – Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина, фиолетовый – Филевского парка, синим – гаплотипы НЭБ Черноголовка.

Таблица 2. Попарные генетические дистанции (F_{st} , %, на основе частот встречаемости гаплотипов гена *cvtb*) между выборками полевых мышей из разных парков г. Москва и НЭБ «Черноголовка»

	Филевский парк	Битцевский лесопарк	Нескучный сад	Терлецкий парк	ГБС
Филевский парк	***				
Битцевский лесопарк	21.91 P = 0.009	***			
Нескучный сад	18.68 P = 0.126	4.41 P = 0.252	***		
Терлецкий парк	42.85 P = 0.000	16.32 P = 0.045	33.92 P = 0.000	***	
ГБС	24.49 P = 0.036	12.38 P = 0.072	22.58 P = 0.000	29.52 P = 0.000	***
НЭБ «Черноголовка»	13.68 P = 0.108	18.15 P = 0.000	15.18 P = 0.072	35.47 P = 0.000	25.77 P = 0.000

уникальных гаплотипов, отмечены четыре массовых гаплотипа, встреченные сразу в нескольких парках и на территории НЭБ «Черноголовка». Наиболее широко распространённым оказался гаплотип Mos 11, который был встречен в четырёх парках города (Битцевском лесопарке, Нескучном саду, Филевском парке и в ГБС), гаплотип Mos 06 оказался распространён в трёх парках (Битцевском лесопарке, ГБС и Терлецком парке). Гаплотип Mos 04, занимающий наиболее центральное положение на сети гаплотипов, был обнаружен в Нескучном саду, Филевском парке и на НЭБ «Черноголовка», а гаплотип Mos 08 только в двух парках города – в Нескучном саду и Битцевском лесопарке (см. рис. 1, 2).

Генетические дистанции (значение индекса F_{st} , основанного на частоте встречаемости

различных гаплотипов) между выборками варьировали от 4 до 43% без выраженной связи с расстояниями между местами отлова (табл. 2).

Микросателлитные маркеры

Показатели генетического разнообразия, оцениваемого по результатам анализа микросателлитных локусов, представлены в табл. 3. Ни для одной из выборок значение F_{is} не имело достоверных отличий от нуля. Уровень ожидаемой гетерозиготности, среднее число аллелей на локус и значения индекса аллельного богатства были минимальными в Нескучном саду и Терлецком парке. Доля уникальных аллелей (*private*) минимальна в Нескучном саду, наиболее высока в выборке из НЭБ «Черноголовка», а из городских попу-

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия городских популяций полевых мышей в разных парках Москвы и в Подмоскowie по 12 микросателлитным локусам

	Филевский парк	Битцевский лесопарк	Нескучный сад	Терлецкий парк	ГБС	НЭБ «Черноголовка»	ЗБС
n	14	10	20	8	8	15	7
A	6.000	6.000	4.833	4.667	5.250	6.500	4.833
AR	4.488	4.906	3.768	4.250	4.676	4.792	4.580
pr., %	4.170	8.330	3.450	8.93	6.350	16.67	3.450
He	0.650	0.721	0.607	0.598	0.683	0.706	0.678
F _{is}	-0.042 (P = 0.849)	0.101 (P = 0.020)	0.055 (P = 0.073)	0.016 (P = 0.420)	0.011 (P = 0.433)	0.019 (P = 0.294)	-0.037 (P = 0.798)

Примечание: n – объем выборки; A – среднее число аллелей на локус; AR – показатель аллельного богатства (allelic richness); pr. – доля приватных (отмеченных только в данной популяции) аллелей; He – ожидаемая гетерозиготность; F_{is} – коэффициент инбридинга с указанием вероятности соответствия полученного значения уравнению Харди-Вайнберга (критическому 5%-му уровню с учётом поправки Бонферрони соответствует величина 0.0006).

Таблица 4. F_{ST} -дистанции между исследованными городскими и сельскими популяциями полевых мышей

	Филевский парк	Битцевский лесопарк	Нескучный сад	Терлецкий парк	ГБС	НЭБ «Черноголовка»	ЗБС
Филевский парк	***						
Битцевский лесопарк	0.0650 P = 0.000	***					
Нескучный сад	0.0915 P = 0.000	0.1037 P = 0.000	***				
Терлецкий парк	0.0906 P = 0.000	0.0509 P = 0.000	0.0931 P = 0.000	***			
ГБС	0.0425 P = 0.000	0.0461 P = 0.000	0.0805 P = 0.000	0.0575 P = 0.000	***		
НЭБ «Черноголовка»	0.0629 P = 0.000	0.0695 P = 0.000	0.1068 P = 0.000	0.0730 P = 0.000	0.0465 P = 0.000	***	
ЗБС	0.0774 P = 0.000	0.0373 P = 0.00901	0.08336 P = 0.000	0.03332 P = 0.00901	0.04080 P = 0.00901	0.04533 P = 0.000	***

Таблица 5. Результат оценки популяционной структуры при анализе обобщённой выборки методом кластеризации

К	1	2	3	4	5	6	7	8
Mean LnP(K)	–3348	–3197	–3185	–3169	–3299	–3495	–3565	–3478
Delta K	n/a	218	0.889	28.37	1.743	1.237	1.335	n/a

ляций – в Битцевском лесопарке и Терлецком парке. Кроме того, в Битцевском лесопарке отмечены самые высокие значения аллельного богатства и ожидаемой гетерозиготности (табл. 3). Во всех остальных городских популяциях гетерозиготность имела сходные значения.

При оценке по F_{ST} -критерию наибольший уровень отличий (8.05–10.7%, в среднем 9.3%, табл. 4) характеризует популяцию из Нескучного сада. Уровень отличий всех остальных городских популяций между собой варьирует в пределах 4.3–9.1%, в среднем 5.9%, при отсутствии связи генетических дистанций с расположением парка в той или иной части города (Тест Мантеля $rY1 = -0.501$, $P = 0.906$). Уровень отличий двух природных популяций от городских также находится в этих пределах, составляя: 4.7–7.3%, в среднем 5.4% (4.7% без учета отличий от популяции Нескучного сада), для НЭБ «Черноголовка» и 3.3–7.7%, в среднем 5.4 и 4.7% соответственно, для ЗБС МГУ (см. табл. 4).

При анализе популяционной структуры методом кластеризации наибольшее значение показателя Delta K выявляется при тестировании гипотезы $K = 2$ (табл. 5), соответствующей

разделению обобщённой выборки на популяцию Нескучного сада и всё остальное население полевой мыши в парках Москвы и в Подмосковье (рис. 3).

Наибольшее среднее значения показателей LnP(K) и Delta K выделены жирным шрифтом (см. табл. 5).

Максимальное значение логарифма вероятности (показатель Mean LnP(K)) отмечается для гипотезы $K = 4$, соответствующей и обособленному положению полевых мышей Нескучного сада, Филевского парка и НЭБ «Черноголовка». При тестировании гипотезы $K = 6$ определённая степень обособленности проявляется также у мышей из Битцевского лесопарка. Однако дальнейшей дифференциации в выборках Терлецкого парков, ГБС и ЗБС метод кластеризации не выявляет.

Обсуждение

В настоящей работе мы впервые исследовали разнообразие гена цитохрома *b* и микросателлитных ядерных маркеров у полевой мыши в пяти парках г. Москва, расположенных на территориях с разной степенью урбанизации, а также в двух районах Подмосковья (НЭБ «Черноголовка» и ЗБС).

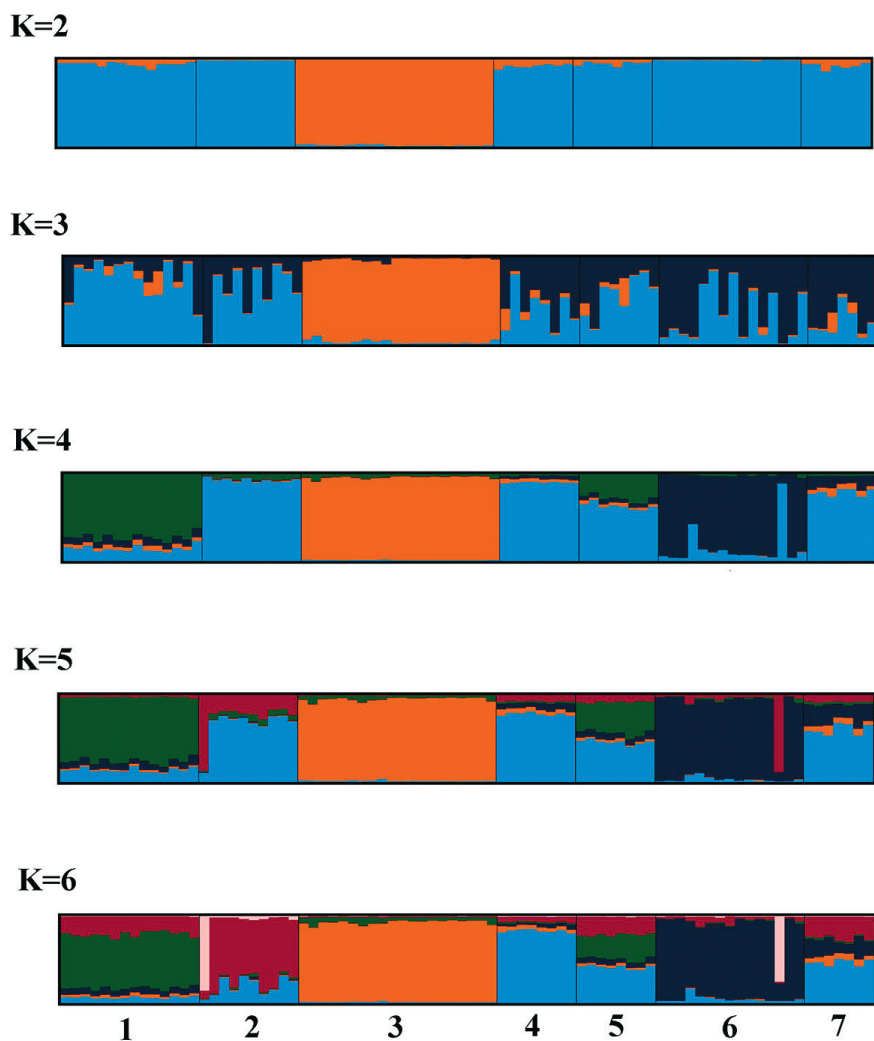


Рис. 3. Структура популяций полевых мышей, построенная на основании анализа 12 микросателлитных маркеров в программе STRUCTURE: цифры снизу соответствуют следующим популяциям полевых мышей: 1 – Филевский парк; 2 – Битцевский лесопарк; 3 – Нескучный сад; 4 – Терлецкий парк; 5 – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина; 6 – НЭБ «Черноголовка»; 7 – Звенигородская биостанция.

Анализ распределения гаплотипов гена цитохрома *b* в разных парках Москвы и в Подмосковье показал, что из 12 обнаруженных нами гаплотипов ранее были известны только три. Два из них широко распространены от Урала до Москвы, а один обнаружен также у мышей из Чехии [Koh et al., 2014, Yalkovskaya et al., 2022]. Как эти три, так и остальные девять обнаруженных гаплотипов входят в состав клады 1, обитающей на территории от Восточной Европы до Урала [Yalkovskaya et al., 2022]. Максимальная дистанция между двумя гаплотипами, обнаруженными в Москве, составляет семь замен, что сопоставимо с дистанциями, обнаруженными между гаплотипами данной клады, встречающимися иногда на расстоянии более 3000 км друг от друга – в Восточной Европе и на Урале.

Интересно отметить, что различия по частотам встречаемости гаплотипов между парками Москвы довольно велики (F_{st} до 33–42%). Обнаруженное в городе гаплотипическое разнообразие также соответствует таковому, описанному для огромной территории от Предуралья до Алтая [Yalkovskaya et al., 2022]. На этой территории для 122 животных был обнаружен 41 гаплотип, т.е. 0.34 гаплотипа на особь. На территории Москвы обнаружено 10 гаплотипов у 40 животных, что составляет около 0.25 гаплотипа на особь. То есть разнообразие в целом на территории города высокое и близко к таковому на значительной части ареала вида.

Наибольшее гаплотипическое разнообразие отмечается в Битцевском лесопарке (см. рис. 1). Этот парк занимает краевое положение

ние в городе (VI зона урбанизации). Во всех других парках города разнообразие ниже (см. рис. 1). В парках с правого берега Москвы реки было обнаружено семь, а с левого – пять гаплотипов. Два гаплотипа оказались общими для популяций с правого и левого берега (Mos 06, Mos 11) (см. рис. 2).

Тот факт, что в настоящем исследовании мы не обнаружили значительного снижения генетического разнообразия местных популяций в Москве, свидетельствует о том, что они издавна обитали на этой территории и постепенно становились изолированными по мере роста застроенной территории и площади города. Этим ситуация в Москве может отличаться от ситуации в Варшаве, где полевые мыши появились около 100 лет назад и генетическая структура их городских популяций, вероятно, была сформирована генетическим дрейфом, а также ограниченной иммиграцией особей [Gortat et al., 2013, 2015].

Анализ микросателлитных данных показал, что наиболее обособленной в Москве является популяция Нескучного сада (III зона урбанизации) (см. рис. 3). Анализ свидетельствует о присущих ей более низких значениях показателей генетического разнообразия по сравнению с популяциями других парков города. Территория, где обитает эта популяция, расположена ближе к центру города, чем другие изученные. Она окружена густо застроенной местностью и ограничена многополосной магистралью и Москвой-рекой. Следует также отметить, что обособление этой территории как парковой зоны началось довольно давно, около 200 лет назад. Надо отметить, что ситуация с выраженной генетической обособленностью популяции Нескучного сада весьма похожа на парковую территорию (U4) в центре Варшавы [Gortat et al., 2013, 2015]. Однако наблюдаемая гетерозиготность в популяции полевой мыши из Нескучного сада выше, чем в столице Польши (0.607 против 0.475) [Gortat et al., 2013]. Это может свидетельствовать об относительном благополучии даже такой сильно обособленной городской группировки в Москве. Вероятно, численность этой популяции и её генетическое разнообразие достаточно, чтобы в ней могли сформироваться свои, специфические

адаптации к существованию в городе. Нечто сходное было показано для популяций белых хомьков (*Peromyscus leucopus*) из трёх парков Нью-Йорка, где гены, ответственные за иммунные характеристики особей (так же, как и ряд других, например, ответственных за переработку продуктов, богатых жирами), находятся под выраженным влиянием положительного отбора [Harris et al., 2013; Harris; Munshi-South J., Kharchenko K., 2010; Munshi-South, 2017].

В нашем предыдущем исследовании было отмечено, что в Нескучном саду отсутствует нейтральная изменчивость по адаптивным генам МНС – каждый из присутствовавших в популяции аллелей кодировал уникальную аминокислотную последовательность с присутствующим ей вариантом антигенсвязывающего участка [Феоктистова и др., 2025]. Однако аналогичная ситуация была характерна и для других исследованных парков города, за исключением сильно удалённого от центра Битцевского лесопарка (VI зона урбанизации), что свидетельствует о том, что определённые эволюционные изменения в исследованных нами городских популяциях по адаптивным генам уже произошли.

Популяция полевой мыши из Битцевского лесопарка характеризуется наибольшими значениями аллельного богатства и ожидаемой гетерозиготности. Кроме того, в ранее проведённом исследовании мы также показали наибольшее разнообразие этой популяции по адаптивным генам главного комплекса гистосовместимости [Феоктистова и др., 2025]. Подобная ситуация была обнаружена для популяции со сходным краевым расположением в г. Варшава [Gortat et al., 2013].

Что касается генетической дифференциации популяций полевой мыши в парках Москвы, то разделяющая их дистанция зачастую выше таковой, обнаруженной для естественных популяций, обитающих на расстоянии более 1000 км друг от друга (максимальная дистанция обнаружена между популяциями из Среднего Приамурья и Сибири + Казахстан (11%)) [Фрисман и др., 2019]. Сходная картина наблюдалась как при анализе естественных популяций всего по пяти микросателлитным локусам, так и при анализе островных и

материковых популяций полевой мыши по 13 микросателлитным локусам в национальных парках Кореи, также расположенных на значительном географическом расстоянии друг от друга [Jo et al., 2016]. При этом генетические дистанции между популяциями полевой мыши в Варшаве так же, как и в Москве, составляют от 4 до 16% [Gortat et al., 2013, 2015]. Интересно, что генетическая структура у желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*, Ognev, 1922) выражена четче, хотя она заселила Варшаву всего около 30 лет [Gortat et al., 2010, Gortat et al. 2017]. Это говорит о том, что разные гемисинантропные виды с разной историей заселения города по-разному реагируют на антропогенный пресс. Подобная картина требует особого внимания к каждому конкретному виду, населяющему город. Полученные нами результаты по генетическому разнообразию полевых мышей в Москве как по ядерным, так и по мтДНК- маркерам указывают на то, что популяции этого гемисинантропного вида в городе относительно благополучны и их состояние, скорее, соответствуют модели «связи между городскими изолятами», чем модели «городской фрагментации» [Miles et al., 2018, 2019]. Этот вид может быть использован в качестве биоиндикатора как при исследовании паразитарной нагрузки [Феоктистова и др., 2025], так и при анализе загрязнения парков города тяжёлыми металлами [Беленкова и др., 2025]. В связи с потенциальной эпидемиологической опасностью следует обратить внимание на необходимость проведения регулярного мониторинга городских популяций полевой мыши.

Выводы:

1. У гемисинантропного вида – полевой мыши в Москве гаплотипическое разнообразие по гену цитохрома *b* соответствует такому на всей европейско-казахстанской части ареала вида. На территории города встречаются гаплотипы, обнаруженные на огромном расстоянии – от Чехии до Урала.

2. Генетические дистанции популяций полевой мыши в разных парках города не коррелируют с географическими расстояниями между ними и зачастую являются большими, чем между природными популяциями, распо-

ложенными на расстоянии 1000 км и более. Генетическое разнообразие минимально в расположенном ближе всех к центру города Нескучном саду – парке, который находится, скорее всего, дольше в изоляции от других территорий.

3. Адаптивное разнообразие и разнообразие по микросателлитным маркерам демонстрирует несколько разную направленность. По адаптивным маркерам сниженное генетическое разнообразие обнаруживается во всех исследованных парках, кроме занимающего краевое положение Битцевского лесопарка (VI зона урбанизации); по нейтральным – только в Нескучном саду (III зона урбанизации).

4. Полученные нами данные по генетическому разнообразию полевых мышей в Москве, скорее, соответствуют модели [по Miles et al., 2019] «связи между городскими изолятами», чем модели «городской фрагментации».

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 24-14-00025.

Конфликт интересов у соавторов

Отсутствует.

Соблюдение этических норм

Процедура сбора материала одобрена биоэтической комиссией ИПЭЭ РАН (протокол № 226, от 04.03.2024).

Литература

- Андреевских А.В. Эколого-физиологические и этологические адаптации полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в городской среде: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Томский государственный университет, 2012. 24 с.
- Баруш В. Синантропизация и синурбанизация позвоночных животных как процесс формирования связей между популяциями животных и человеком // *Studia Geographica (Brno)*. 1980. Т. 71, № 1. С. 1–25.
- Беленкова В.В., Карманова Т.Н., Мещерский С.И., Суров А.В., Кацман Е.А., Феоктистова Н.Ю. Биаккумуляция тяжёлых металлов и мышьяка в тканях полевых мышей (*Apodemus agrarius*) (Muridae, RODENTIA), обитающих в парках г. Москвы // *Поволжский экологический журнал*. 2025. № 2 (в печати).

- Гливич И. Исследования процесса синурбанизации животных на примере городских популяций // *Studia Geographica (Brno)*. 1980. Т. 71, № 1. С. 95–104.
- Исаков Ю.А. Изменение условий жизни животных в Москве в связи с ростом и благоустройством города // *Животное население Москвы и Подмосковья*. 1967. С. 74–79.
- Капланов Л.Г. Очерки современной фауны зверей Измайловского заповедника. М.: Московский краевед, 1928. Вып. 5. С. 46–51.
- Карасёва Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 246 с.
- Ключник Н.С., Старостина А.В. О несинантропных видах грызунов Ленинграда // *Зоол. журн.* 1963. Т. 42, № 10. С. 1554–1560.
- Кузнецов Б.А. Предварительный обзор стационарного распространения позвоночных в Погонно-Лосино-островском лесничестве // *Тр. по лесн. опытно. делу*. 1928. Т. 4. № 68. С. 15–36.
- Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населённых пунктов различных регионов СССР // *Общая и региональная териогеография*. М.: Наука, 1988. С. 165–238.
- Никитина Н.А., Шлугер И.С., Рубина М.А. Подвижность полевых мышей в связи с их значением в прокормлении клещей в предгорьях Алтая // *Мед. паразитология и паразитарные болезни*. 1960. Т. 29, № 1. С. 31–39.
- Огнев С.И. Fauna Mosquensis. Опыт описания фауны Московской губернии. Т. 1: Млекопитающие. Ч. 1: Chiroptera, Insectivora, Rodentia. М.: Изд-во Комиссии по исслед. фауны Моск. губернии, 1913. 310 с.
- Паровщиков В.Я. Очерк фауны Тимирязевской с/х академии // *Всерос. общество охраны природы*. 1941. Т. 8, ч. 2. С. 304–310.
- Петров В.С., Леонтьева М.Н., Соловьёва Ю.К. и др. К изучению фауны и экологии грызунов большого города // *Грызуны: мат. V Всероссийского совещания*. М.: Наука, 1980. С. 434–435.
- Сатунин К.А. Позвоночные Московской губернии. Вып. 1: Млекопитающие // *Изв. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии*. 1895. Т. 36. С. 3–16.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суков А.В. Распределение мелких млекопитающих и типизация незастроенных территорий г. Москвы // *Успехи современной биологии*. 1997. Т. 117, № 2. С. 218–239.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суков А.В., Богомолов П.Л., Котёнкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2012. 373 с.
- Транквилевский Д.В., Царенко В.А., Жуков В.И. Современное состояние эпизоотологического мониторинга за природными очагами инфекций в Российской Федерации // *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2016. № 2. С. 19–24.
- Феоктистова Н.Ю., Карманова Т.Н., Мещерский И.Г., Мещерский С.И., Суков А.В. Разнообразие аллелей главного комплекса гистосовместимости у полевой мыши (*Apodemus agrarius*, Pallas 1771) в парках г. Москвы // *Известия РАН. Серия биологическая*. № 2. С. 36–50.
- Фрисман Л.В., Богданов А.С., Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., Шлюфман К.В., Ковальская Ю.М. Дифференциация континентальных изолятов полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) по микросателлитным локусам // *Журнал общей биологии*. 2019. Т. 80, № 4. С. 274–285.
- Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Альбов С.А., Фильчагов А.В. Суточные участки обитания полевых мышей // *IV съезд Всес. териол. об-ва. (тез. докл.)* Т. 1. М., 1986. С. 366–367.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // *Российский журнал биологических инвазий*. 2010. № 3. С. 73–91.
- Черноусова Н.Ф. Влияние урбанизации на сообщества мелких млекопитающих // *Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды*. Тольятти, 1992. Ч. 2. С. 51–55.
- Adamczewska-Andrzejewska K., Mackin-Rogalska R., & Nabaglo L. The effect of urbanization on density and population structure of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) // *Polish ecological studies*. 1988. 14 (1-2). P. 197–211.
- Babinska-Werka J. Food of the striped field mouse in different types of urban green areas // *Acta Theriol.* 1981. 26, 285–299.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular biology and evolution*. 1999. 16 (1). P. 37–48.
- Beninde J., Feldmeier S., Veith M., Hochkirch A. Admixture of hybrid swarms of native and introduced lizards in cities is determined by the cityscape structure and invasion history // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2018. Vol. 285 (1883). 20180143.
- Carlen E., Munshi-South J. Widespread genetic connectivity of feral pigeons across the Northeastern megacity // *Evolutionary Applications*. 2021. 14 (1). P. 150–162.
- Earl D.A., von Holdt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *Conserv. Gen. Res.* 2011. <http://dx.doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* 2005. 14. P. 2611–2620.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Res.* 2010. 10. P. 564–567.
- Gortat T., Gryczynska-Siemiatkowska A., Rutkowski R., Kozakiewicz A., Mikoszewski A., Kozakiewicz M. Landscape pattern and genetic structure of a yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* population in north-eastern Poland // *Acta Theriol.* 2010. 55. P. 109–121.

- Gortat T., Rutkowski R., Gryczynska-Siemiatkowska A., Kozakiewicz A., Kozakiewicz M. Genetic structure in urban and rural populations of *Apodemus agrarius* in Poland // *Mamm Biol.* 2013. Vol. 78. P. 171–177.
- Gortat T., Rutkowski R., Gryczyńska-Siemiatkowska A., Kozakiewicz A., Pieniążek A., Kozakiewicz M. Anthropopressure gradients and the population genetic structure of *A. agrarius* // *Conserv Genet.* 2015. 16. P. 649–659.
- Gortat T., Rutkowski R., Gryczynska A., Kozakiewicz A. and Kozakiewicz M. The Spatial Genetic Structure of the Yellow-Necked Mouse in an Urban Environment – A Recent Invader vs. a Closely Related Permanent Inhabitant // *Urban Ecosystems.* 2017. P. 581–594.
- Goudet J., FSTAT V2.9.3, a Program to Estimate and Test Gene Diversities and Fixation Indices. 2001. <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>
- Hall T., Biosciences I., Carlsbad C. BioEdit: an important software for molecular biology // *GERF Bull Biosci.* 2011. № 2. P. 60–61.
- Harris S.E., Munshi-South J., Obergfell C., O'Neill R. Signatures of rapid evolution in urban and rural transcriptomes of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in the New York metropolitan area. *PLoS One.* 2013. Vol. 8. (8). e74938.
- Harris S.E., Munshi-South J. Signatures of positive selection and local adaptation to urbanization in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // *Molecular Ecology.* 2017. 26 (22). P. 6336–6350.
- Jo Y.S., Kim H.N., Baccus J.T., Jung J. Genetic differentiation of the Korean striped field mouse, *Apodemus agrarius* (Muridae, Rodentia), based on microsatellite polymorphism // *Mammalia.* 2016. 81. P. 297–307.
- Knapp S., Aronson M. F., Carpenter E., Herrera-Montes A., Jung K., Kotze D.J., Frank A. La Sorte, Lepczyk C.A., MacGregor-Fors I., MacIvor J.S., Moretti M., Nilon C.H., Piana M.R., Rega-Brodsky C.C., Salisbury A., Threlfall C.G., Trisos C., Williams N.S.G., Hahs, A.K. A research agenda for urban biodiversity in the global extinction crisis // *BioScience.* 2021. 71 (3). P. 268–279.
- Knijnenburg C., Knijnenburg A. Ergänzungen zur Kenntnis der wildlebenden Kleinsäugerfauna im Tierpark Berlin // *Milu.* 1971. 3 (2). P. 203.
- Klawitter J. Zur Verbreitung der Fledermäuse in Berlin (West) von 1945–1976 // *Myotis.* 1976. № 14. S. 3–14.
- Klenke R. Ecofaunistic investigations of the small mammal populations in different habitat isles in Leipzig // *Wissenschaftliche Zeitschrift Karl-Marx-Universität Leipzig.* 1986. 35 (6). P. 607–618.
- Koh H.S., Shaner P.J., Csorba G., Wang Y., Jang K.H., Lee J.H. Comparative genetics of *Apodemus agrarius* (RODENTIA: MAMMALIA) from insular and continental Eurasian populations: cytochrome B sequence analyses // *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 2014. 60. P. 73–84.
- Lourenço A., Álvarez D., Wang I.J., Velo-Antón G. Trapped within the city: Integrating demography, time since isolation and population-specific traits to assess the genetic effects of urbanization // *Molecular Ecology.* 2017. 26 (6). P. 1498–1514.
- Li Y.L., Liu J.X. StructureSelector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // *Molecular Ecology Resources.* 2018. 18. P. 176–177.
- Liro A. Variation in weights of body and internal organs of the field mouse in gradient of urban habitats // *Acta Theriol.* 1985. 30. P. 359–377.
- Makova K.D., Patton J.C., Krysanov E.Yu., Chesson R.K., Baker R.J. Microsatellite markers in wood mouse and striped field mouse (genus *Apodemus*) // *Mol. Ecol.* 1998. 7 (2). P. 247–249.
- Miles L.S., Dyer R.J., Verrelli B.C. Urban hubs of connectivity: Contrasting patterns of gene flow within and among cities in the western black widow spider // *Proceedings of the Royal Society B.* 2018. 285 (1884). P. 20181224.
- Miles L.S., Rivkin L.R., Johnson M.T., Munshi-South J., Verrelli B.C. Gene flow and genetic drift in urban environments // *Molecular ecology.* 2019. 28 (18). P. 4138–4151.
- Munshi-South J., Kharchenko K. Rapid, pervasive genetic differentiation of urban white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City // *Mol. Ecol.* 2010. 19. P. 4242–4254.
- Munshi-South J., Zolnik C.P., Harris S.E. Population genomics of the Anthropocene: Urbanization is negatively associated with genome wide variation in white-footed mouse populations // *Evolutionary applications.* 2016. 9 (4). P. 546–564.
- Ohnishi N., Ishibashi Y., Saitoh T., Abe S., Yoshida M.C. Polymorphic microsatellite DNA markers in the Japanese wood mouse *Apodemus argenteus* // *Mol. Ecol.* 1998. 7. P. 1431–1432.
- Pelikan J., Zeida J. Homolka M. Mammals in the urban agglomeration of Brno // *Acta sci. natur. Brno.* 1983. 9. P. 3–49.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics.* 2000. 155. P. 945–959.
- Rochat E., Manel S., Deschamps-Cottin M., Widmer I., Joost S. Persistence of butterfly populations in fragmented habitats along urban density gradients: Motility helps // *Heredity.* 2017. 119 (5). P. 328–338.
- Wu H., Zhan X.J., Yan L., Liu S.Y., Li M., Hu J.C., Wei F.W. Isolation and characterization of fourteen microsatellite loci for striped field mouse (*Apodemus agrarius*) // *Conservation Genetics.* 2008. 9. P. 1691–1693.
- Yalkovskaya L., Sibiryakov P., Borodin A. Phylogeography of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in light of new data from central part of Northern Eurasia. // *PLoS ONE.* 2022. Vol. 17. No 10. e0276466. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0276466>
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S., Lin L., Suzuki H. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene // *Canadian Journal of Zoology.* 2005. 83 (11) P. 1411–1420.

GENETIC CHARACTERISTICS OF THE STRIPED FIELD MOUSE (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) (MURIDAE) IN MOSCOW AND THE SUBURS

© 2025 Karmanova T.N.* , Feoktistova N.Yu. , Meschersky S.I. , Meschersky I.G.,
Surov A.V.

A.N.Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences Russia, Moscow,
Leninsky prosp., 33, 119071,
e-mail: *karmanovs94@mail.ru

The neutral genetic diversity (cytochrome b gene and 12 microsatellite loci) was assessed for populations of semi-commensal species – striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in five parks of Moscow located in areas with different degrees of urbanization and in two suburb locations in the Moscow region. It is shown that the most genetically isolated population is the one which represents a distinct genetic cluster with a reduced level of diversity and is revealed from the park located closer to the city center (Neskuchny garden). The level of genetic differentiation of populations inhabiting other parks is much less pronounced. Such a pattern differs from the one obtained earlier for the allelic diversity of the adaptively significant exon 2 of the DRB gene (MHC). It is assumed that the rate of accumulation of changes in neutral genes is significantly lower than that for genes responsible for the formation of adaptations, for example, to a parasitic load. Our data also showed that the state of urban striped field mouse populations in Moscow is more consistent with “urban facilitation model” rather than the “model of urban fragmentation” (according to Miles et al., 2019). In connection with this, and also with the potential epidemiological risk of the striped field mouse, attention should be paid to the need for permanent monitoring of urban populations of this species in Moscow as well as in other cities of the range.

Keywords: genetic diversity, urban population, genetic structure, microsatellite loci, cytochrome b.

ТЕМПЫ РОСТА ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА – СОЛНЕЧНОГО ОКУНЯ *LEPOMIS GIBBOSUS* (CENTRARCHIDAE) В БАССЕЙНАХ РЕК СЕВЕРСКИЙ ДОНЕЦ И МИУС

© 2025 Коваль Е.С.*, Волгина Н.В.

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

Поступила в редакцию 28.05.2025. После доработки 17.08.2025. Принята к публикации 19.08.2025

По данным полевых исследований, проведённых в 2016–2023 гг., проанализированы темпы роста солнечного окуня *Lepomis gibbosus* в бассейнах двух рек: Северский Донец и Миус. Показано, что наибольшую длину и массу тела, независимо от возраста, имеет солнечный окунь из р. Северский Донец, наименьшую – из р. Лугань. Первые превышают вторых во всех возрастах в 1,3–1,5 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) раза. Разница в приросте между особями из разных водоёмов с возрастом рыб сокращается. В нативном ареале линейный рост рыбы ниже, а половая зрелость солнечного окуня наступает в возрасте 3+ при продолжительности жизни до 10 лет; в бассейнах рек Северский Донец и Миус половой зрелости вид достигает в возрасте 2+, а продолжительность их жизни сокращается до 6 лет.

Ключевые слова: Луганская Народная Республика, солнечный окунь, темп роста, биологическая инвазия.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-101-107

Введение

При характеристике биологических особенностей всех видов организмов первостепенное внимание уделяют их размерно-весовым показателям и темпу роста. Как правило, эти характеристики являются одними из наиболее изменчивых свойств организмов и в значительной степени зависят от условий обитания и кормовой базы. Очевидно, что разнообразие размеров рыб обусловлено влиянием как генетических факторов, так и факторов окружающей среды на процесс роста. Исследования, посвящённые изучению факторов, определяющих изменчивость роста рыб, начали привлекать внимание ихтиологов сравнительно недавно, хотя необходимость и важность таких исследований неоднократно подчёркивалась многими авторами [Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001].

Рост представляет собой сложный процесс, в результате которого увеличиваются размеры живых организмов. Поскольку ход этого процесса в значительной степени зависит от взаимодействия организма с абиотическими и биотическими факторами окружа-

ющей среды, рост можно рассматривать как отражение образа жизни рыб и индикатор состояния популяции. При изучении рыбного населения особое значение имеет структура популяции рыб, которая включает в себя: возрастные и размерные группы, линейный и весовой рост, скорость полового созревания, продолжительность жизни, репродуктивную функцию рыб. Считается, что рыбы обладают неограниченным ростом [Шмальгаузен, 1935], а перечисленные характеристики определяют размер рыб.

Особую актуальность приобретает изучение размерно-возрастных особенностей и темпов роста в связи с инвазивным процессом. Солнечный окунь, обнаруженный впервые в 2016 г. в водных объектах в бассейнах рек Северский Донец и Миус и предположительно попавший туда из бассейна р. Днепр, адаптируясь к новым условиям и увеличивая численность популяции, претерпел различные морфобиологические изменения. Поэтому изучение этих процессов является актуальной частью исследования биологии данного чужеродного вида. Рост рыб зависит от доступности пищи, суточных колебаний

температуры, физиологических особенностей организма и гидрологических условий водных объектов [Галковская, 1978]. В первые годы жизни темпы роста обычно выше, но с возрастом они замедляются. Условия обитания рыб также влияют на темпы роста. Для рыб младшего возраста важно наличие достаточного количества зоопланктона, а для хищных рыб старшего возраста необходим корм в виде других рыб [Коваль, Волгина, 2025]. При недостатке пищи сроки достижения половой зрелости могут увеличиваться, а линейный и весовой рост – замедляться.

Особенности роста, возраст начала размножения и ряд других признаков популяции входят в систему адаптации, определяют стратегию ее жизненного цикла. В целом различия в темпах роста разных видов обусловлены изменчивостью окружающей среды. Так, по литературным данным, у солнечного

окуня отмечаются быстрые темпы роста в первый год жизни при вселении в новые для него водные объекты в сравнении с особями из естественного ареала. Это ведёт к более ранним срокам наступления половозрелости и сокращению продолжительности его жизни [Gherardi, 2007].

Целью наших исследований было изучение темпов роста *солнечного окуня*, обитающего в бассейнах рек Северский Донец и Миус.

Материалы и методы

Исследования проводили в весенне-летние периоды с мая по сентябрь 2016–2023 гг. в бассейне р. Северский Донец (48°45'15" с. ш., 39°16'16" в. д.): р. Айдар (49°19'08" с. ш., 38°55'15" в. д.), р. Лугань (48°38'38" с. ш., 38°47'32" в. д.), оз. Грабов (48°13'13" с. ш., 38°38'10" в. д.) и р. Миус (48°05'32" с. ш.,

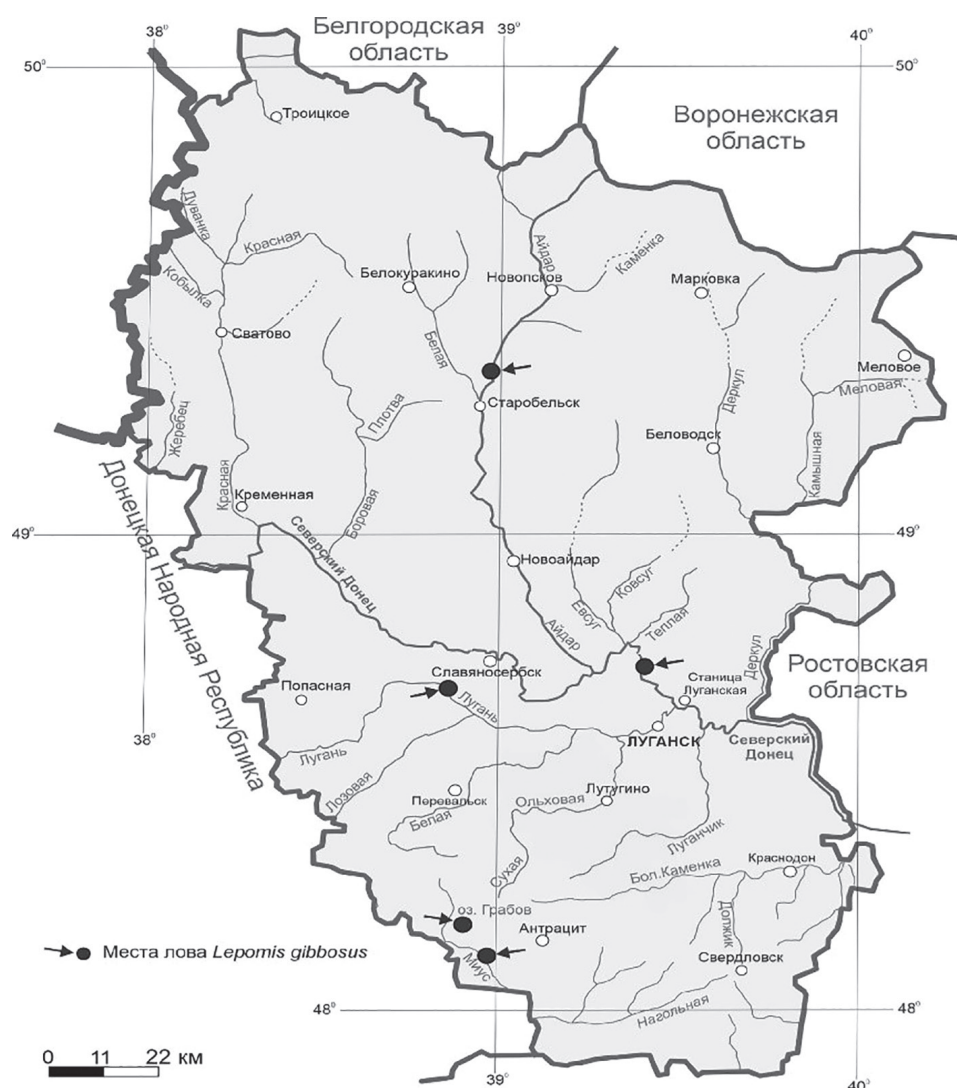


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

38°52'29" в. д.) (рис. 1). Всего собран 721 экз. солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (L., 1758) (Centrarchiformes: Centrarchidae). Для отлова использовали ставные сети длиной 30 и 60 м, высотой 1,8–3 м, с диаметром ячеей 20×20 мм, 25×25 мм (экспозиция постановки 12 часов) и мальковый вентерь диаметром 1,5 м, которые устанавливали в прибрежной зоне в утреннее и вечерне-ночное время.

Длину тела по Смитту – расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника (развилки хвостового плавника) – солнечного окуня измеряли с точностью до 0,1 мм, массу – с точностью до 0,1 г [Правдин, 1966]. Возраст рыб определяли по плоской части клейтрума (*cleithrum*) в проходящем свете. Годовым кольцом считали границу между внутренним краем широкой опаковой (светлой в отражённом свете) зоны летнего прироста и внешним краем узкой гиалиновой (тёмной в отражённом свете) зоны зимнего прироста. Прирост дан по наблюдаемым длинам тела рыб [Чугунова, 1959; Мина, Клевезаль, 1976; Кафанова, 1984; Шибяев, 1996; 2007].

Все данные статистически обработали с использованием программных пакетов MS Excel и Statistica 10. Рассчитали среднюю

арифметическую величину (M), ошибку средней арифметической ($\pm m$), коэффициент вариации (C_v). Для подтверждения достоверности разницы по изучаемым показателям использовали непараметрический U-критерий Манна–Уитни.

Результаты и обсуждение

Состав популяции и темпы роста отдельных особей представляют собой биологические характеристики, которые могут существенно варьировать и при этом регулируются автономно в зависимости от генетических особенностей и условий окружающей среды.

В связи с предыдущими исследованиями кормовой базы и особенностями питания солнечного окуня разных возрастов [Коваль; Волгина, 2025] мы изучили его линейно-весовые показатели в тех же водоёмах (табл. 1 и 2).

В пределах отдельных водных объектов наибольшее увеличение длины тела рыб за 5 лет составило в р. Северский Донец – 65,5 мм $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) и р. Айдар 57,4 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$); масса тела рыб увеличилась соответственно в 4,2 и 5,1 раза $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$). За 4 года в р. Миус длина тела солнечного окуня увеличилась на 50,5 мм $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$), а масса тела – в 4,6 раза

Таблица 1. Линейный рост солнечного окуня в изученных водных объектах

Возраст, лет	Река								Озеро	
	<i>n</i>	Северский Донец	<i>n</i>	Айдар	<i>n</i>	Миус	<i>n</i>	Лугань	<i>n</i>	Грабов
0+	70	$\frac{55,1^{**} \pm 0,11}{6,8}$	66	$\frac{52,8 \pm 0,17}{5,2}$	55	$\frac{50,8 \pm 0,18}{4,8}$	59	$\frac{41,2 \pm 0,08}{5,1}$	58	$\frac{54,3 \pm 0,09}{5,4}$
1+	20	$\frac{83,6^{**} \pm 0,19}{4,2}$	18	$\frac{70,9 \pm 0,17}{4,2}$	19	$\frac{79,6 \pm 0,18}{4,4}$	19	$\frac{53,9 \pm 0,17}{5,7}$	20	$\frac{63,3 \pm 0,19}{4,1}$
2+	20	$\frac{96,2^{**} \pm 0,10}{1,9}$	18	$\frac{81,1 \pm 0,13}{2,9}$	20	$\frac{88,6 \pm 0,19}{4,1}$	19	$\frac{60,6 \pm 0,14}{4,3}$	19	$\frac{68,3 \pm 0,13}{3,4}$
3+	17	$\frac{109,9^{**} \pm 0,07}{1,9}$	18	$\frac{90,7 \pm 0,13}{2,9}$	18	$\frac{93,1 \pm 0,16}{2,9}$	19	$\frac{71,7 \pm 0,87}{6,7}$	20	$\frac{76,3 \pm 0,17}{4,1}$
4+	18	$\frac{115,7^{**} \pm 0,10}{1,4}$	17	$\frac{100,3 \pm 0,16}{2,6}$	17	$\frac{101,3^{*} \pm 0,17}{2,8}$	19	$\frac{80,1^{*} \pm 0,13}{2,9}$	20	$\frac{85,9^{*} \pm 0,17}{3,5}$
5+	18	$\frac{119,6^{*} \pm 0,11}{1,5}$	18	$\frac{110,2^{*} \pm 0,14}{2,2}$	–	–	–	–	–	–

* – $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) – увеличение длины тела солнечного окуня в возрасте от 0+ до 4+ (5+) лет.

** – $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) – солнечный окунь из р. Северский Донец превышает экземпляры из р. Лугань.

Примечание: над чертой – среднее арифметическая величина (M) и её ошибка ($\pm m$, мм), под чертой – коэффициент вариации (C_v , %).

Таблица 2. Масса солнечного окуня в изученных водных объектах

Возраст, лет	Река								Озеро	
	<i>n</i>	Северский Донец	<i>n</i>	Айдар	<i>n</i>	Миус	<i>n</i>	Лугань	<i>n</i>	Грабов
0+	70	$\frac{9,4^{**} \pm 0,15}{55,8}$	66	$\frac{6,9 \pm 0,09}{43,3}$	55	$\frac{7,1 \pm 0,06}{28,7}$	59	$\frac{6,6 \pm 0,02}{23,2}$	58	$\frac{5,1 \pm 0,05}{34,7}$
1+	20	$\frac{16,5^{**} \pm 0,06}{7,1}$	18	$\frac{10,6 \pm 0,18}{16,1}$	19	$\frac{13,6 \pm 0,13}{17,4}$	19	$\frac{12,1 \pm 0,47}{24,1}$	20	$\frac{9,7 \pm 0,05}{10,3}$
2+	20	$\frac{20,9^{**} \pm 0,07}{6,6}$	18	$\frac{19,2 \pm 0,16}{14,6}$	20	$\frac{20,5 \pm 0,17}{15,5}$	19	$\frac{15,5 \pm 0,33}{99,3}$	19	$\frac{12,2 \pm 0,33}{14,2}$
3+	17	$\frac{26,8^{**} \pm 0,50}{7,6}$	18	$\frac{26,3 \pm 0,50}{32,2}$	18	$\frac{26,6 \pm 0,22}{14,5}$	19	$\frac{19,8 \pm 0,32}{22,1}$	20	$\frac{18,6 \pm 0,33}{23,1}$
4+	18	$\frac{31,9^{**} \pm 0,14}{8,8}$	17	$\frac{32,6 \pm 0,29}{15,4}$	17	$\frac{32,6^{*} \pm 0,24}{12,1}$	19	$\frac{24,1^{*} \pm 0,28}{15,2}$	20	$\frac{23,3^{*} \pm 0,14}{11,7}$
5+	18	$\frac{39,6^{*} \pm 0,18}{7,4}$	18	$\frac{35,2^{*} \pm 0,29}{13,8}$	-	—	—	—	—	—

* – $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) – увеличение массы тела солнечного окуня в возрасте от 0+ до 4+ (5+) лет.

** – $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) – солнечный окунь из р. Северский Донец превышает экземпляры из р. Лугань.

Примечание: над чертой – среднее арифметическая величина (M) и её ошибка ($\pm m$, мм), под чертой – коэффициент вариации (C_v , %).

$U_{кр}$ ($p \leq 0,05$). В р. Лугань и оз. Грабов отмечено наименьшее увеличение размерно-весовых характеристик рыб. Так, длина тела рыб к возрасту 4+ в р. Лугань увеличилась на 38,9 мм $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$), в оз. Грабов – на 31,6 мм $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$), а масса тела рыб – в 3,6 и 4,6 раза соответственно. То есть интенсивность роста рыб зависит от водного объекта – чем больше водоём, тем выше прирост длины и массы тела.

Наибольшую длину, независимо от возраста, имеют экземпляры солнечного окуня из р. Северский Донец, наименьшую – из р. Лугань. Первые превышают вторых во всех возрастах: в возрасте 0+ – в 1,3 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$); 1+ – в 1,5 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$); 2+ – в 1,6 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$); 3+ – в 1,5 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$); 4+ – в 1,4 $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$) раза соответственно. При этом разница между особями из разных водоёмов с возрастом рыб сокращается.

Разница длины солнечного окуня из рек Айдар, Миус и оз. Грабов колеблется в пределах: 1,5–3,5 мм в возрасте 0+; 7,6–16,3 мм в возрасте 1+; 7,5–20,3 мм в возрасте 2+; 2,4–16,8 мм в возрасте 3+; 1–15,4 мм в возрасте 4+, при $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$ –0,01).

Сравнение показателей линейного роста в бассейнах двух рек с таковыми в реках нативного ареала подтверждает явление, часто

наблюдаемое при инвазиях чужеродных видов [Vilizzi et al., 2014]. Независимо от площади водосбора и типа водоёма, в который вселился солнечный окунь, у него до возраста 3+ наблюдается более высокий темп роста, чем в нативном ареале. Затем кривые линейного роста во всех водоёмах приближаются при сокращении продолжительности жизни в новых для солнечного окуня водных объектах (рис. 2).

Что касается массы тела рыб, то экземпляры из оз. Грабов имеют наименьший вес во всех возрастах. Наибольшей массой характеризуются экземпляры из р. Северский Донец в возрасте 0+, 1+ и 2+, а в 3+ и 4+ года незначительно уступают солнечному окуню из рек Айдар и Миус. В 5+ лет особи из р. Северский Донец имеют большую живую массу на 4,4 г $U_{кр}$ ($p \leq 0,05$), чем в р. Айдар. Вероятно, такие различия в длине и массе тела рыб связаны с определёнными кормовыми условиями в этих водных объектах. Подтверждением этому является исследование содержимого желудков самцов и самок из разных водоёмов, которое показало, что в лимнических условиях озера в качестве основного кормового объекта преобладают зоопланктон и макробентос, а в реках Северский Донец, Айдар и Миус кормовая база главным образом обеспечивается рыбой [Коваль, Волгина, 2025].

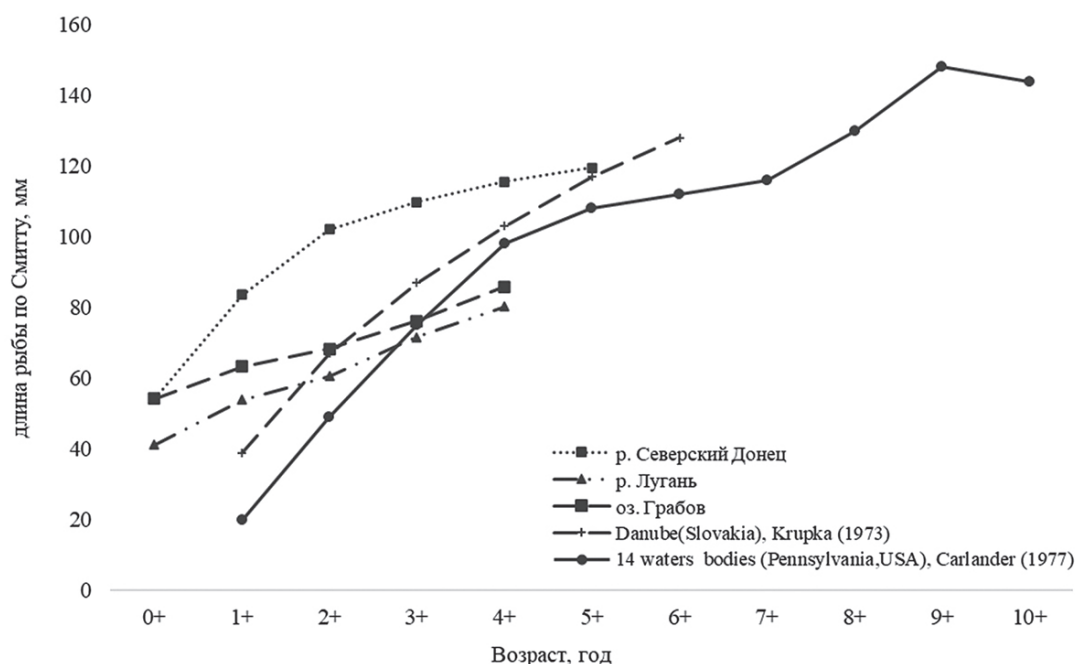


Рис. 2. Линейный рост солнечного окуня в бассейнах рек Северский Донец и Миус и в нативном ареале.

Это способствует быстрому росту солнечного окуня, что подтверждает анализ длины и массы тела рыб.

Говоря о приросте длины и массы тела солнечного окуня, отмечено, что до возраста 1+ наблюдается их скачок и спад к возрасту 2+, а затем наблюдается неравномерное увеличение размерно-весовых показателей в разном возрасте, по всей видимости, в зависимости от изменений условий обитания в разном возрасте и в разные годы. В ряде водоёмов Европы и Северной Америки отмечается та же тенденция, что и в исследуемых водоёмах,

при которой величина прироста длины тела солнечного окуня снижается с возрастом. Так прирост длины тела за 1 год жизни составляет в водоёмах Европы 21,0 мм, за 2 года – 16 мм, за 3 года – 11 мм, за 4 года – 9 мм; в водоёмах Северной Америки – 25 мм, 18 мм, 16 мм, 14 мм соответственно [Copp et al., 2004]. В наших исследованиях к возрасту 1+ увеличивается длина тела особей минимально на 9,0 мм в оз. Грабов, максимально – на 29,5 мм в р. Северский Донец; живая масса увеличивается минимально на 9,7 г в оз. Грабов, максимально – на 21,4 г в р. Северский Донец.

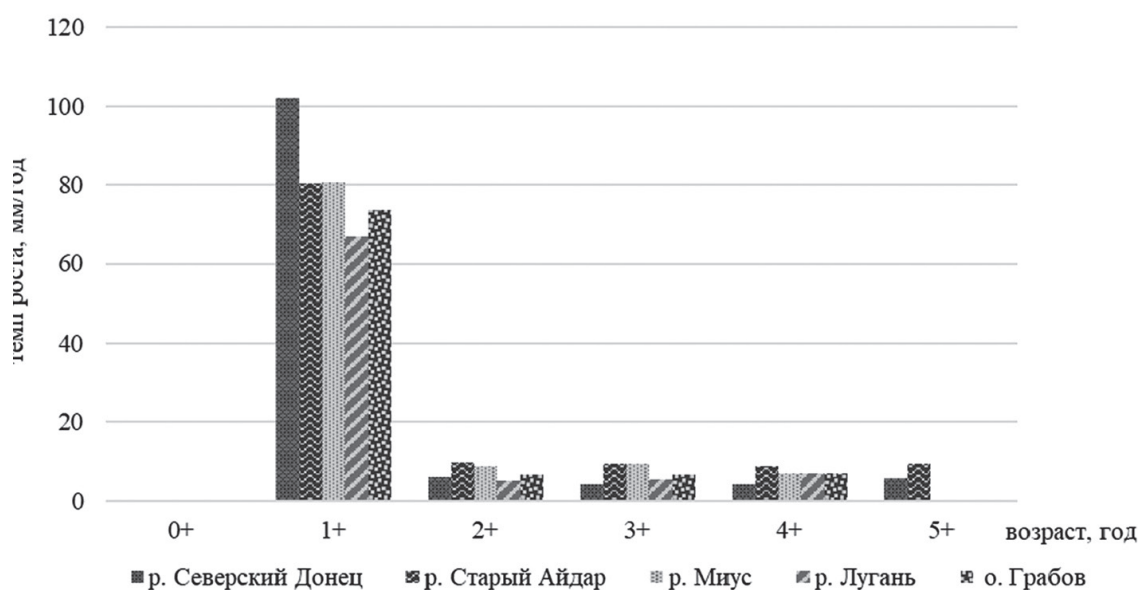


Рис. 3. Прирост длины тела солнечного окуня с возрастом в разных водоёмах.

Исследование прироста длины тела солнечного окуня в разных водоёмах (рис. 3) подтверждает установленные закономерности увеличения его размерно-весовых характеристик.

Таким образом, в первый год жизни *солнечного окуня* наблюдается наиболее интенсивные темпы роста рыб, снижающиеся к двум годам и повторяющиеся на относительно невысоком уровне до 5-летнего возраста [Carlander, 1977; Copp, et al., 2004; Dembski, et al., 2006; Tomeček et al., 2007; Uzunova, et al., 2008; Khanom et al., 2020 Stea et al., 2023].

Заключение

По результатам исследований установлено достоверное увеличение длины и массы тела солнечного окуня с возрастом при закономерном снижении вариативности этих показателей в пределах отдельных водоёмов. Отмечено, что наибольшей во всех возрастах длиной тела отличаются особи из р. Северский Донец, а наименьшей, с разницей в 1,7–2,6 раза, – из р. Лугань. Преимущественно особи из р. Северский Донец по массе тела превосходят экземпляры из других водоёмов в 0+, 1+ и 2+ года (до 4,4 г ($U_{кр}$ ($p \leq 0,05$))), в 4+ года наибольшую массу тела имеют особи из рек Айдар и Миус.

В первый год жизни наблюдается стремительное увеличение роста и массы тела солнечного окуня во всех водоёмах, наибольшее – в р. Северский Донец, наименьшее – в р. Лугань. Ко второму году жизни темпы роста снижаются, а в последующем возрастные периоды имеют колебательный (увеличение или снижение прироста) характер в различных водных объектах. Это связано с обеспеченностью кормовой базы в разные годы и в различных водных объектах, а также с жизненной стратегией инвазивных видов. То есть в исследуемых водоёмах наблюдается резкое увеличение темпов роста солнечного окуня в первый год жизни при более ранней половой зрелости и сокращение сроков жизни. В нативном ареале половая зрелость солнечного окуня наступает в возрасте 3+ при продолжительности жизни до 10 лет, а в бассейнах рек Северский Донец и Миус появление гонад у рыб отмечается в возрасте 1+, половой зре-

лости они достигают в возрасте 2+, а продолжительность их жизни сокращается до 6 лет. В изучаемых водоёмах нами не встречены экземпляры старше возраста 5+, что отмечается и другими авторами по Запорожскому водохранилищу [Федоненко, Маренков, 2013].

Литература

- Галковская Г.А., Сущенко Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 144 с.
- Дребуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Кафанова В.В. Методы определения возраста и роста рыб: учеб. пособие. Томск: Изд-во ТГУ, 1984. 55 с.
- Коваль Е.С., Волгина Н.В. Особенности питания *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae) в разном возрасте в водоёмах Донецкого края // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 1. С. 84–90. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-18-1-084-090>
- Мина М.Ф., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб: учеб. пособие для биол. специальностей ун-тов и пед. ин-тов. 3-е изд., доп. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- 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>
- Шibaев С.В. Методы рыб-хозяйственных исследований. Калининград, 1996. 27 с.
- Шibaев С.В. Промысловая ихтиология. СПб.: Проспект науки, 2007. 400 с.
- Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. С. 8–60.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: АН СССР, 1959. 163 с.
- Carlander K.D. Handbook of freshwater fishery biology. The Iowa State Press, Ames. Vol. 2. 1977. P. 5–63.
- Copp G.H., Fox M., Przybylski M., Godinho F.N., Vila-Gispert A. Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations // Folia Zool. 53. 2004. P. 237–254.
- Dembski S., Masson G., Monnier D. et al Consequences of elevated temperatures on life-history traits of an introduced fish, pumpkinseed *Lepomis gibbosus* // J Fish Biol. 69. 2006. P. 331–346.
- Gherardi F. Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats // Springer Netherlands, Invading

- Nature – Springer Series in Invasion Ecology. 1. 2007. 763 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6029-8>
- Khanom M., Abdur Rouf M., Ahsan N., Siddiqui N., Tomljanovic T. Morphological characteristics, growth and age structure of allochthonous fish pumpkinseed, *Lepomis gibbosus* in Bara Lake, Croatia // Bulg. J. Agric. Sci. 26 (1). 2020. P. 213–222.
- Vilizzi Lorenzo, Güler Ekmekçi F., Tarkan Ali Serhan, Jackson Zachary J. Growth of common carp *Cyprinus carpio* in Anatolia (Turkey), with a comparison to native and invasive areas worldwide // Ecology of Freshwater Fish. 24 (2). 2014. P. 165–180. <https://doi.org/10.1111/eff.12141>
- Stea M., Filipenco S., Bulat Dm. Particularitățile biologice ale bibanului soare – *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) din lacul refrigerent Cuciurgan // Studia Universitatis Moldaviae. nr. 1 (171). 2023. P. 83–90.
- Tomeček J., Kováč V., Katina S. The biological flexibility of the pumpkinseed: a successful colonizer throughout Europe. In: Gherardi, F. (eds) Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats // Invading Nature – Springer Series In Invasion Ecology. Vol. 2. Springer, Dordrecht. 2007. P. 307–336. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6029-8_16
- Uzunova E., Velkov B., Studenkov S., Georgieva M., Nikolova M., Pehlivanov L., Parvanov D., Growth, age and size structure of the introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* L.) population from small ponds along the Vit River (Bulgaria) // Bulg. J. Agric. Sci. 2008. P. 227–234.

GROWTH RATE OF AN ALIEN SPECIES, THE SUNFISH *LEPOMIS GIBBOSUS* (CENTRARCHIDAE) IN THE BASINS OF THE SEVERSKY DONETS AND MIUS RIVERS

Koval E.S.*, Volgina N.V.

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

According to the data of field studies conducted in 2016–2023, the age composition and growth rates of the sun perch *Lepomis gibbosus* in the basins of two rivers, Seversky Donets and Mius, were analyzed. It is shown that the sun perch from the Seversky Donets River has the largest body length and weight, regardless of age, and the smallest one is from the Lugan River. The former exceeds the latter in all ages by 1.3–1.5 Ucr ($p < 0.05$) times. The difference in growth between individuals from different reservoirs decreases with the age of fish. In the native range, the linear growth of fish is lower, and the sexual maturity of sun perch occurs at the age of 3+ with a life expectancy of up to 10 years; in the basins of the Seversky Donets and Mius rivers, the species reaches sexual maturity at the age of 2+, and their life expectancy is reduced to 6 years.

Keywords: Lugansk People's Republic, sun perch, growth rate, biological invasion.

ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ СРЕДИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ПРЕСНОВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ БЕЛАРУСИ

© 2025 Липинская Т.П.*, Семенченко В.П.**, Чайковский А.И.***

Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», Минск, 220072, Беларусь

e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **semenchenko57@mail.ru, ***chaikovski@biobel.by

Поступила в редакцию 5.11.2024. После доработки 29.06.2025. Принята к публикации 18.08.2025

Проблема биологических инвазий в настоящее время является одной из самых важных и известных в свете влияния на биоразнообразие во всех экосистемах. Чтобы выяснить, какие новые виды могут появиться и натурализоваться в водных экосистемах Беларуси в ближайшем будущем (5–10 лет), была проведена оценка ареалов, путей расселения и биологии ряда потенциальных видов-вселенцев. Из 89 потенциальных чужеродных видов только 32 были включены в список наиболее вероятных потенциальных чужеродных видов, которые с высокой долей вероятности вселятся в водные объекты Беларуси в ближайшее время. Кроме того, из общего списка потенциальных чужеродных видов было выделено 7 видов, обладающих высоким инвазивным потенциалом.

Ключевые слова: чужеродные виды, инвазивные виды, макрозообентос, планктон, пути вселения, система раннего обнаружения.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-108-121

Введение

На сегодняшний день проблема биологических инвазий признана одной из наиболее острых и значимых в контексте её воздействия на биоразнообразие во всех типах экосистем. Недавние исследования показали, что во всём мире наблюдается растущая тенденция к интродукции новых чужеродных видов и, как следствие, к увеличению числа потенциальных инвазивных видов [Díaz et al., 2019; IPBES, 2023; Дгебуадзе, 2023].

Как только инвазивные виды попадают в природную среду непреднамеренно или преднамеренно, часто требуются значительные ресурсы для уменьшения причиняемого ими ущерба и осуществления мер, необходимых для их искоренения или контроля. Подсчитано, что общая стоимость затрат в Европе (с точки зрения ущерба и управления) в период с 1960 по 2020 г. составила 116,61 млрд евро [Haubrock et al., 2021].

В большинстве случаев предотвратить вселение инвазивного вида гораздо проще и менее затратно, чем бороться с натурализовавшимся видом, поэтому во многих странах

существуют системы контроля чужеродных видов с целью раннего обнаружения и быстрого реагирования [EEA, 2010; Reaser et al., 2020]. Первое, что необходимо для работы таких систем, – это создание списка потенциальных видов-вселенцев, которые будут контролироваться при мониторинге как классическими методами, так и новыми молекулярными методами. В различных странах существует практика проводить предварительный анализ потенциальных видов-вселенцев, которые могут стать угрозой биоразнообразию в ближайшее время, чтобы вовремя начать целенаправленные действия, позволяющие предотвратить вселение этих видов или ограничить их распространение в случае обнаружения [Roy et al., 2019].

Первые предположения по списку потенциальных к вселению видов для Беларуси были сделаны в статье А.Ю. Каратаева и соавторов в 2008 г. [Karatajev et al., 2008], где авторы указывали на 10 видов водных беспозвоночных, которые, возможно, уже присутствовали или могли появиться в ближайшем времени в водотоках и водоёмах страны.

Цель данной работы – создание списка потенциальных чужеродных видов водных беспозвоночных, которые могут проникнуть в водные экосистемы Беларуси в ближайшие 5–10 лет. Также задачей исследования стало рассмотрение возможных путей их расселения из других регионов в водоёмы Беларуси. Решение этих вопросов поможет разработать превентивные меры для недопущения вселения данных видов и/или их быстрого обнаружения.

Материал и методы

Для составления списка потенциальных чужеродных видов водных беспозвоночных, которые могут вселиться самостоятельно или за счёт преднамеренной или случайной интродукции человеком в речные и озёрные экосистемы Беларуси, использовали GBIF-списки чужеродных и инвазивных видов соседних стран [Латвия – Balalaikins, Pagad, 2020; Литва – Pagad, 2022; Польша – Solarz et al., 2020; Украина – Kostiuszyn et al., 2023; Россия – Petrosyan et al., 2020], а также другие доступные ресурсы. Особое внимание уделяли местам обитания в водных объектах, расположенных вблизи Беларуси. Был также проанализирован список инвазивных видов Европы [Regulation EU, 2014], Топ-100 инвазивных видов РФ [Самые опасные..., 2018] и недавно опубликованные статьи по новым находкам чужеродных видов в сопредельных странах.

Для создания списка потенциальные чужеродные виды были отсортированы по следующим критериям: 1) животные, 2) беспозвоночные и 3) виды пресноводных экосистем. Следует отметить, что по месту обитания виды были отсортированы в ручном режиме, так как в базах данных имелись неточности в указании мест обитания. К примеру, *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 в базе данных GBIF указан как исключительно морской вид, а он хорошо адаптировался не только к солоноватым водам, но и к пресноводным условиям рек и озёр Европы [Rewicz et al., 2019]. Ближайшая к границам Беларуси точка его распространения обнаружена на р. Висла в окрестностях д. Клудзи (51.31854 N, 21.914601 E) Мазовецкого воеводства

[Rewicz et al., 2019]. Этот вид есть в списках чужеродных видов всех соседних стран, кроме Украины. Учитывая то, что данные списки используются для составления списков потенциальных видов-вселенцев, стоит обращать внимание на такие нюансы при автоматической сортировке списков и дополнительно проверять информацию.

Классификацию видов по их местам обитания уточняли на сайте Всемирного регистра морских видов WoRMS [World Register..., 2024], а также обращали внимание на принятые латинские названия видов и их синонимы, так как один и тот же вид мог упоминаться в списке GBIF несколько раз. Например, разные названия рода выявлены у корофиума: *Chelicorophium curvispinum* и *Corophium curvispinum*. Также синонимами являются названия *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith, 1889) и *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843). Кроме того, из анализа исключили виды с неясным таксономическим положением.

Для создания списка наиболее вероятных потенциальных видов были использованы данные по распространению и местам обитания видов в сопредельных странах, а также информация о возможных путях вселения и способах (векторах) распространения этих видов по водоёмам Беларуси. В список наиболее вероятных потенциальных видов были включены виды из списка потенциальных видов, которые с большой вероятностью вселятся в водотоки и водоёмы Беларуси в ближайшие 5–10 лет.

Для проверки распространения видов по территории сопредельных стран использовали литературные данные и базы данных [CABI, 2024; GBIF, 2024; UkrBIN, 2024].

Возможные пути вселения новых видов были предсказаны на основе биологии видов и имеющихся данных об их вселении и натурализации в других странах.

В данные списки входят только виды, обитающие в пресноводных внутренних экосистемах (водоёмы, водотоки и их устья), тогда как виды заливов Балтийского, Чёрного, Азовского и Каспийского морей не рассматривались. Так как территория Украины разнообразна по ландшафтам и водным эко-

системам, то потенциальные чужеродные виды выбирались из списков видов, обитающих в водохранилищах р. Днепр с особым вниманием к Киевскому и Каневскому водохранилищам [Плигин и др., 2013], а также из списка видов, которые натурализовались в ближайших к границе с Беларусью водотоках и водоёмах (например, Шацкие озёра, притоки р. Припять). При рассмотрении списка чужеродных видов РФ, принимая в расчёт огромную территорию страны, учитывали только те виды, которые натурализовались в Верхней Волге (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское водохранилища), а также в Онежском и Ладожском озёрах.

Результаты

Анализ списков чужеродных видов пресноводных беспозвоночных в сопредельных странах показал, что их количество варьирует: Латвия – 14, Литва – 15, Польша – 42, Украина – 77, европейская часть России (Верхняя Волга, Онежское и Ладожское озёра) – 44 вида (табл. 1).

Список потенциальных чужеродных видов для водотоков и водоёмов Беларуси. Анализ списков чужеродных видов водных беспозвоночных сопредельных стран показал, что 89 видов являются потенциальными

для вселения в пресноводные экосистемы Беларуси. Эти виды принадлежат к 6 типам (Annelida, Arthropoda, Bryozoa, Cnidaria, Entoprocta, Mollusca), 10 классам и являются представителями 40 семейств. Следует отметить, что 46 видов из данного списка относится к высшим ракам (Malacostraca). Наибольшее количество (56) потенциальных чужеродных видов ожидается с территории Украины, 29 – с территории России, 22 – с территории Польши, 7 – с территории Латвии и 4 – с территории Литвы.

Анализ данных списка GBIF чужеродных видов на территории *Латвии* показал, что из 170 чужеродных видов животных только 11 видов являются пресноводными, кроме того, ещё 3 вида (амфиподы *Gammarus tigrinus* Sexton, 1940 (Rewicz et al., 2019) и *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, мизиды *Paramysis lacustris* Czerniavsky, 1882 (Grudule et al., 2007)) были добавлены из публикаций. Таким образом, список чужеродных видов пресноводных беспозвоночных Латвии составил 14, семь из которых были включены в список потенциальных видов-вселенцев в водотоки и водоёмы Беларуси.

В *Литве* из 67 чужеродных видов животных только 16 относятся к пресноводным беспозвоночным. Четыре вида были включе-

Таблица 1. Списки чужеродных видов животных в сопредельных странах

Страна	Общее количество чужеродных видов животных	Общее количество водных чужеродных беспозвоночных	Общее количество чужеродных пресноводных беспозвоночных (GBIF-список)	Общее количество чужеродных пресноводных беспозвоночных (включая все источники данных: GBIF, национальные сайты, статьи, отчеты и др.)	Длинный список потенциальных видов для вселения в Беларусь	Короткий список потенциальных видов для вселения в Беларусь в ближайшем будущем (5–10 лет). Новые для страны / новые для бассейна
Латвия	170	116	11	14	7	2/4 (бассейн р. Зап. Двина)
Литва	67	37	15	15	4	4/9 (бассейн р. Немана)
Польша	721	541	42	42	22	9/13 (бассейны рек Неман и Зап. Буг)
Украина	296	181	62	77	56	17/17 (бассейны рек Днепр и Припять)
Россия	331	167	27	44	29	11/11 (бассейны рек Днепр и Зап. Двина)

ны в список потенциальных чужеродных видов для водоёмов и водотоков Беларуси.

В **Польше** из 721 вида чужеродных животных только 42 вида являются чужеродными видами в пресноводных экосистемах, 22 из которых были включены в список потенциальных видов-вселенцев.

Анализ данных списка GBIF чужеродных видов на территории **Украины** показал, что из 296 чужеродных видов животных только 62 вида обитает в пресноводных экосистемах, кроме того, ещё 15 видов (кольчатый червь *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 и *Tubifex deserticola* (Ostroumov, 1897); гидроидный полип *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771); ракообразные *Eucyclops agiloides roseus* Ishida, 1997, *Mesocyclops isabellae* Dussart et Fernando, 1988 и *Mesocyclops pehpeiensis* (Hu, 1943); мшанка *Lophopodella carteri* (Hyatt, 1866); мизиды *Paramysis intermedia* (Czerniavsky, 1882); моллюск *Planorbella duryi* (Wetherby, 1879); амфиподы *Pontogammarus maeoticus* (Sovinskij, 1894), *Kuzmelina kusnezowi* (Sars, 1894) и *Lanceogammarus andrussowi* (Sars, 1896); высшие раки *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 (Son, 2019; Son et al., 2020), *Schizorhynchus scabriusculus* (G. O. Sars) и *Schizorhynchus eudorelloides* (G. O. Sars)) были добавлены из публикаций [Alexandrov et al., 2007; Плигин и др., 2013, Son, 2019]. Таким образом, список чужеродных видов пресноводных беспозвоночных Украины состоит из 72 видов, из которых только 52 были включены в список потенциальных вселенцев в водотоки и водоёмы Беларуси.

В GBIF-список чужеродных видов **России** включён 331 вид животных, 27 из которых обитают в пресноводных экосистемах. Также для анализа были добавлены 17 видов (кольчатый червь *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876; высшие раки *Caspiocuma campylaspoides* (G.O. Sars, 1897) и *Pseudocuma cercaroides* Sars, 1894; амфиподы *Chaetogammarus warpachowskyi* Sars, 1894, *Chelicorophium sowinskyi* (Martynov, 1924), *Dikerogammarus fluviatilis* Martynov, 1919, *Dikerogammarus bispinosus* Martynov, 1925, *Stenogammarus compressus* (G.O. Sars, 1894), *Stenogammarus dzjubani* (G.O. Sars, 1894), *Shablogammarus chablenisis* (S. Căărăsu, 1943), *Chelicorophium mucro-*

natum Sars, 1895, *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894), *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915; мизиды *Katamysis warpachowskyi* G.O. Sars, 1893; полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) и *Hypaniola kowalewskii* (Grimmin Annenkova, 1927), из публикаций [Курина и Селезнева, 2019; Panov et al., 2009]. Таким образом, список чужеродных видов пресноводных беспозвоночных Европейской части России состоит из 44 видов, из которых только 29 были включены в список потенциальных видов-вселенцев в водотоки и водоёмы Беларуси.

Список наиболее вероятных потенциальных чужеродных видов для водотоков и водоёмов Беларуси. Из 89 потенциальных видов-вселенцев только 32 вида беспозвоночных (табл. 2) были включены в список наиболее вероятных потенциальных видов, которые с высокой долей вероятности могут вселиться в водные объекты Беларуси в ближайшее время (5–10 лет), так как их натурализовавшиеся популяции обнаружены в трансграничных бассейнах рек в непосредственной близости от границы Беларуси. Также в расчёт брали информацию о путях вселения и способах (векторах) распространения этих видов по сопредельным территориям. В таблице 2 для большинства видов указали саморасселение как способ вселения в водные объекты Беларуси. Под самостоятельным расселением было принято вторичное расселение вида из его приобретённого ареала (водотоки и водоёмы сопредельных стран).

Два новых вида декапод в ближайшее время могут проникнуть в Беларусь из водотоков Латвии. Это *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), который обнаружен в озёрах на границе с Литвой недалеко от границы с Беларусью [Kouba et al., 2014], и *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, который обитает в р. Зап. Двина в окрестностях г. Рига [Invažīvo sugu pārvaldnieks, 2000]. Следует обратить внимание, что данные по точным местам обнаружения четырёх видов моллюсков (*Petancylus clessiniana* (Jickeli, 1882), *Planorbella duryi* (Wetherby, 1879), *Melanoides tuberculata* (O.F. Müller, 1774), *Pseudosuccinea columella* (Say, 1817)) отсутствуют в опубликованных

Таблица 2. Список наиболее вероятных потенциальных чужеродных видов водных беспозвоночных

Вид	Нативный ареал	Страна-донор	Бассейн-реципиент	Вероятные способы вселения
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	Понто-Каспийский регион	Россия	Зап. Двина	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом (в обрастаниях корпусов водного транспорта)
<i>Branchiura sowerbyi</i> Beddard, 1892	Восточная Азия	Польша	Неман, Зап. Буг	Случайная интродукция, связанная с торговлей аквариумными видами
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1894	Понто-Каспийский регион	Россия, Украина, Литва	Зап. Двина, Припять, Днепр, Неман	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Corbicula fluminea</i> (O.F. Müller, 1774)	Азия	Россия, Польша	Зап. Двина, Неман, Зап. Буг	Орнитохория. Случайная интродукция (аквариумистика, наживки для лова рыбы). Случайная интродукция с транспортом
<i>Cornigerius lacustris</i> (Spandl, 1923)	Понто-Каспийский регион	Украина	Припять, Днепр	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	Понто-Каспийский регион	Украина, Россия	Припять, Днепр, Зап. Двина	Случайная интродукция с транспортом
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853	Восточная Азия	Россия, Украина, Литва, Латвия	Зап. Двина, Припять, Днепр, Неман	Саморасселение. Преднамеренная и случайная интродукция
<i>Eucyclops agiloides roseus</i> Ishida, 1997	Дальний Восток, Япония	Украина	Припять, Днепр	Случайная интродукция
<i>Gammarus tigrinus</i> Sexton, 1939	Северная Америка	Польша	Неман, Зап. Буг	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	Байкал	Россия	Зап. Двина	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Hemimysis anomala</i> G.O.Sars, 1907	Понто-Каспийский регион	Литва	Неман	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Hypaniola kowalewskii</i> (Grimm, 1877)	Понто-Каспийский регион	Россия	Зап. Двина	Случайная интродукция
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	Понто-Каспийский регион	Украина	Припять, Днепр	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Katamysis warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1893	Понто-Каспийский регион	Россия	Зап. Двина	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Lophopodella carteri</i> (Hyatt, 1866)	Южно-восточная Азия	Украина	Припять, Днепр	Случайная интродукция
<i>Micruropus possolskii</i> Sowinsky, 1915	Байкал	Россия	Зап. Двина	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Melanoides tuberculata</i> (O.F.Müller, 1774)	Африка и Азия	Польша	Неман, Зап. Буг	Случайная интродукция [Duggan and Knox, 2022]
<i>Menetus dilatatus</i> (Gould, 1841)	Северная Америка (Восток США)	Польша	Неман, Зап. Буг	Случайная интродукция [Rader et al., 2003]

<i>Mesocyclops isabellae</i> Dussart et Fernando, 1988	Азия	Украина	Припять, Днепр	Орнитохория
<i>Mesocyclops pehpeiensis</i> (Hu, 1943)	Азия	Украина	Припять, Днепр	Орнитохория
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	Понто-Каспийский регион	Украина	Припять, Днепр	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852)	Северная Америка	Латвия, Литва, Польша	Зап. Двина, Неман, Зап. Буг	Саморасселение. Преднамеренная и случайная интродукция
<i>Pectinatella magnifica</i> (Leidy, 1851)	Северная Америка	Украина	Припять, Днепр	Орнитохория [Schwaha and Bauder, 2021]. Случайная интродукция
<i>Planorbella duryi</i> (Wetherby, 1879)	Северная Америка (Флорида)	Украина	Припять, Днепр	Случайная интродукция [Mahapatra et al., 2003]
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sovinskij, 1894)	Понто-Каспийский регион	Украина	Припять, Днепр	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Potamothenis vejvodskyi</i> (Hrabě, 1941)	Понто-Каспийский регион	Россия	Зап. Двина	Случайная интродукция с транспортом (в обрастаниях судов)
<i>Procambarus clarkii</i> (Girard, 1852)	Северная Америка (Мексика и Юг США)	Польша	Неман, Зап. Буг	Саморасселение. Преднамеренная и случайная интродукция
<i>Procambarus virginalis</i> Lyko, 2017	Северная Америка	Польша, Украина	Неман, Зап. Буг, Припять, Днепр	Саморасселение. Преднамеренная и случайная интродукция
<i>Sinanodonta woodiana</i> (I.Lea, 1834)	Восточная Азия	Польша, Украина	Неман, Зап. Буг, Припять, Днепр	Расселение глотидий на плавниках рыб
<i>Stenogammarus compressus</i> (G.O. Sars, 1894)	Понто-Каспийский регион	Россия	Зап. Двина	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Turcogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875)	Понто-Каспийский регион	Украина	Припять, Днепр	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом
<i>Uratella gracilis</i> Leidy, 1851	Северная Америка	Украина	Припять, Днепр	Саморасселение. Случайная интродукция с транспортом (в обрастаниях судов)

источниках, поэтому эти виды не были включены в список наиболее вероятных потенциальных видов.

Четыре вида ракообразных: амфипода *Ch. warpachowskyi*, мизиды *Hemimysis anomala* Sars, 1907, краб *E. sinensis* и десятиногий рак *P. leniusculus*, были обнаружены рядом с границей и в трансграничных водотоках [Rakauskas et al., 2010; Arbačiauskas et al., 2010]. Эти виды могут попасть в ближайшее время в Беларусь с территории Литвы.

С территории Польши ожидается 9 новых чужеродных видов для пресноводных экосистем Беларуси, с территории Украины – 17,

тогда как с территории европейской части России (Верхняя Волга, озера Ладожское и Онежское) – 11 чужеродных видов (см. табл. 2).

Обсуждение результатов

Анализ списков чужеродных видов водных беспозвоночных сопредельных стран показал, что количество потенциальных чужеродных видов, которые могут вселиться в тот или иной бассейн, варьирует. Так в бассейн р. Зап. Двина могут вселиться с высокой вероятностью 12 новых для Беларуси чужеродных видов из Латвии и европейской части России; 17 чужеродных видов водных

беспозвоночных может попасть в бассейны рек Днепр и Припять, тогда как в бассейны рек Неман и Зап. Буг – 12 и 9 новых для Беларуси видов соответственно (см. табл. 2). Помимо того, в ближайшие 5–10 лет в водотоках белорусской части бассейна р. Неман могут быть обнаружены чужеродные виды амфипод (*Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Obesogammarus crassus* Sars, 1894, *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) и мизиды *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882), которые ранее уже натурализовались в белорусской части бассейнов рек Припять и Днепр и выявлены в бассейне р. Неман на территории Литвы [Arbačiauskas et al., 2011; Corilaş-Ciocianu et al., 2021]. Есть большая вероятность случайной интродукции водным транспортом (обрастания судов) или с влажными рыболовными сетями в водотоки бассейна р. Неман амфиподы *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) из озёр Мазурской группы (Польша), где она была недавно зарегистрирована [Podwysocki et al., 2024] так же, как и *P. robustoides* (Jażdżewska, Jażdżewski, 2008). Следует отметить, что вид *D. villosus* обитает в прибрежных зонах Балтийского моря на территории России (Калининградская обл.), Литвы и Латвии, но пока не обнаружен в реках этих стран [Minchin et al., 2019]. Такая же ситуация и с чужеродными видами в р. Зап. Двина, к примеру, американский полосатый рак [Birzaks, Škute, 2019] и амфипода *P. robustoides* [Grudule et al., 2007; Paidere and Brakovska, 2022] отмечаются в ней на территории Латвии, а в белорусской части р. Зап. Двина эти виды пока не были обнаружены.

Большинство (13) потенциальных чужеродных видов, которые наиболее вероятны для вселения в ближайшее время, являются видами понто-каспийского происхождения (рис. 1) и расселяются по Центральному и Северному Европейскому коридору [Bij de Vaate et al., 2002]. Восемь чужеродных видов относятся к североамериканскому региону происхождения, семь видов из Азии, 2 байкальских вида и по одному виду с Дальнего Востока и Африки.

Для большинства потенциальных чужеродных видов водных беспозвоночных характерно несколько способов вселения (см. табл.

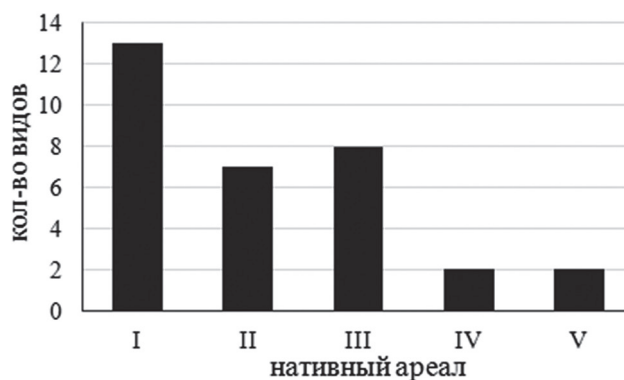


Рис. 1. Распределение потенциальных чужеродных видов по их нативному ареалу: I – Понто-Каспийский регион; II – Азия (исключая байкальские виды); III – Северная Америка; IV – Байкал; V – другое.

2). Так, 23 вида могут проникнуть в водотоки и водоёмы Беларуси за счёт расселения как самостоятельно (высшие ракообразные), так и прикрепившись к рыбам (глохидии моллюска *S. woodiana*) или водоплавающим птицам – орнитохория (моллюск *C. fluminea*, циклопы *M. isabellae*, *M. pehpeiensis* и др.); 17 видов могут попасть в Беларусь с водным транспортом в обрастаниях судов. Также большое значение во вселении новых чужеродных видов будет играть аквариумистика, когда завозятся новые чужеродные виды для торговли или когда виды попадают случайно с ввозимыми аквариумными видами (на растениях или животных). Из 32 потенциальных для вселения в Беларусь чужеродных видов водных беспозвоночных 15 напрямую или косвенно связаны с аквариумистикой.

Среди потенциальных чужеродных видов можно выделить 7 видов, представляющих опасность для биологического разнообразия (то есть инвазивных видов): моллюски *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), амфипода *G. fasciatus*, краб *E. sinensis* и речные раки *P. leniusculus*, *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) и *P. virginialis*.

Азиатский двустворчатый моллюск *C. fluminea*, известный также как корбикула речная, может стать потенциальным инвазивным видом в Беларуси. В настоящее время он встречается в водотоках и водоёмах Польши (на всем протяжении рек Одер и Висла от г. Краков до г. Варшава, а также в Канинском водохранилище) и успешно переживает зим-

ний период. Важно отметить, что тщательных исследований мест обитаний этого моллюска в Польше не проводилось, а имеющиеся данные были получены в ходе мониторинга за аборигенными видами [Urbańska et al., 2018; Cebulska, Krodkiewska, 2019]. Личинки корбикулы способны распространяться по течению крупных рек, а также переноситься водоплавающими птицами из одного водотока в другой. Взрослые особи могут прикрепляться к днищам судов и распространяться в биообрастаниях. В Северной и Южной Америке этот вид наносит экономический ущерб системам водоснабжения и энергетическим объектам, засоряя водозаборных труб в процессе обрастания [Post et al., 2000]. Кроме того, благодаря своей активной фильтрационной деятельности он напрямую конкурирует с аборигенными видами моллюсков за пищевые ресурсы и пространство, меняет среду обитания и нарушает естественные потоки веществ [Richardson, 2020].

Моллюск *D. bugensis* (дрейссена бугская) был обнаружен в Киевском водохранилище [Плигин и др., 2013] и может стать инвазивным видом для водотоков и водоёмов Беларуси, как и *D. polymorpha*. Моллюски проникают в водозаборные трубы и системы фильтрации воды электростанций, противопожарные системы, судоходные дамбы, доки, буи, корпуса различных судов, засоряя и повреждая их, что приводит к увеличению эксплуатационных расходов [Molloy et al., 2007]. Кроме экономических потерь, этот вид негативно влияет на аборигенные виды моллюсков [Burlakova et al., 2014].

Китайский мохнаторукий краб *E. sinensis* был обнаружен в пресноводных экосистемах — реки Одер, Зап. Двина, Лиелупе, Ладожское и Онежское озёра [Ojaveer et al., 2007; Шкляревич, Кучко, 2018]. Молодые особи этого вида способны совершать длительные перемещения (например, миграция вниз по течению р. Эльба достигает примерно 700 км), при этом скорость передвижения молоди варьирует от 1 до 3 км в сутки, в зависимости от их размера. Следует отметить, что взрослые особи обладают способностью обходить преграды по земле или даже взбираться вверх, подобно альпинистам [Семенькова, 2003]. Китайский

мохнаторукий краб наносит ущерб, разрушая своими норами (до 0,5 м глубиной) плотины, повреждая сети и пойманную в них рыбу. Он также конкурирует с другими видами десятиногих ракообразных за ресурсы питания и жизненное пространство. Необходимо подчеркнуть, что этот вид наряду с другими декаподами (сигнальным, красным болотным и мраморным раками) внесён в список видов, вызывающих озабоченность в странах ЕС [EU Regulation 1143/2014].

Байкальский бокоплав *G. fasciatus* успешно адаптировался в водоёмах вселения после преднамеренной интродукции, которая началась с 1960-х гг.: Горьковское водохранилище (1962–1965 гг.), озёра Ленинградской обл. (1971–1975 гг.). В 1973–1981 гг. *G. fasciatus* вселён в озеро Ильмень. Из озёр Карельского перешейка проник в крупнейший водоём Европы — Ладожское озеро [Panov, 1996], где был зарегистрирован в 1988–1990 гг. на северной и западной литорали губы Петрокрепость. В Ладожском озере этот вид массово встречается в основном на глубинах до 1 м, как и во многих озёрах, в зарослях высшей водной растительности и на каменистой прибойной литорали [Panov, 1996], но недавно было показано, что *G. fasciatus* отмечен на глубинах 0,9–9 м и даже на 15 м [Зуев, 2023].

Паразитологические исследования показали, что *G. fasciatus* является основным промежуточным хозяином трематоды *Nicollia skrjabini* Iwanitzky, 1929 в бассейне Верхней Волги [Тютин и др., 2012]. Кроме того, *G. fasciatus* является переносчиком нескольких видов скребней *Acanthocephala* и прямым пищевым конкурентом местным аборигенным видам амфипод и микроспоридий [Кузьменкова и др. 2008]. Вид-вселенец практически полностью вытеснил аборигенный вид *Gammarus lacustris* Sars, 1863, обильный ранее в Ладожском озере в 1960-х гг. Похожая ситуация была отмечена в Псковско-Чудском и Онежском озёрах, что способствует снижению видового разнообразия аборигенных бентосных сообществ. При огромных количествах (например, до 74–83 тыс. экз/м² в оз. Псковско-Чудском) рачки *G. fasciatus* способны значительно сокращать запасы растительных и животных кормов [Berezina, 2007].

Сигнальный рак *P. leniusculus* населяет несколько озёр в бассейне р. Вилия, а также был обнаружен в р. Жеймяна (приток р. Вилия) и её притоке р. Мьяра [Arbačiauskas et al., 2011]. В Польше данный вид обнаружен в озёрах Poblędzie и Ганча в бассейне р. Чёрная Ганча [Ulikowski, Chybowski, 2018]. Он также распространился на север России [Тамуленис et al., 2023]. Сигнальный рак является самым распространённым в Европе инвазивным раком, который устойчив к рачьей чуме, но является её носителем [Holdich, 2001]. В Латвии полностью вытеснил широкопалого рака из р. Салаца, встречается в р. Гауя. Распространяется преднамеренно людьми и незаконно в коммерческих целях. Сигнальный рак оказывает негативное влияние на видовое разнообразие бентосных сообществ [Girdner, 2018], поедает икру промысловых видов рыб, снижая тем самым их численность [Findlay et al., 2015].

Красный болотный рак *P. clarkii* населяет пруды и канал в окрестностях р. Висла (г. Варшава). Этот вид, согласно данным Maciaszek и коллег [Maciaszek et al., 2019], был намеренно выпущен в водоёмы из аквариумов. Красный болотный рак пользуется популярностью в качестве декоративного животного и широко реализуется в европейских зоомагазинах, а также через онлайн-платформы [Patoka et al., 2014], в том числе и в Польше [Maciaszek et al., 2019]. Ранее были зарегистрированы случаи его пассивного переноса птицами [Anastácio et al., 2014]. Несмотря на то что данный вид является теплолюбивым, он адаптировался к условиям открытых водоёмов Восточной Европы [Maciaszek et al., 2019]. Красный болотный рак считается серьёзным конкурентом аборигенным ракам из-за агрессивного поведения и хищничества [Holdich et al., 2009]. Известно, что рытье нор *P. clarkii* приводит к разрушению берегов рек и дамб, способствуя эрозии и увеличению количества взвешенных частиц в воде. Кроме того, уничтожение растительности и биотурбация, вызванные раком, негативно сказываются на среде обитания рыб. Дополнительно он является переносчиком рачьей чумы [Holdich et al., 2009].

Мраморный рак *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 является партеногенетическим

десятиногим ракообразным [Scholtz et al., 2003; Lyko, 2017]. В ближайших к территории Беларуси странах вид обитает в р. Нарва (Эстония), р. Днепр (Украина, г. Днепр), а также в нескольких озёрах и каналах Польши [Maciaszek et al., 2022]. Известно, что *P. virginalis* является теплолюбивым видом, но экспериментальные исследования показывают, что он устойчив и к холоду [Veselý et al., 2015], что и подтверждается его распространением на северо-восток. Также есть находки мраморного рака в некоторых озёрах Полесского национального парка Польши (Miejskie, Kleszczów, Bialskie), которые расположены в 60 км от границы с РБ [EASIN, 2021]. Расселение *P. virginalis* в дикой природе является результатом преднамеренной или случайной интродукции [Patoka et al., 2014]. Несмотря на то что *P. virginalis* занесён в список инвазивных видов с 2016 г., он все ещё присутствует в аквариумной торговле в странах ЕС [Maciaszek et al., 2022]. Мраморный рак может вызывать снижение или даже локальное вымирание амфибий [Maciaszek et al., 2022], так же, как и красный болотный рак *P. clarkii* [Cruz et al., 2006, 2008]. Инвазивный *P. virginalis* является не только конкурентом за место обитания и пищу аборигенным видам раков, но также хищником и изменяет структуру и численность сообщества макрозообентоса, а кроме того, он переносчик рачьей чумы [Kouba et al., 2021].

Создание списков потенциальных чужеродных и инвазивных видов является не только ключевым фактором в контроле предотвращения вселения данных видов, но и основополагающим для системы раннего обнаружения и быстрого реагирования.

Ранее были опубликованы некоторые данные по потенциальным чужеродным видам водных беспозвоночных для вселения в водотоки и водоёмы Беларуси (табл. 3). Из первого списка потенциальных к вселению видов позднее было обнаружено только три вида ракообразных (*L. benedeni*, *O. crassus* и *P. lacustris*). В 2018 г. был опубликован ещё один список видов, который включал 7 видов, обитающих в Киевском и Каунасском водохранилищах. Стоит отметить, что один вид ракообразных *Chelicorophium robustum*

Таблица 3. Прогнозы вселения чужеродных видов водных беспозвоночных в водные объекты Беларуси

Прогноз Karatayev et al., 2008	Прогноз Semenchenko et al., 2018	Прогноз Макаренко, 2018 (на основании работы Семенченко, 2016)	Прогноз Lipinskaya et al., 2020
2 вида олигохет: <i>Branchiura sowerbyi</i> Beddard, 1892 <i>Paranais frici</i> Hrabě, 1941 7 видов ракообразных: <i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov, 1891) <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1894 <i>Gammarus tigrinus</i> Sexton, 1939 <i>Hemimysis anomala</i> Sars, 1907 <i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky, 1882 <i>Obesogammarus crassus</i> (G.O. Sars, 1894) <i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882) 1 вид моллюсков: <i>Dreissena rostriformis bugensis</i> Andrusov, 1897	6 видов ракообразных: <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1894 <i>Chelicorophium mucronatum</i> (Sars, 1895) <i>Chelicorophium robustum</i> (Sars, 1895) <i>Hemimysis anomala</i> Sars, 1907 <i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852) <i>Pontogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875) 1 вид моллюсков: <i>Dreissena rostriformis bugensis</i> Andrusov, 1897	3 вида ракообразных: <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (Sars, 1894) <i>Pontogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875) <i>Chelicorophium mucronatum</i> (Sars, 1895)	7 видов ракообразных: <i>Gammarus tigrinus</i> Sexton, 1939 <i>Hemimysis anomala</i> Sars, 1907 <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1894 <i>Chelicorophium mucronatum</i> (Sars, 1895) <i>Pontogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875) <i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853 <i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852) 1 вид моллюсков: <i>Dreissena rostriformis bugensis</i> Andrusov, 1897

(Sars, 1895) был отмечен ошибочно как потенциальный к вселению вид. Данный вид на тот момент уже был обнаружен в р. Припять в 2008 г. [Semenchenko et al., 2009], а в р. Днепр – в 2014 г. [Lipinskaya et al., 2017].

А.И. Макаренко [2018] на основании работы В.П. Семенченко [2016] опубликовал список видов амфипод потенциальных для вселения, который включал амфипод *Ch. warpachowskyi*, *Pontogammarus aralensis* (Uljanin, 1875) и *Chelicorophium mucronatum* (G. O. Sars, 1895). Из нашего первого прогноза (Lipinskaya et al., 2020) только два вида не были включены в список наиболее вероятных потенциальных чужеродных видов водных беспозвоночных, а именно амфиподы *C. mucronatum* и *P. aralensis*. Бокоплав *P. aralensis*, которого сейчас принято называть *Turcogammarus aralensis* (Uljanin, 1875), был отмечен в списках видов водных беспозвоночных Кременчугского и Днепродзержинского (ныне Каменского) водохранилищ в 1984 и 1983 гг. [Плигин и др., 2013]. Новых данных о его находках в водохранилищах вверх по течению р. Днепр нет, поэтому можем предположить, что данный вид не натурализовался.

Обитание бокоплава *C. mucronatum* в Киевском водохранилище требует подтверждения [Плигин и др., 2013], а на территории России данный вид был обнаружен в р. Дон [Урюпова, Мюге, 2007] и в Чебоксарском водохранилище [Перова и др., 2018], что территориально далеко от границ с Беларусью.

Заключение

Создание списков потенциальных чужеродных и инвазивных видов водных беспозвоночных является не только ключевым фактором в контроле вселения данных видов, но и основополагающим для системы раннего обнаружения и быстрого реагирования. Кроме того, необходимо постоянно проводить оценку рисков для аквариумных видов, ввозимых с целью продажи на территории страны.

Финансирование работы

Работа была выполнена в рамках задания 2.2.10 ГПНИ «Природные ресурсы и окружающая среда» на 2021–2025 гг. Авторы благодарят рецензентов за ценные замечания и предложения, которые улучшили восприятие материала статьи.

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

- Дгебуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов – глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823. DOI: 10.31857/S0869587323090050
- Зуев Ю.А. Особенности распределения массовых видов ракообразных на прибрежном склоне Ладожского озера // Биология внутренних вод. 2023. № 2. С. 210–223. DOI: 10.31857/S0320965223020298
- Кузьменкова Ж.В., Щербаков Д.Ю., Смит Д. Разнообразие микроспоридий, паразитирующих на байкальских амфиподах *Gmelinoides fasciatus* из разных популяций // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. 2008. № 1 (2). С. 56–61.
- Курина Е.М., Селезнёв Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71.
- Макаренко А.И. Прогноз вселения и колонизации водотоков Беларуси чужеродными видами амфипод // Природные ресурсы. 2018. № 2. С. 69–78.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Разнообразие, распределение и обилие гидробионтов в водохранилищах Волжско-Камского бассейна. 2018. Вып. 82. С. 52–66.
- Плигин Ю.В., Матчинская С.Ф., Железняк Н.И., Линчук М.И. Распространение чужеродных видов макробеспозвоночных в экосистемах водохранилищ р. Днепра в многолетнем аспекте // Гидробиол. журн. 2013. Т. 49, № 6. С. 21–36.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Семенченко В.П. Разработка прогноза расширения ареалов уже проникших чужеродных видов и новых возможных инвазий, основанного на результатах исследований о видовом состоянии, численности, путях и векторах инвазий в водные системы Беларуси, полученных в рамках международных проектов, в целях принятия превентивных мер и снижения рисков для аборигенных сообществ водных экосистем Беларуси: отчет о НИР (заключение) / ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»; рук. В. П. Семенченко. Минск, 2016. 48 с. № ГР20163843.
- Семенькова Е.Г. Обзор исследований биологии китайского мохнаторукого краба (*Eriocheir sinensis*) // Известия ТИНРО. 2003. Т. 135. С. 122–137.
- Тамуленис А.Ю., Стратаненко Е.А., Зуев Ю.А. Находка американского сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* (DECAPODA) в Ленинградской обл. (Россия) // Биология внутренних вод. 2023. № 5. С. 642–646.
- Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцев Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 96–105.
- Урюпова Е.Ф., Мюге Н.С. Новые данные о распространении Понто-Каспийских корофиид (Amphipoda, Corophiidae) // Экология моря. 2007. Вып. 74. С. 76–77.
- Шкляревич Г.А., Кучко Т.Ю. Китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis* осваивает новый ареал обитания // Вестник МГТУ. 2018. Т. 21, № 2. С. 371–374.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2, No 3. P. 215–242.
- Anastácio P.M., Ferreira M.P., Banha F., Capinha C., Rabaça J.E. Waterbird-mediated passive dispersal is a viable process for crayfish (*Procambarus clarkii*) // Aquatic Ecology. 2014. Vol. 48. P. 1–10.
- Arbačiauskas K., Rakauskas V., Virbickas T. Initial and long-term consequences of attempts to improve fish-food resources in Lithuanian waters by introducing alien peracaridan species: a retrospective overview // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26, No 2. P. 28–37.
- Arbačiauskas K., Višinskien G., Smilgeviciene S. and Rakauskas V. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowl. Managt. Aquat. Ecosyst. 2011. Vol. 402. P. 12.
- Balalaikins M., Pagad S. Global Register of Introduced and Invasive Species – Latvia [Electronic resource]. Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. 2020. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/hb3hza> accessed via GBIF.org on 16.08.2023.
- Berezina N.A. Changes in aquatic ecosystems of the north-western Russia after introduction of Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats / Ed. F. Gherardi. Springer: Dordrecht the Netherlands, 2007. P. 479–493.
- Birzaks J., Škute A. Alien crayfish species in Latvian inland waters Environmental and Experimental // Biology. 2019. Vol. 17. P. 21–25.
- Bij de Vaate et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canad. J. Fisheries Aquatic Sci. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.
- Burlakova L.E. et al. Competitive replacement of invasive congeners may relax impact on native species: interactions among zebra, quagga, and native unionid mussels [Electronic resource] // PLOS ONE. 2014. DOI:10.1371/journal.pone.0114926. 09.12.2014.

- CABI – Research and learning in agriculture, the environment and the applied life sciences [Electronic resource]. CABI Compendium. Wallingford, UK: CAB International. 2024. <https://www.cabidigitallibrary.org>
- Cebulska K., Krodkiewska M. Further dispersion of the invasive alien species *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) in the Oder River // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2019. No 420. P. 14.
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D.A., Šidagytė-Copilas E. Global distribution and diversity of alien Ponto-Caspian amphipods // *Biological Invasions*. 2021. Vol. 25. P. 179–195.
- Cruz M.J., Rebelo R., Crespo E.G. Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south-western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography* 2006. № 29. P. 329–338. DOI: 10.1111/j.2006.0906-7590.04333.x.
- Cruz M.J., Segurado P., Sousa M., Rebelo R. Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo natural-reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *Herpetological Journal*. 2008. № 18. P.197–204.
- Díaz S. et al. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. IPBES: Bonn, Germany, 2019. 60 p.
- Duggan I.C., Knox M.A. The origins of *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774) in New Zealand's aquarium trade and non-indigenous population // *Aquatic Invasions*. 2022. Vol. 17, No 3. P. 393–401.
- EASIN – European Commission – Joint Research Centre – European Alien Species Information Network (EASIN). 2021 [Electronic resource]. URL: <https://easin.jrc.ec.europa.eu/>
- European Environment Agency (EEA). Towards an early warning and information system for invasive alien species (IAS) threatening biodiversity in Europe [Electronic resource]. EEA: Copenhagen, 2010. 52 p. DOI: 10.2800/4167
- EU Regulation No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species [Electronic resource]. 2014. URL: <http://data.europa.eu/eli/reg/2014/1143/oj>
- Findlay J., Findlay F., Riley W., Lucas M. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) predation upon Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2015. Vol. 25. P. 250–258.
- GBIF – the Global Biodiversity Information Facility [Electronic resource]. 2024. Home Page. Available from: <https://www.gbif.org>
- Girdner S.F., Ray A.M., Buktenica M.W., Hering D.K., Mack J.A., Umek J.W. Replacement of a unique population of newts (*Taricha granulosa mazamae*) by introduced signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Crater Lake, Oregon // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, No 3. P. 721–740.
- Grudule N., Parele E., Arbačiauskas K. Distribution of Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* in Latvian waters // *Acta Zoologica Lituanica*. 2007. Vol. 17, No 1. P. 28–32.
- Haubrock P.J. et al. Economic costs of invasive alien species across Europe // *NeoBiota*. 2021. Vol. 67. P. 153–190.
- Holdich D.M. Biology of Freshwater Crayfish / Chapter 10 // Wiley, 2001. P. 377–438.
- Holdich D.M., Reynolds J.D., Souty-Grosset C., Sibley P.J. A review of the everincreasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2009. Vol. 11. P. 394–395.
- Invazīvo sugu pārvaldnieks. Sugu datu lapas un novērojuma anketas. 2000 [Electronic resource]. URL: <https://ozols.gov.lv/kartes/apps/sites/#/invazivo-sugu-parvaldnieks>
- IPBES. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E.S. Brondizio E.S., H.T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K.A. Brauman, S.H.M. Butchart, K.M.A. Chan, L.A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S.M. Subramanian, G.F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y.J. Shin, I.J. Visseren-Hamakers, K.J. Willis, and C.N. Zayas (eds.). 2023. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 p.
- Jażdżewska A., Jażdżewski K. *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Crustacea, Amphipoda), a new Ponto-Caspian invader in Great Masurian Lakes (NE Poland) // *Fragmenta Faunistica*. 2008. Vol. 51, No 1. P. 1–7.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // *Biol. Invasions*. 2008. Vol. 10. P. 215–232.
- Kostiushyn V. et al. Records of alien species in Ukraine [Electronic resource]. Version 1.5. Ukrainian Nature Conservation Group (NGO). 2023. Occurrence dataset: URL: <https://doi.org/10.15468/xfjq83> (accessed via GBIF.org on 16.08.2023).
- Kouba A., Petrusek A., Kozák P. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps [Electronic resource] // *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.* 2014. Vol. 413, No 05. DOI:10.1051/kmae/2014007 april 2014.
- Kouba A. et al. Survival, growth, and reproduction: comparison of marbled crayfish with four prominent crayfish invaders [Electronic resource] // *Biology*. 2021. Vol. 10, No 5. URL: <https://doi.org/10.3390/biology10050422> (publication date 10.05.2021).
- Lipinskaya T., Makarenko A., Semenenko V., Vezhnovets V. 10-year monitoring of alien amphipods in Belarus: state of the art / *Proceedings of the 17th International Colloquium on Amphipoda (17th ICA)*, September 4th–7th 2017, Trapani (Italy) // *Biodiversity Journal*. 2017. Vol. 8, No 2. P. 649–651.
- Lipinskaya T., Semenenko V., Minchin D. A pathways risk assessment of aquatic non-indigenous macroinvertebrates passing to, and through, the Central European invasion corridor // *Management of Biological Invasions*. 2020. Vol. 11, No 3. P. 525–540.
- Lyko F. The marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) represents an independent new species // *Zootaxa*. 2017.

- 4363 (4). P. 544–552. URL: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4363.4.6>
- Maciaszek R., Bonk M., Strużyński W. New records of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda: Cambaridae) from Poland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2019. Vol. 420. P. 39.
- Maciaszek R., Jabłońska A., Prati S., Wróblewski P., Gruszczyńska, J. & Świderek W. Marbled crayfish *Procambarus virginalis* invades a nature reserve: how to stop further introductions? // The European Zoological Journal. 2022. Vol. 89, No 1. P. 888–901.
- Mahapatra B.B. et al. Global freshwater mollusk invasion: pathways, potential distribution, and niche shift [Electronic resource] // Hydrobiologia. 2023. URL: <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05299-z> (published: 26.07.2023).
- Minchin D, Arbačiauskas K., Daunys D., Ezhova E., Grudule N., Kotta J., Molchanova N., Olenin S., Višinskienė G., Strake S. Rapid expansion and facilitating factors of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus* within the eastern Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2019. Vol. 14, No 2. P. 165–181.
- Molloy D.P., de Vaate A., Wilke T., Giamberini L. Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe // Biological Invasions. 2007. Vol. 9, No 7. P. 871–874.
- Ojaveer H., Gollasch S., Jaanus A. et al. Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in the Baltic Sea – a supply-side invader? // Biol Invasions. 2007. Vol. 9. P. 409–418.
- Pagad S. et al. Country Compendium of the Global Register of Introduced and Invasive Species – Lithuania [Electronic resource]. Scientific Data 2022. Article 391. DOI: 10.1038/s41597-022-01514-z (publication date 06.07.2022).
- Paidere J., Brakovska A. The Ponto-Caspian and native amphipod life history in the Daugava River, Latvia // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2022. Vol. 51, No 3. P. 268–282.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K. et al. Assessing the Risks of Aquatic Species Invasions via European Inland Waterways: From Concepts to Environmental Indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5, No 1. P. 110–126.
- Patoka J., Kalous L., Kopecký O. Risk assessment of the crayfish pet trade based on data from the Czech Republic // Biological Invasions. 2014. Vol. 16. P. 2489–2494.
- Petrosyan V., Dgebuadze Y., Khlyap L., Vinogradova Y., Krivosheina M., Feniova I., Bashinskiy I., Reshetnikov A., Omelchenko A., Goryaynova Z., Ozerova H.A., Dergunova N., Orlova-Bienkowskaja M.J., Wong L.J., Pagad S. Global Register of Introduced and Invasive Species – Russian Federation [Electronic resource]. Version 2.7. Invasive Species Specialist Group ISSG. 2020. Checklist dataset: URL: <https://doi.org/10.15468/f6joyb> (accessed via GBIF.org on 28.02.2024).
- Podwysocki K., Desiderato A., Mamos T., Rewicz T., Grabowski M., Konopacka A., Bącela-Spychalska K. Recent invasion of Ponto-Caspian amphipods in the Masurian Lakeland associated with human leisure activities. NeoBiota. 2024. № 90. 161–192. <https://doi.org/10.3897/neobiota.90.109221>
- Post R.M., Petrille J.C., Lyons L.A. A review of freshwater macrobiological control methods for the power industry [Electronic resource]. Technical paper. 2000. 21 p. URL: https://reabic.net/Publ/Post_et%20al_Dreissena.pdf (accessed 10.09.2016).
- Rader R.B., Belk M.C., Keleher M.J. The Introduction of an invasive snail (*Melanoides tuberculata*) to spring ecosystems of the Bonneville basin, Utah // Journal of Freshwater Ecology. 2003. Vol. 18, No 4. P. 647–657.
- Rakauskas V., Ruginis T., Arbačiauskas K. Expansion of the spinycheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque 1817), in the Nemunas River basin, Lithuania // Fresh, Crayfish. 2010. Vol. 17. P. 73–76.
- Reaser J.K., Burgiel S.W., Kirkey J. et al. The early detection of and rapid response (EDRR) to invasive species: a conceptual framework and federal capacities assessment // Biol. Invasions. 2020. Vol. 22. P. 1–19.
- Regulation EU No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. 2014 [Electronic resource]. URL: <http://data.europa.eu/eli/reg/2014/1143/oj> (accessed 17.07.2024).
- Rewicz T., Grabowski M., Tończyk G., Konopacka A., Bącela-Spychalska K. *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 continues its invasion in the Baltic Sea: first record from Bornholm (Denmark) // BioInvasions Records. 2019. Vol. 8, No 4. P. 862–870.
- Richardson T.D. The ecological consequences of nonindigenous *Corbicula fluminea* establishment on a benthic macroinvertebrate community // Aquatic Invasions. 2020. Vol. 15, No 3. P. 382–407.
- Roy H.E., Bacher S., Essl F., Adriaens T., Aldridge D.C., Bishop J.D.D., Blackburn T.M., Branquart E., Brodie J., Carboneras, C. Cottier-Cook E.J., Copp G.H., Dean H.J., Eilenberg J., Gallardo B., Garcia M., García-Berthou E., Genovesi P., Hulme Ph.E., Kenis, Kerckhof M.F., Kettunen M., Minchin D., Nentwig W., Nieto A., Pergl J., Pescott O.L., Peyton J.M., Preda C., Roques A., Rorke S.L., Scalera R., Schindler S., Schönrogge K., Sewell J., Solarz W., Stewart A.J.A., Tricarico E., Vanderhoeven S., van der Velde G., Vilà M., Wood Ch.A., Zenetos A., Rabitsch W. Developing a list of invasive alien species likely to threaten biodiversity and ecosystems in the European Union // Global Change Biology. 2019. Vol. 25, No 3. P.1032–1048. URL: <https://doi.org/10.1111/gcb.14527>
- Scholtz G., Braband A., Tolley L., Reimann A., Mittmann B., Lukhaup C., Steuerwald F., Vogt G. Parthenogenesis in an outsider crayfish // Nature. 2003. Vol. 421. P. 806.
- Schwaha T., Bauder J.A.S. The freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) in the Austrian Danube: first evidence in the Upper Danube basin // BioInvasions Records. 2021. Vol. 10, No 2. P. 313–318.

- Semenchenko V.P., Rizevsky V.K., Mastitski S., Vezhnovetz V.V., Pluta M.V., Razlutsky V.I., Laenko T.M. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4, No 2. P. 311–320.
- Semenchenko V., Lipinskaya T., Vilizzi L. Risk screening of non-native macroinvertebrates in the major rivers and associated basins of Belarus using the Aquatic Species Invasiveness Screening Kit // *Management of Biological Invasions*. 2018. Vol. 9, No 2. P. 127–136.
- Solarz W., Tokarska-Guzik B., Dajdok Z., Wong L.J., Pagad S. Global Register of Introduced and Invasive Species – Poland [Electronic resource]. Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. 2020. Checklist dataset: URL: <https://doi.org/10.15468/xxgzzh> (accessed via GBIF.org on 16.08.2023).
- Son M.O. Alien invertebrates in Ukrainian inland waters in the context of basin approach to river management and monitoring // *Geo&Bio*. 2019. Vol. 17. P. 77–84 (In Ukrainian).
- UkrBIN, Database on Biodiversity Information [Electronic resource]. 2024. Available from: URL: <https://www.ukrbn.com> (accessed: 29.02.2024).
- Ulikowski D., Chybowski L. Lake Hańcza – a new site for signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) occurrence in Poland // *Fisheries & Aquatic Life*. 2018. Vol. 26. P. 141–147.
- Urbańska M., Andrzejewski W., Riccardi N., Gierszal H., Golski J. The Invasive Asian Clam *Corbicula fluminea* in Polish Rivers: The Importance of Thermal Discharge from Power Plants for Its Spread // *Polish Journal of Ecology*. 2018. Vol. 66, No 1. P. 70–75.
- Veselý L., Buřič M., Kouba A. Hardy exotics species in temperate zone: Can “warm water” crayfish invaders establish regardless of low temperatures? // *Scientific Reports*. 2015. Vol. 5. P. 1–7.
- WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species [Electronic resource]. 2024. Available from: URL: <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 28.02.2024. DOI:10.14284/170

POTENTIAL NON-NATIVE SPECIES AMONG AQUATIC INVERTEBRATES IN THE FRESHWATER ECOSYSTEMS OF BELARUS

Lipinskaya T.*, Semenchenko V.**, Chaikouski A.***

Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220072, Belarus

e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **semenchenko57@mail.ru, ***chaikovski@biobel.by

The problem of biological invasions is currently one of the most significant and well-recognized one in the light of influence on biodiversity across all ecosystems. To examine which new species may be introduced and established in the aquatic ecosystems of Belarus in the near future (5-10 years), an evaluation of the ranges, the vectors of invasion and biology of potential invaders was made.

Of the 89 potentially non-native species only 32 were included in the list of the most probable alien species which are most likely to inhabit Belarusian waters in the near future. Besides, 7 species with high capacity for invasion were singled out from the list of the potential alien species.

Keywords: non-indigenous species, invasive alien species, macrozoobenthos, plankton, pathways, system of early revealing.

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ПО ЖИРНОКИСЛОТНОМУ СТАТУСУ СМОЛТОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) ИЗ НЕКОТОРЫХ РЕК БАССЕЙНОВ БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

© 2025 Манойлова Д.И., Мурзина С.А., Воронин В.П., Хуртина С.Н.,
Ефремов Д.А., Немова Н.Н.

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (КарНЦ РАН), г. Петрозаводск, 185910, Республика Карелия, РФ
e-mail: dianamanoylova90@gmail.com, murzina.svetlana@gmail.com, voronen-viktor@mail.ru,
denisefremov@list.ru, nnnemova@gmail.com

Поступила в редакцию 30.06.2025. После доработки 26.08.2025. Принята к публикации 31.08.2025

Проведено биохимическое профилирование жирных кислот (ЖК) смолтов интродуцированной в реки Белого и Баренцево морей горбуши, что позволило выявить взаимосвязь между факторами среды обитания смолтов и метаболическими превращениями ЖК, включая индексы их конвертации, отражающие активность ключевых ферментов липидного метаболизма (десатураз и элонгаз). Показано наибольшее содержание докозагексаеновой кислоты 22:6(n-3) до 31% для смолтов горбуши из холодноводной р. Воронья (2.1 °C), что указывает на её существенную роль в компенсаторных реакциях на уровне биомембран к температурным условиям обитания. Установлены высокие значения индексов липогенности 16:0/18:2(n-6) и 20:5(n-3)/18:3(n-3), отражающей биосинтез ЖК по n-3 пути. Факторный анализ состава ЖК смолтов горбуши из исследованных рек позволил выделить и ранжировать ЖК и их группировки у смолтов горбуши. Полученные данные о ЖК составе молоди горбуши, а также значения индексов их конвертации указывают на значимую роль ЖК в процессах роста и развития смолтов, разнокачественность по ЖК статусу которых связана с процессами их адаптации к условиям окружающей среды в том числе на метаболическом уровне.

Ключевые слова: жирные кислоты (ЖК), биохимическая адаптация, смолты, горбуша, Белое море, Баренцево море.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-122-136

Введение

Популяция горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792)), которая была интродуцирована в реки на северо-западе России во второй половине XX века с Дальнего Востока, представлена преимущественно нечётной нерестовой линией. Среди лососёвых рыб данный вид характеризуется наиболее коротким (двухлетним) жизненным циклом [Зубченко и др., 2004] и демонстрирует успешную адаптацию к новым условиям обитания [Гордеева и др., 2015]. Известно, что важное значение для адаптации молоди рыб к различным факторам среды имеет состояние так называемой «биохимической преадаптации», которое позволяет организму успешно приспособиться к смене среды обитания, в том числе при переходе из пресной воды на морскую. Жирные кислоты (ЖК), особенно по-

линенасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), играют важную роль в метаболизме рыб и являются не только энергетическими и структурными компонентами, но и активными метаболитами, участвующими в регуляции иммунных и гормональных процессов [Sargent et al., 2002; Tocher, 2003]. У анадромных видов, таких как горбуша, фаза смолтификации сопровождается интенсивными метаболическими перестройками, включая ремоделирование липидных структур клеток, поскольку жирнокислотный состав тканей у рыб может служить чувствительным (лабильным) маркером как их физиологического состояния, так и влияния условий окружающей среды [Iverson et al., 2004]. Биохимические адаптации жирнокислотного состава липидов [Tocher, 2003] отражают процессы конверсии n-3 и n-6

ПНЖК семейств, которые играют ключевую роль в обеспечении энергетических потребностей и структурной целостности клеточных мембран [Sargent et al., 2002]. Эти процессы включают изменения ключевых метаболических индексов соотношений ЖК [Monroig et al., 2013] и зависят от сложного взаимодействия эндогенных факторов (генетическая детерминированность ферментативных систем) и экзогенных условий (трофическая база, температурный режим, солёность) [Hazel, 1995]. Особое значение имеют п-3 и п-6 ПНЖК, не только участвующие в регуляции физиологических процессов, но и выступающие предшественниками важнейших биологически активных соединений – эйкозаноидов [Calder, 2015]. В настоящей работе особое внимание уделено профилированию жирнокислотного состава и комплексному анализу индексов конвертации ключевых ЖК, что позволяет оценить влияние на эти процессы факторов среды обитания смолтов горбуши (*O. gorbuscha*), обитающих в реках, впадающих в Белое и Баренцево моря, различающихся по температурному режиму и составу кормовых объектов. Такой подход позволяет не только выявить межгрупповые и межпопуляционные различия [Iverson et al., 2004], но и установить их возможные причины, что имеет важное значение для понимания механизмов адаптации вида к различным условиям обитания [Gladyshev et al., 2013].

Материалы и методика

Образцы мышечной ткани смолтов горбуши (*O. gorbuscha*) были отобраны в весенне-летний период (май–июнь) 2024 г. из 5 рек бассейнов Баренцева (р. Воронья – 69.026582 с.ш., 35.727784 в.д.) и Белого морей (реки Кереть – 66.275553 с.ш., 33.560317 в.д., Умба – 66.676314 с.ш., 34.306131 в.д., Варзуга – 66.268592 с.ш., 36.943375 в.д. и Индёра – 66.254436 с.ш., 37.134568 в.д.). Сбор материала проведён согласно разрешениям Североморского территориального управления Росрыболовства № 5120240317118, № 5120240317117 и № 7820240317366. Средняя длина смолтов в р. Воронья (бассейн Баренцева моря) составила $3,3 \pm 0,04$ см (17 экз.), тогда как в беломорских реках данный

показатель составлял $3,34 \pm 0,02$ см (86 экз.). Температурный режим на момент сбора проб в реках бассейна Белого моря составил: р. Кереть – $9,7^\circ\text{C}$, р. Умба – $5,4^\circ\text{C}$, р. Варзуга – $9,1^\circ\text{C}$, р. Индёра – $8,7^\circ\text{C}$. В то же время температура воды в р. Воронья (бассейн Баренцева моря) была ниже в 2–3 раза по сравнению с реками бассейна Белого моря и составила в среднем $2,1^\circ\text{C}$. Кормовая база исследуемых рек различалась по качественному и количественному составу [Ефремов и др., 2025 (*в печати*)] и была представлена в основном планктонными ракообразными подклассов *Copepoda* и *Cladocera*, а также, в меньшей степени, амфибиотическими насекомыми ранних стадий развития.

Отобранные на биохимический анализ образцы мышечной ткани индивидуально фиксировали в жидком азоте ($t = -197^\circ\text{C}$) и хранили в замороженном состоянии до транспортировки в лабораторию. В лабораторных условиях образцы ткани смолтов горбуши гомогенизировали с использованием гомогенизатора OV-5 (Velp, Italy) и перефиксировали в смеси растворителей хлороформ:метанол в соотношении 2 к 1 (по объёму) для последующей экстракции липидов по методу Дж. Фолча [Folch et al., 1957].

Полученные экстракты подвергали кислотному метилированию для последующего хроматографического разделения смеси жирных кислот методом газовой хроматографии (ГХ) [Цыганов, 1971]. Качественное и количественное ЖК профилирование мышечной ткани смолтов осуществляли с использованием газовых хроматографов, оснащённых моноквадрупольным масс-селективным детектором (ГХ-МС) «Маэстро-αМС» («Интерлаб», Россия) и пламенно-ионизационным детектором (ГХ-ПИД) «Хроматэк-Кристалл 5000.2» (ЗАО «Хроматэк», Россия) соответственно. Разделение смеси ЖК проводили на капиллярной хроматографической колонке с полярной фазой HP-88 60 м * 0,25 мм * 0,20 мкм (Agilent, США) в режиме программируемой температуры термостата: $t^\circ(\text{нач}) - 140^\circ\text{C}$ (удержание 5 мин), увеличение t° со 140 до 240°C со скоростью $4^\circ\text{C}/\text{мин}$, $t^\circ(\text{конеч})$ равна 240°C (удержание 2 мин). В качестве подвижной фазы использовался гелий (для ГХ-МС) и азот (для

ГХ-ПИД). Идентификацию индивидуальных ЖК в образцах осуществляли в режиме Scan (на ГХ-МС) в диапазоне сканирования от 50 до 400 m/z. Полученные данные анализировались с использованием программного обеспечения (ПО) «Мастер Аналитик v. 1.025» и библиотеки NIST'17. Количественный расчёт проводили методом внешнего стандарта с построением градуировочной кривой на ГХ-ПИД. В качестве внешнего стандарта использовалась смесь аналитически чистых стандартных веществ Supelco 37 (Sigma-Aldrich, США) с известными концентрациями. Количественную обработку полученных хроматограмм осуществляли с использованием ПО «Хроматэк-Аналитик v 3.1».

Для характеристики этапов конвертации ЖК в метаболизме горбуши, а также для косвенной оценки активности ферментных систем на основе полученных жирнокислотных профилей были рассчитаны следующие индексы – 20:2(n-6)/18:2(n-6) (элонгаза 5 или элонгаза 8); 18:0/16:0 (элонгаза в совокупности с другими ферментами); 16:1/16:0 (десатураза Δ9); cis18:1(n-9)/18:0 (десатураза Δ9); 20:4(n-6)/20:3(n-6) (десатураза Δ5); 18:3(n-3)/cis18:2(n-6) (десатураза Δ15, определение доминирования пути биосинтеза n-3 или n-6); 20:4(n-6)/cis18:2(n-6) (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-6 путь); 20:5(n-3)/18:3(n-3) (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 или 8, n-3 путь); 16:0/cis18:2(n-6) (индекс липогенности). Дополнительно был проведён анализ изменения некоторых характерных для процесса смолтификации индексов, в частности изменение содержания ПНЖК за счёт (n-3) ПНЖК (например, cis22:6(n-3)), соотношение (n-3)/(n-6) ПНЖК, индексы 18:3(n-3)/18:2(n-6) и 22:6(n-3)/18:3(n-3), а также содержание НЖК и общей ненасыщенности липидов в мышцах.

Биохимические исследования были выполнены на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования ЦКП КарНЦ РАН.

Статистический анализ

Статистическую обработку результатов проводили на языке программирования R (версия 4.2.2.) в среде разработки RStudio (<https://www.posit.co>) с использованием до-

полнительных пакетов: readxl (версия 1.3.1), tidyverse (версия 1.3.0), pastecs (версия 1.1.1), vegan (версия 2.5–7), factoextra (версия 1.0.7), psych (версия 2.5.6), GPArotation (версия 3–1).

Для каждой группы проб (смотов из разных рек вылова) была рассчитана описательная статистика, включающая распределение выборки, среднее арифметическое, ошибку дисперсии и др. Оценку достоверности различий жирнокислотных компонентов и рассчитанных на их основе индексов по нескольким параметрам осуществляли при помощи перестановочного многомерного дисперсионного анализа с применением матриц расстояний (ADONIS) с последующим (при наличии достоверных различий) использованием попарного непараметрического теста Вилкоксона–Манна–Уитни для выявления точечных различий между двумя индивидуальными реками. Оценку статистического сходства между выборками осуществляли с использованием алгоритма сходства ANOSIM.

Для оценки влияния размерно-весовых характеристик и факторов среды на качественный и количественный жирнокислотный состав мышечной ткани горбуши из разных рек использовали метод канонического анализа соответствий (ССА) [Шитиков, Мастицкий, 2017]. Выявление наилучшей метрики расстояния между исходной и моделируемой матрицами в многомерном пространстве признаков осуществляли с применением коэффициента корреляции Спирмена. Кластеризацию рек вылова горбуши по количественным показателям жирнокислотного состава мышц осуществляли методом k-средних (k-means). Оценку оптимального количества кластеров в выборке проводили с использованием индекса Калински–Харабаша. Для обнаружения «скрытых» структур и групп (скоррелированных между собой переменных) в жирнокислотном профиле мышечной ткани горбуши использован разведочный факторный анализ [Кабаков, 2016].

Результаты и обсуждение

Установлены достоверные различия между горбушей из разных рек вылова по жирнокислотному профилю (% от суммы ЖК) мышечной ткани, что свидетельствует о чёт-

ких различиях условий обитания и адаптации жирнокислотного метаболизма к ним. Отмечено, что для рек Варзуга и Индэра более характерно накопление физиологически значимых кислот *cis20:5(n-3)* и *cis22:6(n-3)*, а также *cis22:1(n-9)* и *cis22:5(n-3)* у смолтов. Напротив, для горбуши из р. Кереть характерно более высокое содержание *n-6* ПНЖК (*cis18:2(n-6)*, *cis20:4(n-6)*), а также МНЖК (*cis16:1(n-7)*, *cis20:1(n-9)*) и НЖК 14:0 по сравнению со смолтами горбуши из других рек. Полученные результаты указывают на различия в воздействии факторов среды обитания (температурных и кормовых) на регуляцию метаболизма ЖК у смолтов горбуши из разных рек. За счёт различий в экологических условиях обитания в исследованных реках может складываться специфика структуры объектов питания и их сообществ, что, в свою очередь, определяет жирнокислотный состав корма и смолтов горбуши.

Индикаторы смолтификации на уровне ЖК – повышение содержания ПНЖК за счёт (*n-3*) ПНЖК, в частности *cis22:6(n-3)* повышение соотношений *n-3/n-6* ПНЖК,

18:3(*n-3*)/18:2(*n-6*), 22:6(*n-3*)/18:3(*n-3*), снижение НЖК и повышение общей ненасыщенности липидов – у исследованных смолтов соотносились с таковыми на уровне липидного обмена в части снижения общих липидов, снижения ТАГ и соотношения ТАГ/ФЛ [Мурзина и др., 2025 неопубл.].

Установлены достоверные различия в мышцах смолтов горбуши из разных рек вылова по жирнокислотному профилю (% от суммы ЖК), что свидетельствует об адаптации жирнокислотного состава молоди к условиям обитания в реках с разным температурным режимом. Использование канонического анализа соответствий (ССА) для основных ЖК (содержание которых превышало 1% от суммы) позволило установить различия между близкорасположенными реками бассейна Белого моря (реки Варзуга и Индэра, $ССА1 < 0$) и остальными исследованными реками – Кереть, Умба и Воронья ($ССА1 > 0$) по процентному содержанию ЖК в мышцах горбуши (рис. 1).

Отмечено, что для рек Варзуга и Индэра более характерно накопление физио-

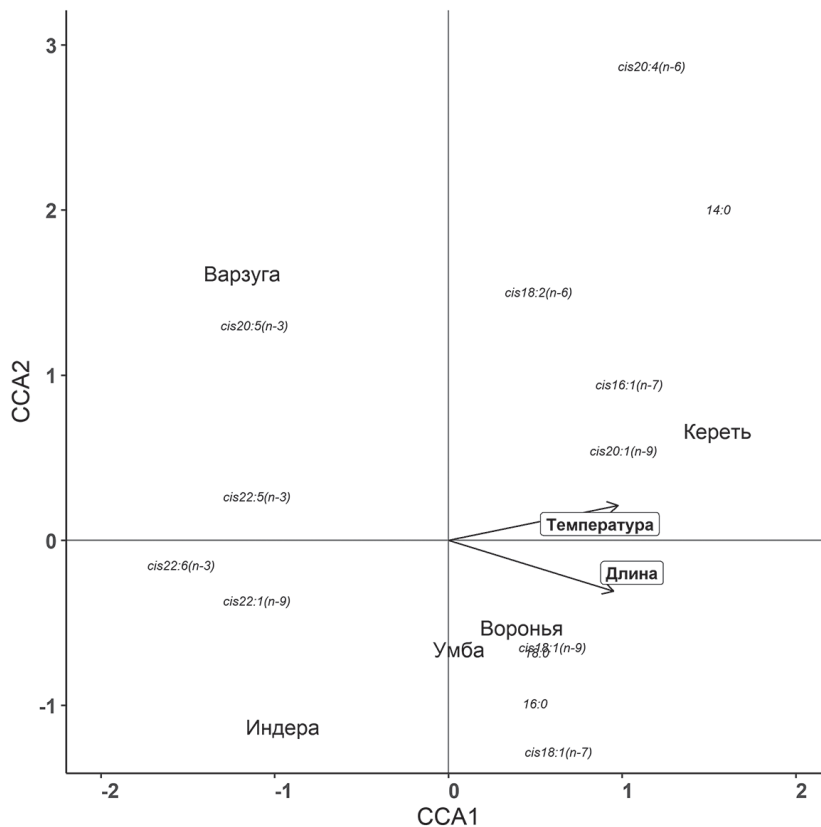


Рис. 1. Канонический анализ соответствий (ССА) проб горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей по содержанию индивидуальных жирных кислот (% от суммы ЖК) в зависимости от показателей размерно-весовых характеристик особей и температурных условий среды.

логически значимых кислот *cis*20:5(n-3) и *cis*22:6(n-3), а также *cis*22:1(n-9) и *cis*22:5(n3) у смолтов. Напротив, для горбуши из р. Кереть характерно более высокое содержание n-6 ПНЖК (*cis*18:2(n-6), *cis*20:4(n-6)), а также МНЖК (*cis*16:1(n-7), *cis*20:1(n9)) и 14:0 ЖК по сравнению со смолтами горбуши из других рек. Напомним, что в р. Кереть зафиксирована сравнительно высокая температура воды (9,7–11,5 °С), тогда как в других реках данный показатель не превышал 9,1 °С: р. Воронья – 2,1 °С, р. Умба – 5,4 °С, р. Индёр – 7,4–8,7 °С, р. Варзуга – 9,1 °С. При этом для рек Кереть, Варзуга, у которых температура воды зафиксирована выше 9 °С, формируется группа вдоль оси ССА2 > 0. За счёт различий в гидрологических [Statzner & Higler, 1986; Allan & Castillo, 2007], температурных [Ward & Stanford, 1982 и Caissie, 2006], трофических [Vannote et al., 1980] и в других условиях в обследованных реках может складываться различающаяся структура местообитания, в частности трофическая структура биотопа: доступность, численность, видовой состав объектов питания и их сообществ, что, безусловно, оказывает существенное влияние на жирнокислот-

ный состав кормовой базы молоди горбуши [Wallace & Webster, 1996; Poff, 1997; Merritt et al., 2017; Hauer & Lamberti, 2017]. Известно, что зообентос отдельных водотоков характеризуется специфичностью по уровню и соотношению эссенциальных ЖК. Ранее в наших исследованиях [Khurtina et al., 2024] было показано, что состав кормовых объектов оказывает влияние на жирнокислотный профиль молоди атлантического лосося.

Методом перестановочного многомерного дисперсионного анализа с применением матриц расстояний (ADONIS) установлены достоверные различия между горбушей из разных рек вылова по биохимическим индексам, используемым для оценки активности ферментов – p -value < 0,001. Анализ сходства (ANOSIM) горбуши из разных рек по биохимическим индексам мышц позволил установить аналогичность особей горбуши с некоторыми различиями (некоторым перекрытием) – $R = 0,1425$, p -value < 0,001.

Степень перекрытия проб горбуши из разных рек в многомерном пространстве признаков (индексов конвертации жирных кислот) представлена на рис. 2. Установлено, что практически все исследованные индексы

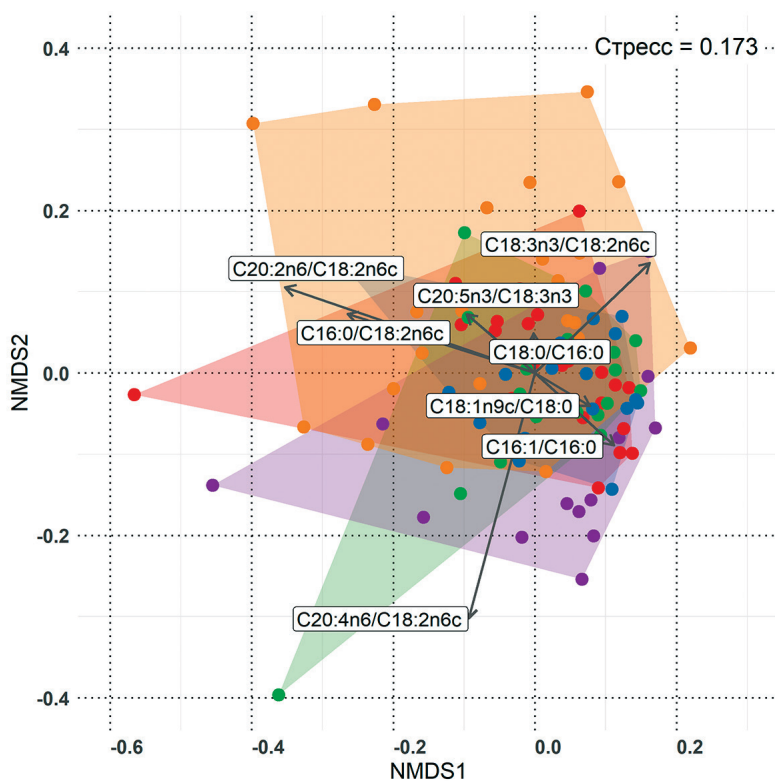


Рис. 2. Анализ NMDS-проб горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей по содержанию индексов ферментов.

достоверно коррелируют с индивидуальными пробами горбуши разных рек при построении проекции на осях главных координат, за исключением индекса, описывающего активность фермента C18:0/C16:0.

Статистический анализ попарного сравнения биохимических индексов конвертации ЖК в мышцах горбуши исследованных рек позволил установить точечные достоверные различия между группами (табл. 1).

Объединённый статистический анализ биохимических индексов в мышцах горбуши из исследуемых рек и кластеризация данных рек по биохимическим показателям представлены на тепловой карте (рис. 3).

Использование метода ССА для биохимических индексов активности ферментов в мышцах смолтов горбуши позволило установить различия между близкорасположенными реками бассейна Белого моря (реки Варзуга и Индэра, $ССА1 > 0$) и остальными исследованными реками – Кереть, Умба и Воронья ($ССА1 < 0$) (рис. 4). Отмечено, что для рек Варзуга и Индэра более характерна активность $n-3$ пути и FADS2 соответственно. При этом реки Кереть и Варзуга, в которых температура воды зафиксирована выше $9\text{ }^{\circ}\text{C}$, формируют группу вдоль оси $ССА2 < 0$.

Наиболее выраженные различия наблюдались в содержании в мышцах смолтов длин-

Таблица. 1. Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК) в мышцах горбуши из исследованных рек

Жирные кислоты	р. Кереть	р. Умба	р. Варзуга	р. Индэра	р. Воронья
14:0	2,42±0,29 ^{A,B,C,D}	1,57±0,09 ^{A,E,F,G}	1,21±0,06 ^{B,E}	1,26±0,09 ^{C,F}	1,19±0,12 ^{D,G}
iso15:0	0,08±0,04 ^{C,D}	0,05±0,04	0,04±0,02 ^H	0±0 ^{C,H}	0,01±0,01 ^D
15:0	0,5±0,07 ^{B,C,D}	0,38±0,04 ^{E,F,G}	0,26±0,02 ^{B,E,I}	0,23±0,02 ^{C,F}	0,22±0,02 ^{D,G,I}
16:0	23,03±1,2 ^{B,C,D}	26,27±1,2 ^{E,F,G}	16,81±0,47 ^{B,E}	17,99±1,05 ^{C,F}	15,7±0,33 ^{D,G}
cis16:1(n-9)	0,61±0,08	0,64±0,08	0,65±0,06	0,67±0,06	0,57±0,04
cis16:1(n-7)	6,37±0,44 ^{A,B,C,D}	4,62±0,25 ^{A,E,G}	3,75±0,21 ^{B,E}	4,12±0,29 ^C	3,77±0,15 ^{D,G}
17:0	0,25±0,0 ^{B,C,D}	0,27±0,02 ^{E,F,G}	0,13±0,01 ^{B,E,I}	0,14±0,01 ^{C,F,J}	0,11±0,01 ^{D,G,I,J}
18:0	8,56±0,47 ^{B,C,D}	9,41±0,39 ^{E,F,G}	6,21±0,24 ^{B,E,I}	6,61±0,41 ^{C,F,J}	5,6±0,11 ^{D,G,I,J}
trans18:1(n-9)	0,03±0,01	0,03±0,02	0,02±0	0,01±0	0,05±0,03
cis18:1(n-12)	0,45±0,07 ^B	0,3±0,04	0,24±0,02 ^{B,H}	0,35±0,04 ^H	0,29±0,03
cis18:1(n-9)	21,71±1,17 ^{B,C,D}	19,75±0,93 ^{E,F,G}	14,95±0,34 ^{B,E}	17,14±0,98 ^{C,F}	15,82±0,32 ^{D,G}
cis18:1(n-7)	4,32±0,24 ^{B,C,D}	4,56±0,13 ^{E,F,G}	2,9±0,07 ^{B,E}	3,34±0,2 ^{C,F}	3±0,12 ^{D,G}
cis18:1(n-5)	1,01±0,08 ^{B,C,D}	0,85±0,07 ^G	0,75±0,04 ^B	0,78±0,06 ^C	0,66±0,05 ^{D,G}
trans18:2(n-6)	0,15±0,09 ^A	0,12±0,02 ^{A,F,G}	0,09±0,02 ^{H,I}	0,06±0,02 ^{F,H}	0,06±0,03 ^{G,I}
cis18:2(n-6)	1,63±0,11 ^{A,B,C,D}	1,32±0,05 ^{A,F,G}	1,23±0,05 ^{B,I}	1,19±0,04 ^{C,F,J}	1,06±0,05 ^{D,G,I,J}
20:0	0,14±0,03 ^{A,D}	0,23±0,02 ^{A,E,F,G}	0,16±0,02 ^{E,I}	0,12±0,03 ^F	0,08±0,03 ^{D,G,I}
cis18:3(n-3)	0,74±0,07	0,69±0,07	0,74±0,04	0,75±0,07	0,76±0,06
cis20:1(n-9)	1,59±0,12 ^{A,B,C,D}	1,11±0,08 ^A	0,93±0,04 ^B	1,08±0,1 ^C	0,99±0,06 ^D
cis18:4(n-3)	0,92±0,32 ^{A,B,C,D}	0,26±0,06 ^A	0,49±0,18 ^B	0,33±0,06 ^C	0,3±0,06 ^D
cis20:2(n-6)	0,18±0,04 ^{A,B,C,D}	0,15±0,06 ^{A,E}	0,13±0,02 ^{B,E}	0,1±0,01 ^C	0,12±0,02 ^D
cis20:3(n-3)	0,05±0,02	0,02±0,01 ^{E,F,G}	0,07±0,01 ^{E,I}	0,04±0,01 ^F	0,04±0,01 ^{G,I}
cis20:4(n-6)	0,5±0,07 ^{A,B,C,D}	0,23±0,03 ^{A,F}	0,29±0,02 ^B	0,32±0,03 ^{C,F}	0,29±0,03 ^D
cis22:1(n-9)	0,81±0,08 ^{A,B,C,D}	1,08±0,08 ^{A,E,F,G}	1,39±0,04 ^{B,E}	1,29±0,08 ^{C,F}	1,34±0,04 ^{D,G}
cis20:4(n-3)	1,08±0,1 ^A	0,7±0,06 ^{A,E,F,G}	1,27±0,08 ^E	1,11±0,08 ^F	1,31±0,07 ^G
cis20:5(n-3)	5,53±0,76 ^{B,C,D}	5,35±0,59 ^{E,F,G}	9,57±0,23 ^{B,E}	8,24±0,61 ^{C,F}	9,2±0,2 ^{D,G}
cis24:1(n-9)	0,87±0,07 ^B	1,12±0,1 ^{E,F,G}	0,69±0,05 ^{B,E,H}	0,84±0,07 ^{F,H}	0,73±0,04 ^G
cis22:5(n-3)	2,7±0,34 ^{B,C,D}	2,49±0,28 ^{E,F,G}	4,69±0,15 ^{B,E}	4,36±0,34 ^{C,F}	5,11±0,1 ^{D,G}
cis22:6(n-3)	12,74±1,94 ^{B,C,D}	15,61±1,92 ^{E,F,G}	29,33±0,7 ^{B,E}	26,76±2,07 ^{C,F}	30,73±0,62 ^{D,G}

Примечание: средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам), имеют достоверные различия между соответствующими реками ($p > 0.05$) по критерию Вилкоксона.



Рис. 3. Тепловая карта биохимических индексов активности ферментов в мышцах горбуши из рек бассейнов Белого и Баренцева морей и кластеризация данных рек по группам.

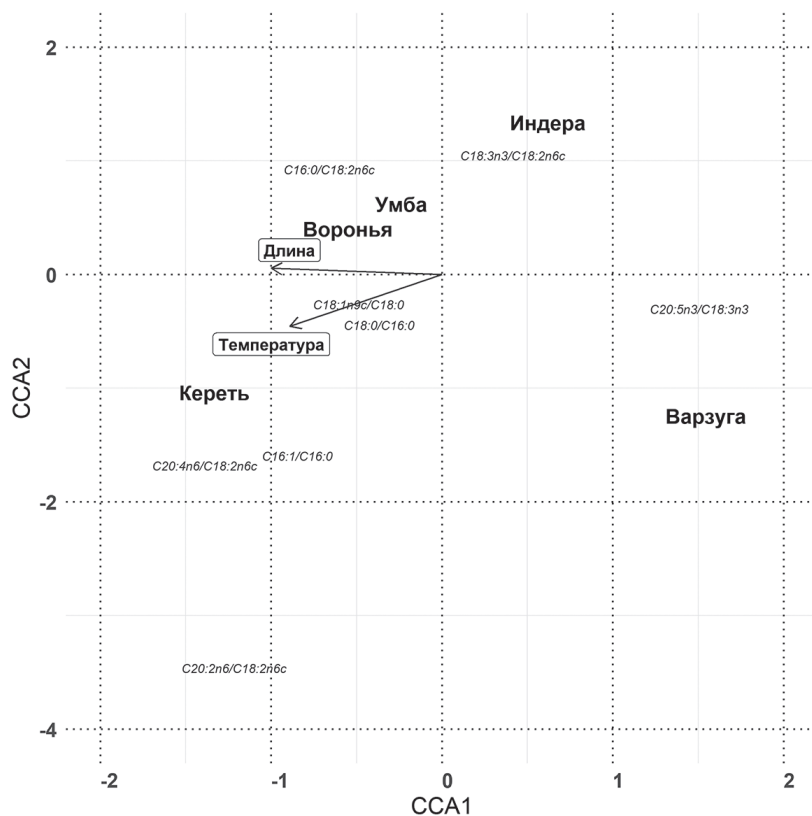


Рис. 4. Канонический анализ соответствий индексов проб горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей.

ноцепочечных омега-3 ПНЖК – докозагексаеновой (ДГК, 22:6(n-3)) и эйкозапентаеновой (ЭПК, 20:5(n-3)) кислот (см. табл. 1).

Наибольшее содержание ДГК выявлено у смолтов из р. Воронья (31% от суммы ЖК), что существенно превышает показатели для молоди из других рек, особенно из Керети (13%) и Умбы (10%). Подобная же закономерность прослеживается и для ЭПК с наибольшим содержанием у смолтов из рек Варзуга (9,8%) и Воронья (9,6%) и с наименьшим в смолтах из р. Умба (5,5%). Известно, что одним из механизмов поддержания оптимального жидкокристаллического состояния биомембран в условиях низких температур является изменение степени ненасыщенности липидов за счёт ЖК. При этом данный механизм в большей степени поддерживается набором определённых жирных кислот: среди n-3 ПНЖК – это ЭПК и ДГК, а среди МНЖК – универсальной и многофункциональной олеиновой кислотой, которая рассматривается как «фундамент» биомембраны. Таким образом, обеспечивается постоянная работа мембранно-связанных ферментов и поддержание гомеостаза в изменяющихся экзо- и эндогенных условиях [Niebylksi & Salem, 1994; Hazel, 1995]. При понижении температуры воды рыбы демонстрируют увеличение содержания n-3 ПНЖК в тканях, что рассматривают как один из основных механизмов адаптации мембран [Bell et al., 1997]. В нашем исследовании обнаружено, что мышцы смолтов из сравнительно более холодной р. Воронья (2,1 °C) характеризуются самым высоким содержанием ДГК и ЭПК, в то время как в реках с более высокой температурой воды (Кереть – 9,7 °C, Индёра – 8,7 °C) содержание этих кислот в мышцах смолтов ниже. Особи из р. Умба демонстрируют наименьшее количество ДГК при относительно холодной температуре (5,4 °C), что, вероятно, связано с ограниченной доступностью пищевых объектов, богатых n-3 ПНЖК. В формировании жирнокислотного профиля важную роль играет кормовая база, особенно у молоди, которая не способна в достаточной степени синтезировать длинноцепочечные ПНЖК *de novo* [Tocher, 2010]. Основные источники ДГК и ЭПК в пресноводных экосистемах –

водоросли (особенно диатомовые водоросли), а также планктонные и бентосные организмы, потребляющие их. Разнообразие и плотность кормовой базы может существенно различаться в зависимости от продуктивности реки, глубины, скорости течения и трофического статуса. Так, р. Воронья, несмотря на экстремально низкую температуру, характеризуется высокими показателями трофической продуктивности планктона благодаря глубокой проточной системе и возможному влиянию эвтрофных вод из озёр. Это косвенно подтверждается высокой долей n-3 ПНЖК у смолтов – признак обилия фитопланктона и зоопланктона с богатым ПНЖК-профилем.

У смолтов, обитающих в реках Кереть и Умба, повышено содержание МНЖК, в частности пальмитолеиновой кислоты – cis16:1(n-7), достигающей для таковых в Керети 6,3% – наибольшее количество у особей из этой реки по сравнению с другими особями. Мононенасыщенные кислоты являются не только базовыми, каркасными компонентами биомембран, но и энергетическими субстратами, в связи с чем они аккумулируются в организме. Повышенные уровни cis16:1(n-7) и 14:0 ЖК, наблюдаемые у молоди из этих рек, могут быть результатом эндогенного липогенеза и их депонирования за счёт питания кормом, который также является дополнительным источником этих ПНЖК. Схожие результаты были показаны для рыб, населяющих тёплые реки Камчатки: содержание МНЖК повышается в условиях более высокой метаболической активности [Budge et al., 2002]. Содержание линолевой (18:2n-6) и арахидоновой (20:4n-6) кислот составляло 1,3–2% и 0,3% соответственно, что отражает вклад аллохтонного органического вещества (растительного и детритного происхождения) в пищевой рацион исследованных смолтов [Brett et al., 2009; Sushchik et al., 2017]. Морские и пресноводные рыбы различаются потребностью и способностью к конвертации ПНЖК n-6 и n-3 семейств. В синтезе ЖК этих семейств существует конкуренция. Для рыб пресноводных экосистем, включая исследованные виды, cis18:3(n-3) (α-линоленовая кислота) и cis18:2(n-6) (линолевая кислота) являются эссенциальными

жирными кислотами, как и для большинства позвоночных животных [Tocher, 2003; Glencross, 2009]. В пресноводных трофических цепях эти соединения играют ключевую роль как исходные субстраты для синтеза длинноцепочечных ПНЖК [Bell et al., 2016; Nixon et al., 2014]. Для лососёвых рыб показана способность к конвертации посредством последовательных реакций из *cis*18:3(n-3) и *cis*18:2(n-6) не менее, если не более значимых продуктов – *cis*20:5(n-3), *cis*22:6(n-3), *cis*20:4(n-6). Лимитирующим фактором этих превращений является качество и количество пищи и генетическая детерминированность метаболизма. У морских рыб представленные пути метаболических превращений не выражены или подавлены в виду того, что *cis*20:5(n-3), *cis*22:6(n-3) и *cis*20:4(n-6) эссенциальны для морских гидробионтов. И именно эти ЖК являются наиболее существенной и отличительной характеристикой для морских гидробионтов северных широт. Повышенное содержание ДПК (22:5(n-3)) у смолтов из холодных водоёмов (до 5%) отражает её роль как промежуточного метаболита в биосинтезе ДГК [Arts et al., 2001] и участие

в молекулярных перестройках биомембран при низкотемпературной адаптации [Stillwell & Wassall, 2003]. При этом важно учитывать, что данный механизм действует в комплексе с другими компенсаторными механизмами, включая модификацию стеролов и мембранных белков [Hazel, 1995].

Факторный анализ состава ЖК смолтов горбуши из исследованных рек позволил выделить и ранжировать ЖК и их группировки, связанные преимущественно со смолтификацией (рис. 5).

Основную группировку распределяющих особей ЖК составили – 16:0, 18:0, 20:0, *cis*22:5(n-3), *cis*20:5(n-3) и *cis*20:4(n-6). Данную группировку составляют кислоты, связанные с трофической обеспеченностью смолтов и, в зависимости от этого, с их способностью к конвертации таковых в организме. Известно [Ghioni et al., 2002], что лимитирующим фактором этих метаболических превращений является качество и количество пищи и генетическая детерминированность метаболизма. Показано [Pavlov et al., 2009], что в процессе онтогенеза лососёвых наблюдается увеличение содержания арахидоновой

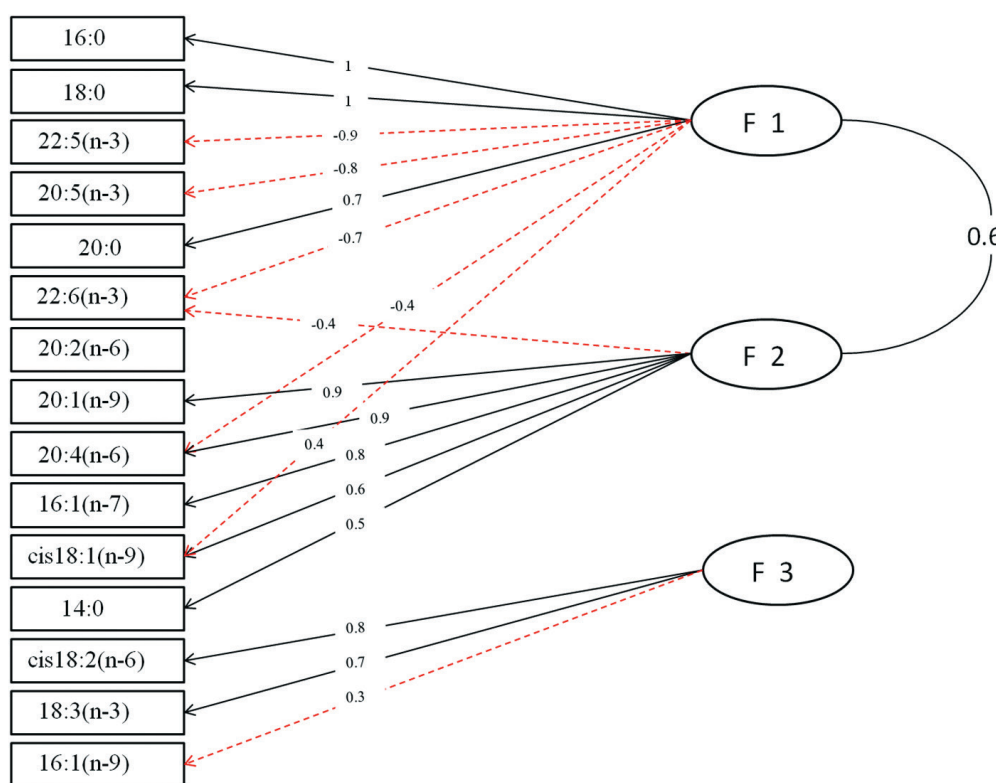


Рис. 5. Факторный анализ жирнокислотного состава проб смолтов горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей.

кислоты (cis20:4n-6), особенно выраженное на стадии смолтов. Это свидетельствует об активации ферментативных путей десатурации и элонгации ЖК в организме рыб. Ранее было установлено [Sheridan et al., 1989], что подобные метаболические изменения сопряжены с перестройкой гормонального фона, наиболее ярко выраженной у смолтов. Арахидоновая кислота, как известно, служит предшественником биологически активных липидных медиаторов – простагландинов, лейкотриенов и тромбоксанов, оказывающих влияние на гормональную регуляцию [Bell et al., 1995]. Следует отметить, что ЭПК (20:5n-3) также служит субстратом для синтеза эйкозаноидов (серии 3 простагландинов и 5 лейкотриенов), обладающих иной биологической активностью [Serhan et al., 2008]. В настоящем исследовании наблюдаемые корреляции наиболее связаны и выражены по содержанию арахидоновой кислоты у смолтов. Выявленные в рамках данной работы изменения профиля жирных кислот, особенно на стадии смолтов, могут быть связаны с процессами, определяющими переход между пресноводной и морской стадиями жизненного цикла. Такая трансформация липидного состава часто предшествует морской миграции рыб [Peng et al., 2003].

Так как ЭПК и ДГК конвертируются из cis18:3(n-3) – α-линоленовой кислоты (Sargent et al., 1995), можно предположить, что их выделение в отдельный «фактор» обусловлено лимитированной доступностью n-3 ПНЖК-предшественников в пресной воде. Эти ПНЖК особенно необходимы горбуше в нагульный период в море. Кроме того, высокое содержание ПНЖК, содержащихся в мембранах клеток, обуславливает пониженную вязкость этих мембран, а следовательно, и высокую метаболическую активность мембранных ферментов, что в значительной степени определяется питанием [Hochachka, Somero, 2002; Murzina et al., 2014].

Вторую группировку составляют следующие ЖК: cis20:1(n-9), cis20:4(n-6), cis16:1(n-7), 14:0, cis18:1(n-9) и cis22:6(n-3). Жирные кислоты cis20:1(n-9), cis18:1(n-9) и cis16:1(n-7) являются важными компонентами энергетического метаболизма и структуры клеточных

мембран, отражая особенности питания и обмена веществ в период перехода к морскому типу существования [Tocher, 2003]. Миристиновая кислота (14:0) участвует в модификации мембранных белков и стабилизации клеточных структур [Castell et al., 1994]. Группирование этих ЖК может указывать на «ориентированную» адаптивную перестройку липидов и ЖК, необходимой для успешного перехода (миграции) организма к солоноводным условиям среды (покатная миграция в море). Таким образом, смолтам *O. gorbuscha* требуется постепенно адаптировать клеточные мембраны к изменениям, например, в осмотическом давлении, что может привести к увеличению содержания МНЖК (например, cis18:1(n-9)), для стабильности клеточных мембран.

Третью группировку выделяют две незаменимые ЖК – линолевая (cis18:2(n-6)) и α-линоленовая (cis18:3(n-3)), играющие ключевую роль в обеспечении нормального роста и метаболизма лососёвых. Эти кислоты не синтезируются в организме рыб и поступают исключительно с пищей [Bell et al., 1997]. Известно, что в пресноводных условиях лососёвые интенсивно потребляют разнообразных беспозвоночных, богатых cis18:1(n-9), cis18:2(n-6) и cis18:3(n-3) кислотами, которые являются, таким образом, характерными компонентами кормовой базы для смолтов, обитающих в пресноводной среде. При этом присутствие cis16:1(n-9) в данной группировке может указывать на возможное метаболическое преобразование линолевой кислоты (cis18:2(n-6)), включая реакции десатурации и укорочения цепи. Подобные механизмы описаны у некоторых морских организмов в условиях дефицита n-3 ПНЖК [Tocher, 2003]. Однако с большой вероятностью наличие cis16:1(n-9) можно объяснить «трофическим» вкладом, поскольку зелёные водоросли (Chlorophyta) могут являться источником этой кислоты. В то же время её включение в группу с растительными ЖК cis18:2(n-6) и cis18:3(n-3) может также указывать на общий пищевой источник, например на диатомовые водоросли, которые синтезируют cis16:1(n-9) [Dalsgaard et al., 2003].

Известно, что ЖК, относящиеся к наиболее переменным компонентам липидных

молекул, играют особо значимую роль в период роста и развития молоди, сравнительно быстро включаются в адаптивные реакции организма, а также участвуют в регуляции биохимических реакций, энергетических и физиологических процессов, в том числе связанных со смолтификацией [Sargent et al., 2003; Peng et al., 2003; Tocher, 2003; Yanes-Roca et al., 2009]. Большое значение для роста молоди рыб имеет оптимальное соотношение эссенциальных ЖК в липидах, определяемое в основном жирнокислотным составом кормовых объектов, а также способностью самого организма модифицировать его (соотношение) в зависимости от условий среды, физиологического состояния, интенсивности питания и, возможно, видовых особенностей [Youdim, 2000; Немова и др., 2015]. При рассмотрении индексов (табл. 2) упор делался на те показатели, которые отчетливо характеризуют этапы конвертации «предшественник-продукт» в метаболизме ЖК у рыб, и соответственно на активность того или иного фермента в период смолтификации у горбуши.

Для оценки метаболической пластичности липидного обмена у смолтов горбуши из

рек Кереть, Умба, Варзуга, Индѐра и Воронья были рассчитаны жирнокислотные индексы, характеризующие активность ключевых ферментов биосинтеза n-3 и n-6 ПНЖК, а также «элонгазных» и «десатуразных» путей.

Индекс C16:1/C16:0 (десатураза Δ9), отражающий активность десатуразы Δ9 в отношении 16:0, варьировал у смолтов от 0.02 (из р. Умба) до 0.04 (из р. Варзуга), что свидетельствует о различиях липогенеза, что может быть связано с действием факторов окружающей среды (температура и трофика) [Tocher, 2003]. В свою очередь, индекс C20:2n6/C18:2n6c (элонгаза 5 или элонгаза 8), характеризующий синтез длинноцепочечных n-6 ПНЖК, варьировал от 0.08 (из р. Индѐра) до 0.12 (из р. Кереть), что может указывать на адаптивную регуляцию синтеза cis20:4(n-6) – арахидоновой кислоты в условиях различной доступности предшественников [Monroig et al., 2013]. В отличие от этого, индекс C18:0/C16:0 (элонгаза в совокупности с другими ферментами) демонстрировал низкую вариабельность (0.36–0.37), что подтверждает консервативность механизмов удлинения насыщенных ЖК у исследуемых популяций. При рассмотрении десатуразной активности

Таблица 2. Значения биохимических индексов активности ферментов в мышцах горбуши из разных рек

Индекс	р. Кереть	р. Умба	р. Варзуга	р. Индѐра	р. Воронья
C20:2n6/C18:2n6c (элонгаза 5 или элонгаза 8)	0,14±0,04	0,11±0,04 ^{E,F,G}	0,12±0,03 ^E	0,08±0,01 ^F	0,11±0,02 ^G
C18:0/C16:0 (элонгаза в совокупности с другими ферментами)	0,37±0,01	0,36±0	0,37±0	0,37±0	0,36±0,01
C16:1/C16:0 (десатураза Δ9)	0,31±0,02 ^A	0,2±0,01 ^{A,E,F,G}	0,27±0,02 ^E	0,27±0,01 ^F	0,28±0,01 ^G
C18:1n9c/C18:0 (десатураза Δ9)	2,58±0,13 ^A	2,12±0,08 ^{A,E,F,G}	2,49±0,11 ^{E,I}	2,63±0,08 ^F	2,85±0,09 ^{G,I}
C18:3n3/C18:2n6c (десатураза Δ15, не работает у рыб, определение доминирования пути биосинтеза n-3 или n-6)	0,46±0,04 ^{B,C,D}	0,51±0,05 ^{E,G}	0,6±0,02 ^{B,E,I}	0,62±0,05 ^C	0,72±0,04 ^{D,G,I}
C20:4n6/C18:2n6c (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-6 путь)	0,33±0,04 ^A	0,17±0,02 ^{A,E,F,G}	0,24±0,02 ^E	0,27±0,03 ^F	0,28±0,02 ^G
C20:5n3/C18:3n3 (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-3 путь)	7,8±0,96 ^{B,C,D}	8,85±1,01 ^{E,F,G}	13,9±0,71 ^{B,E,H}	10,9±0,88 ^{C,F}	13,6±1,43 ^{D,G,H}
C16:0/C18:2n6c (индекс липогенности)	15,47±1,75 ^A	20,97±1,71 ^{A,E,F,G}	14,75±1,24 ^E	15,79±1,34 ^F	15,6±1,03 ^G

Примечание: средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам), имеют достоверные различий между соответствующими реками ($p > 0.05$) по критерию Вилкоксона.

у смолтов из разных рек было установлено, что индекс C20:4n6/C18:2n6c (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-6 путь), маркирующий превращение дигомо-γ-линоленовой кислоты в арахидоновую кислоту, варьировал более чем в 2.7 раза (от 4.21 (р. Варзуга) до 11.44 (р. Кереть)), что подчеркивает значимость n-6 пути в обеспечении физиологических потребностей, включая воспалительные и иммунные реакции [Calder, 2015]. Индекс C20:5n3/C18:3n3, отражающий начальный этап синтеза n-3 ПНЖК, достигал максимума у смолтов из р. Воронья (0.72), что может быть связано с компенсаторным усилением синтеза ЭПК при её дефиците в диете [Gladyshev et al., 2013]. Были рассмотрены и комплексные индексы n-6 и n-3 путей обмена ПНЖК: наибольшая активность n-6 пути зарегистрирована у смолтов из р. Кереть (0.31), тогда как минимальная – 0.18 – характерна для горбуши из р. Умба, что коррелирует с потенциальными различиями в стрессовой нагрузке и потребности в эйкозаноидах [Bell & Tocher, 2009]. В свою очередь, индекс n-3 пути варьировал от 7.15 (р. Кереть) до 12.93 (р. Варзуга), что может свидетельствовать о дифференцированной эндогенной компенсации дефицита ЭПК в условиях морской миграции [Sargent et al., 2002]. Полученные данные демонстрируют выраженную биохимическую гетерогенность по активности ферментов липидного обмена у смолтов горбуши, обусловленную, вероятно, ответной реакцией организма на условия обитания: сочетание абиотических (температура, солёность) и биотических (трофическая база, физиологический статус) факторов. Наибольшую вариабельность проявили индексы, ассоциированные с десатуразами, что подчёркивает их ключевую роль в адаптации липидного метаболизма смолтов к локальным условиям среды.

Заключение

Установлены достоверные различия между составом ЖК мышечной ткани горбуши из разных рек, что свидетельствует о чётких различиях условий обитания (температуры, солёности и трофики) и адаптации жирнокислотного метаболизма к ним в пресноводной фазе жизненного цикла. Результаты исследова-

ния жирнокислотного статуса смолтов горбуши (*O. gorbuscha*) из некоторых рек бассейнов Белого и Баренцева морей демонстрируют выраженную межгрупповую изменчивость в содержании общих липидов, профиле ЖК и предположительно в активности ферментов десатураз и элонгаз. Выявлено, что смолты из р. Воронья (бассейн Баренцева моря) существенно отличались от молоди рек бассейна Белого моря, что может указывать на значимые отличия горбуши на уровне липидного обмена между пресноводными водотоками двух разных бассейнов, что в конечном счёте определяет выживаемость и репродукцию вида в данных конкретных условиях и их специфичность. Последнее требует проведения дальнейших и более глубоких исследований по данной тематике. Температурный режим и трофические условия являются основными факторами, определяющими липидный статус: смолты из холодноводной р. Воронья (2.1 °C) показали максимальное содержание докозагексаеновой кислоты (ДГК – 31%), что подтверждает её критическую роль в адаптации клеточных мембран к пониженным температурам. Различия в значении индекса C18:3n3/C18:2n6c между группировками смолтов из обследованных водотоков, особенно у рыб из р. Воронья (0.72), указывают на использование различных незаменимых ЖК в качестве субстратов при выборе пути биосинтеза n-3 или n-6 в случае потребности организма рыбы (Tocher, 2010). Факторный анализ выделил три группировки ЖК, различающих исследованных смолтов: 1) связанные с особенностями липогенеза (F1: 16:0, 18:0, 20:0, ЭПК, ДГК), 2) связанные с подготовкой к обитанию в морской среде (F2: cis18:1(n-9), cis20:4(n-6)) и 3) связанные с доступностью и потреблением эссенциальных ЖК (F3: cis18:2(n-6), cis18:3(n-3)). Эти результаты могут использоваться в качестве биохимических маркеров (например, соотношения 18:3n3/18:2n6c) состояния природных популяций горбуши, в оценке трофической базы водотоков и разнообразия и доступности кормовой базы, вклада в формирование жирнокислотного профиля рыб. Кроме того, результаты исследования имеют значение для создания и оптимизации составов кормов

для аквакультуры лососёвых рыб в условиях северных широт, а также для поддержания смолтификации в искусственных условиях. Результаты настоящего исследования демонстрируют, что липидный и жирнокислотный состав рыб не только является важным «агрегированным» биохимическим индикатором физиологического состояния смолтов, их готовности к смолтификации, мобильности компенсаторных реакций и процессов, но и используется для изучения популяционной структуры вида. В перспективе предполагается расширить молекулярно-генетические исследования изменчивости у смолтов горбуши из разных водотоков, дополнив изучение вклада ЖК в адаптации липидного метаболизма транскриптомным анализом генов SCD1 и FADS2.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 24-14-00074 «Эколого-биохимические адаптации при формировании покатных, нерестовых и нагульных стад горбуши, интродуцированной на северо-западе России, выявление критически значимых этапов жизненного цикла и влияние на аборигенные виды лососёвых».

Литература

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 1. С. 45–53.

Ефремов Д.А., Немова Н.Н. Кормовая база смолтов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) из разных рек бассейна Белого и Баренцева морей. 2025 (в печати).

Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.

Кабаков Р.И. R в действии. Анализ и визуализация данных на языке R / пер. с англ. П.А. Волковой. М.: ДМК «Пресс», 2016. 588 с.

Мурзина С.А., Манойлова Д.И., Воронин В.П., Ефремов Д.А., Немова Н.Н. Характеристика и особенности профиля липидов смолтов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) из разных рек бассейна Белого и Баренцева морей // Известия РАН. Серия биологическая. 2025 (на рецензии).

Немова Н.Н. и др. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206.

Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабор. дело. – 1971. - № 8. – С. 490–493.

Шитиков В.К., Матицкий С.Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R [Электронный ресурс]. 2017. 351 с. Version 01/2023 (дата обращения 26.06.2025).

Allan J.D., Castillo M.M. Human impacts. In: Stream Ecology. Springer, Dordrecht, 2007. P. 317–357. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6_13

Arts M.T., Ackman R.G., Holub B.J. Essential fatty acids”» in aquatic ecosystems: a critical overview of the evidence // Limnology and Oceanography. 2001. Vol. 46. , № no. 5. P. 1192–1204.

Bell J.G., McEvoy J., Tocher D.R., McGhee F., Campbell P.J., Sargent J.R. Replacement of fish oil with rapeseed oil in diets of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects tissue lipid composition and hepatocyte fatty acid metabolism // Journal of Nutrition. 1997. Vol. 127, № no. 8. P. 1513–1521.

Bell J.G., Tocher D.R., Sargent J.R. Fatty acid desaturation and elongation in fish // Biochemical Society Transactions. 1995. Vol. 23. P. 115–120.

Bell M.V., Dick J.R., Strachan F. et al. Diversion of carbon flux from salmonids to daphnids in a mesotrophic reservoir: evidence from stable isotope and fatty acid biomarkers // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. V. 73. № 12. P. 1841–1852.

Bell M.V., Tocher D.R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions [Electronic resource] (Электронный документ) // в кн.: Lipids in Aquatic Ecosystems / eds. Kainz M., Brett M., Arts M. Springer, New York, NY. 2009. URL. // : (https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_9). (проверено дата обращения 15.06.2025).

Bell M.V., Tocher D.R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions // в кн.: Lipids in Aquatic Ecosystems / eds. под ред. Kainz M., Brett M., Arts M. New York: Springer, 2009. С. 211–236.

Brett M.T., Müller-Navarra D.C., Ballantyne A.P. et al. Daphnia fatty acid composition reflects that of their diet // Limnology and Oceanography. 2006. V. 51. № 5. P. 2428–2437.

Budge S.M., Iverson S.J., Bowen W.D., Ackman R.G. Among- and within-species variability in fatty acid signatures of marine fish and invertebrates on the Scotian Shelf, Georges Bank, and southern Gulf of St. Lawrence [Electronic resource](Электронный журнал) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. , № no. 5. CP. 886–898. URL:// (<https://doi.org/10.1139/f02-062>). (дата обращения Проверено 15.06.2025).

Caissie D. The thermal regime of rivers: a review // Freshwater biology. 2006. Vol. 51, no. 8. P. 1389–1406.

- Calder P.C. Marine omega-3 fatty acids and inflammatory processes: Effects, mechanisms and clinical relevance // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular and Cell Biology of Lipids*. 2015. Vol. 1851. , № no. 4. P. 469–484.
- Castell J.D., Sinnhuber R.O., Wales J.H., Lee D.J. Essential fatty acids in the diet of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry // *Journal of Nutrition*. 1994. Vol. 104. , № no. 3. P. 347–353.
- Dalsgaard J., St. John M., Kattner G., Müller-Navarra D., Hagen W. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // *Advances in Marine Biology*. 2003. TVol. 46. CP. 225–340.
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *Journal of Biological Chemistry*. 1957. Vol. 226. , № no. 1. P. 497–509.
- Ghioni C., Porter A., Taylor G., Tocher D.R. Metabolism of 18:4n-3 (stearidonic acid) and 20:4n-3 in salmonid cells in culture and inhibition of the production of prostaglandin F_{2α} (PGF_{2α}) from 20:4n-6 (arachidonic acid) [Electronic resource](Электронный журнал) // *Fish Physiology and Biochemistry*. 2002. Vol. 27. CP. 81–96. URL: // (<https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000021866.78048.45>). (дата обращения Проверено 25.05.2025).
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins & Other Lipid Mediators*. 2013. Vol. 135. P. 5–15.
- Glencross B.D. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // *Reviews in aquaculture*. 2009. Vol. 1, no. 2. P. 71–124.
- Hauer F.R., Lamberti G.A. (Eds.) *Methods in Stream Ecology*. Volume 1: Ecosystem Structure. 3rd ed. London: Academic Press, 2017. 372 p.
- Hazel J.R. Thermal adaptation in biological membranes: is home viscous adaptation the explanation? // *Annual Review of Physiology*. 1995. Vol. 57. P. 19–42.
- Hixson S.M., Parrish C.C., Anderson D.M. Changes in tissue lipid and fatty acid composition of farmed rainbow trout in response to dietary camelina oil as a replacement of fish oil // *Lipids*. 2014. V. 49. № 2. P. 97–111.
- Hochachka P.W., Somero G.N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. — Oxford: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Iverson S.J., Field C., Don Bowen W., Blanchard W. Quantitative fatty acid signature analysis: A new method of estimating predator diets [Electronic resource] (Электронный журнал) // *Ecological Monographs*. 2004. Vol. 74. , № no. 2. CP. 211–235. URL: // (<https://doi.org/10.1890/02-4105>). (Проверено 15.06.2025).
- Khurtina S.N., Murzina S.A., Provotorov D.S. et al. Fatty Acid Content of Phospholipids and Triacylglycerols in Juvenile Atlantic Salmon *Salmo salar* L. Reared under Different Lighting and Feeding Regimes in Aquaculture (North Ossetia-Alania) [Electronic resource] (Электронный журнал) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2024. Vol. 55, no. 1. P. 1–14. URL: // (<https://doi.org/10.1134/S1062360424700012>). (дата обращения Проверено 30.06.2025).
- Merritt R.W., Cummins K.W., Berg M.B. (Eds.) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 5th ed. Dubuque: Kendall Hunt Publishing, 2017. 862 p.
- Monroig Ó., Tocher D.R., Navarro J.C. Biosynthesis of Polyunsaturated Fatty Acids in Marine Invertebrates: Recent Advances in Molecular Mechanisms. [Electronic resource]. *Marine Drugs*. 2013; 11(10):3998–4018. URL: <https://doi.org/10.3390/md11103998>
- Murzina S.A., Nefedova Z.A., Veselov A.E., Nemova N.N. Lipid metabolism in the parr-smolt transformation of Atlantic salmon // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2014. Vol. 45. , № no. 6. P. 317–324.
- Niebylski M.L., Salem H.C. The effect of temperature on the development and survival of two sibling species of *Thermonectus* (Coleoptera: Dytiscidae) // *The Great Lakes Entomologist*. 1994. V. 27. № 2. P. 113–117.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Mukhacheva T.A., Gruzdeva M.A. Changes in fatty acid composition during smoltification in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2009. Vol. 45. , № no. 5. P. 530–537.
- Peng J., Himelbloom B.H., Crapo C.A., Smiley S. Fatty acid composition of muscle and skin lipids of wild and cultured Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) // *Journal of Food Science*. 2003. Vol. 68. , № no. 4. P. 1392–1395.
- Poff N.L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. 1997. V. 16. № 2. P. 391–409.
- Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V., Henderson R.J., Tocher D.R. Dietary origins and functions of long chain (n-3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // *Journal of Marine Biotechnology*. 1995. Vol. 3. P. 26–28
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The lipids // *Fish Nutrition* / Eds. J.E. Halver, R.W. Hardy. 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2003. P. 181–257
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The lipids // In: *Fish Nutrition* / eds. Halver J.E., Hardy R.W. 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2002. CP. 181–257.
- Serhan C.N., Chiang N., Van Dyke T.E. Resolving inflammation: dual anti-inflammatory and pro-resolution lipid mediators // *Nature Reviews Immunology*. 2008. V. 8. № 5. P. 349–361.
- Sheridan P.F., Trimm D.L., Baker B.M. Reproduction and food habits of seven species of northern Gulf of Mexico fishes // *Contributions in Marine Science*. 1989. V. 31. P. 69–83.
- Statzner B., Higler B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // *Freshwater Biology*. 1986. Vol. 16, no. 1. P. 127–139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1986.tb00954.x>
- Stillwell W., Wassall S.R. Docosahexaenoic acid: membrane properties of a unique fatty acid // *Chemistry and physics of lipids*. 2003. Vol. 126, no. 1. P. 1–27.
- Sushchik N.N., Rudchenko A.E., Gladyshev M.I. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fisheries research*. 2017. Vol. 187. P. 178–187.

- Tocher D.R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish [Electronic resource](Электронный журнал) // Aquaculture Research. 2010. Vol. 41. , № no. 5. CP. 717–732. URL: // (<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02150.x>). (дата обращения Проверено 15.06.2025).
- Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. Vol. 11. , № no. 2. P. 107–184.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. V. 37. № 1. P. 130–137.
- Wallace J.B., Webster J.R. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function // Annual review of entomology. 1996. Vol. 41, no. 1. P. 115–139.
- Ward J.V., Stanford J.A. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects // Annual review of entomology. 1982. Vol. 27, no. 1. P. 97–117.
- Yanes-Roca C., Rhody N., Nystrom M., Main K.L. Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*) // Aquaculture. 2009. Vol. 287, no. 3–4. P. 335–340.
- Youdim K.A., Martin A., Joseph J.A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications [Electronic resource](Электронный журнал) // International Journal of Developmental Neuroscience. 2000. Vol. 18. , № no. 4–5. CP. 383–399. URL: // ([https://doi.org/10.1016/S0736-5748\(00\)00013-7](https://doi.org/10.1016/S0736-5748(00)00013-7)). (дата обращения Проверено 15.06.2025).

BIOCHEMICAL PROFILING OF FATTY ACIDS IN SMOLTS OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) INTRODUCED INTO THE RIVERS OF THE WHITE AND BARENTS SEAS

© 2025 Manoilova D.I., Murzina S.A., Voronin V.P., Khurtina S.N., Efremov D.A., Nemova N.N.

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IB KaRC RAS),
Petrozavodsk, Russian Federation

e-mail: dianamanoylova90@gmail.com, murzina.svetlana@gmail.com, voronen-viktor@mail.ru,
denisefremov@list.ru, nnnemova@gmail.com

Biochemical profiling of fatty acids (FAs) of pink salmon introduced into the rivers of the White and Barents seas was made revealing a relationship between environmental factors affecting smolts and the metabolic transformations of FAs including conversion indices reflecting the activity of key lipid metabolism enzymes (desaturases and elongases). The highest content of docosahexaenoic acid 22:6(n-3) up to 31% was shown for pink salmon smolts from the cold-water Voron'ya River (2.1°C), which indicated its significant role in compensatory reactions at the biomembrane level to the temperature conditions of habitat. High values of the lipogenicity indices C16:0/C18:2n6c and C20:5n3/C18:3n3, reflecting the biosynthesis of FAs along the n-3 pathway, were established. A factor analysis of the composition of the FAs of pink salmon smolts from the studied rivers allows identification and ranking of the FAs and their groupings in pink salmon smolts. The data obtained on the FAs composition of pink salmon smolts, as well as the values of their conversion indices, pointed to the significant role of FAs in the process of growth and development of smolts. The difference in their FAs status is associated with the processes of their adaptation to environmental conditions including the processes at metabolic level.

Keywords: fatty acids (FAs), biochemical adaptation, smolts, pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), White Sea, Barents Sea.

СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ У ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОДА *DREISSENA* В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (РОССИЯ)

© 2025 Михайлов Р.А.^{1*}, Нестеров В.Н.²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок,
Ярославской обл., Россия

²Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия
e-mail: *roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию 3.03.2025. После доработки 14.07.2025. Принята к публикации 18.08.2025

В данной работе представлены результаты исследования состава и содержания липидов и жирных кислот (ЖК) в мягких тканях инвазионных моллюсков рода *Dreissena*, обитающих в Куйбышевском водохранилище. У видов *D. polymorpha* и *D. bugensis*, встречающихся на разных участках водоёма, выявлен идентичный состав фосфолипидов (ФЛ) и нейтральных липидов (НЛ) в телах, мантийных тканях, печени и жабрах. В структуре ФЛ преобладают фосфатидилхолин (ФХ) и фосфатидилэтаноламин (ФЭА), причём ФХ в жабрах *D. polymorpha* количественно превосходит ФЭА в остальных органах. Среди НЛ доминируют холестерин (ХС) и триацилглицериды (ТАГ). Высокие концентрации жира в печени и в целых особях обоих видов свидетельствуют о благоприятных условиях обитания в исследованных участках. Профиль ЖК моллюсков совпадает, наиболее значимыми кислотами в печени являются пальмитиновая, эйкозеновая, эйкозопентаеновая и докозопентаеновая. У *D. polymorpha* наблюдается преобладание полиненасыщенных жирных кислот, тогда как у *D. bugensis* – мононенасыщенных.

Ключевые слова: моллюски, инвазия, Dreissenidae, липиды, жирные кислоты, водохранилища.
DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-137-149

Сокращения: ДО – донные отложения; ЗВ – загрязняющие вещества; ПДК – предельно допустимая концентрация; ТМ – тяжёлые металлы; УКИЗВ – удельно комбинаторный индекс загрязнённости воды; ССА – канонический корреляционный анализ; ОЛ – общие липиды; ПОЛ – перекисное окисление липидов, МДА – малоновый диальдегид; ТБК – тиобарбитуровая кислота; НЛ – нейтральные липиды; ФЛ – фосфолипиды; ЖК – жирные кислоты; МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты; НЖК – насыщенные жирные кислоты; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; НМР – неметиленразделенные кислоты; ФХ – фосфатидилхолины; ФЭА – фосфатидилэтаноламины; ФИ – фосфатидилинозиты; ФС – фосфатидилсерины; ЛФХ – лизоформы фосфатидилхолина; ДФГ – дифосфатидилглицерины; ЭС – эфиры стеринов; ТАГ – триацилглицерины; СК – свободные кислоты; ХС – холестерин; ДАГ – диацилглицерины; ФК – фосфатидные кислоты; C11:0

– каприновая ЖК; C11:0 – ундециловая ЖК; C12:0 – лауриновая ЖК; C14:0 – миристиновая ЖК; C14:1 – миристолеиновая ЖК; C15:0 – пентадекановая ЖК; C15:1 – пентадеценная ЖК; C16:0 – пальмитиновая ЖК; C16:1(n-7) – пальмитолеиновая ЖК; C17:0 – маргариновая ЖК; C17:1 – гептадеценная ЖК; C18:0 – стеариновая ЖК; C18:1(n-9) – олеиновая ЖК; C18:2(n-6) – линолевая ЖК; C18:3(n-3) – альфа-линоленовая; C18:3(n-6) – гамма-линоленовая ЖК; C20:1(n-9) – эйкозеновая ЖК; C20:3(n-3) – эйкозатриеновая ЖК; C20:3(n-6) – докозагексаеновой ЖК; C20:4(n-6) – арахидоновая ЖК; C20:5(n-3) – эйкозопентаеновая ЖК; C22:1(n-9) – эруковая ЖК; C22:2 – докозодиеновая ЖК; C22:6(n-3) – докозагексаеновая ЖК; C23:0 – трикозановая ЖК; C24:0 – лигноцериновая ЖК; C24:1 – нервоновая ЖК.

Введение

Биологические инвазии стали одной из главных угроз, стоящих перед биоразнообра-

зием и функционированием экосистем [Pyšek et al. 2020; Renault et al. 2022]. Чужеродные виды оказывают воздействие на местные сообщества на всех уровнях биологической организации [Vilà et al., 2011; Crystal-Ornelas, Lockwood, 2020]. Среди наиболее агрессивных и успешных чужеродных инвазий выделяются двустворчатые моллюски. Многие представители этой группы обладают непревзойденной адаптивностью и репродуктивной мощью, что наделяет их инвазивными чертами. Это проявляется в их способности к расселению, воздействию на окружающую среду и созданию негативных социально-экономических последствий [Hulme, 2021]. Распространение двустворчатых моллюсков показало существование крупных инвазионных коридоров – путей их экспансии [Bij de Vaate et al., 2002].

Наиболее известными вселенцами среди моллюсков являются представители понто-каспийского комплекса из рода *Dreissena*. Они образуют основу донных биоценозов водоёмов Волжского бассейна [Михайлов, 2015; Перова и др., 2018; Курина, 2020]. Представители этой группы обитают как в стоячих, так и в проточных пресных водах и способны существовать в эстуарных зонах рек, впадающих в моря [Neumann, Jenner, 1992]. Наиболее известными представителями данного рода являются: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). В последние десятилетия эти моллюски значительно расширили свои ареалы в пресноводных гидросистемах Европы и Северной Америки. Однако наблюдается сокращение численности *D. polymorpha* и одновременный рост популяции *D. bugensis* [Marescaux et al., 2015; Matthews et al., 2014; Karatayev, Burlakova, 2022]. Основные факторы, способствующие уменьшению численности *D. polymorpha*, включают снижение концентрации питательных веществ [Haubach, Christmann, 2009], снижение насыщения воды кислородом [Karatayev et al., 1998] и увеличение заиливания грунтов [Karatayev et al., 1998; Zhulidov et al., 2004]. Специфические физиолого-биохимические реакции этих моллюсков на изменения окружающей среды могут прояснить понимание конкурентных преимуществ одного вида над другим.

Способность *Bivalvia* выдерживать длительные неблагоприятные условия обеспечивается деятельностью ряда адаптивных механизмов на различных уровнях организации, но в первую очередь биохимическими адаптациями [Фокина и др., 2011]. Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счёт реализации механизмов метаболических реакций с участием липидов, белков, аминокислот и др. [Немова, 2023]. Кроме того, имеются сведения о трофоэкологических взаимосвязях в содержании липидных макромолекул (фосфолипидов и триацилглицеринов) у гидробионтов [Мурзина, 2019; Voronin et al., 2021]. Жирные кислоты также являются одними из наиболее ценных и «чувствительных» липидных компонентов, активно участвующих в развитии компенсаторных реакций у живых организмов [Voronin et al., 2023].

Исследования липидов и жирных кислот *D. bugensis* в современной литературе остаются недостаточно освещёнными, особенно в сравнении с *D. polymorpha* [Faria et al., 2009; Lazzara et al., 2012]. Существующие данные преимущественно демонстрируют сезонные колебания веса [Bij de Vaate et al., 1991; Nalepa et al., 1993], биомаркеры различных загрязнителей [Климова и др., 2020; Potet et al., 2018] и сравнительный анализ пищевых спектров видов [Makhutova et al., 2013].

Важным аспектом исследования моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* является факт их уникальности как идеальной системы для изучения биохимических особенностей в условиях изменяющейся экологии водоёмов. Они часто ведут конкурентную борьбу за обитание и ресурсы как между собой, так и с аборигенными видами [Nowicki, Kashian, 2018]. Эти обстоятельства подчёркивают необходимость глубокого понимания биохимии инвазионных моллюсков рода *Dreissena* и важность дальнейших исследований.

Между тем угрожающие масштабы загрязнения водных экосистем всё сильнее опережают возможности научно обоснованных оценок антропогенного воздействия. Задача разработки и совершенствования методов контроля влияния вредных веществ на состояние биоты остаётся как никогда акту-

альной. В этом контексте биохимический подход представляется наиболее перспективным [Довженко, 2006]. Поэтому настоящее исследование ставит своей целью установить и проанализировать состав и содержание липидов и жирных кислот в мягких тканях чужеродных моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* в Куйбышевском водохранилище.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на Куйбышевском водохранилище, которое является шестой ступенью каскада Волжских водохранилищ и крупнейшим среди всех водохранилищ в Европе ($54^{\circ}42'09''$ с. ш., $48^{\circ}51'34''$ в. д.). Оно образовано двумя крупными водными артериями – реками Волга и Кама. Создано для целей энергетики, водного транспорта, а также является рыбохозяйственным объектом, источником водоснабжения и местом рекреации. Общая площадь водосбора Куйбышевского водохранилища составляет 1 200 200 км². Представляет собой ряд озеровидных расширений, соединённых между собой узкими речного типа протоками. Расширенные участки шириной 15–20 км чередуются с узкими проливами, ширина которых не превышает 3–5 км [Куйбышевское водохранилище..., 2008].

Для отбора проб были выбраны две станции Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища, на которых, как показали многолетние исследования, виды *D. polymorpha* и *D. bugensis* встречаются отдельно друг от друга (рис. 1).

Моллюсков для биохимических исследований отбирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджи. Моллюсков отделяли от грунта промыванием через сито № 23 и в течение часа доставляли в лабораторию в ёмкостях с водой, взятой с места их отлова. На станции 1 были собраны представители *D. bugensis*, на станции 2 – *D. polymorpha*. Станция 1 расположена ближе к левому берегу водохранилища и характеризуется гидродинамическими влияниями ветровых течений южного направления, доминирующих в летний период, и течений, вызванных прямыми и обратными волнами попусков Жигулевской ГЭС. На данном участке донные осадки представлены илистыми песками. Среднее значение качества воды здесь формируется под многолетним влиянием ливневых стоков с городской агломерации. Станция 2 расположена в правобережной части водохранилища, а именно в районе влияния вод р. Уса. На этом участке скорость стокового течения наибольшая, а при сильных ветрах образуются вихри тече-

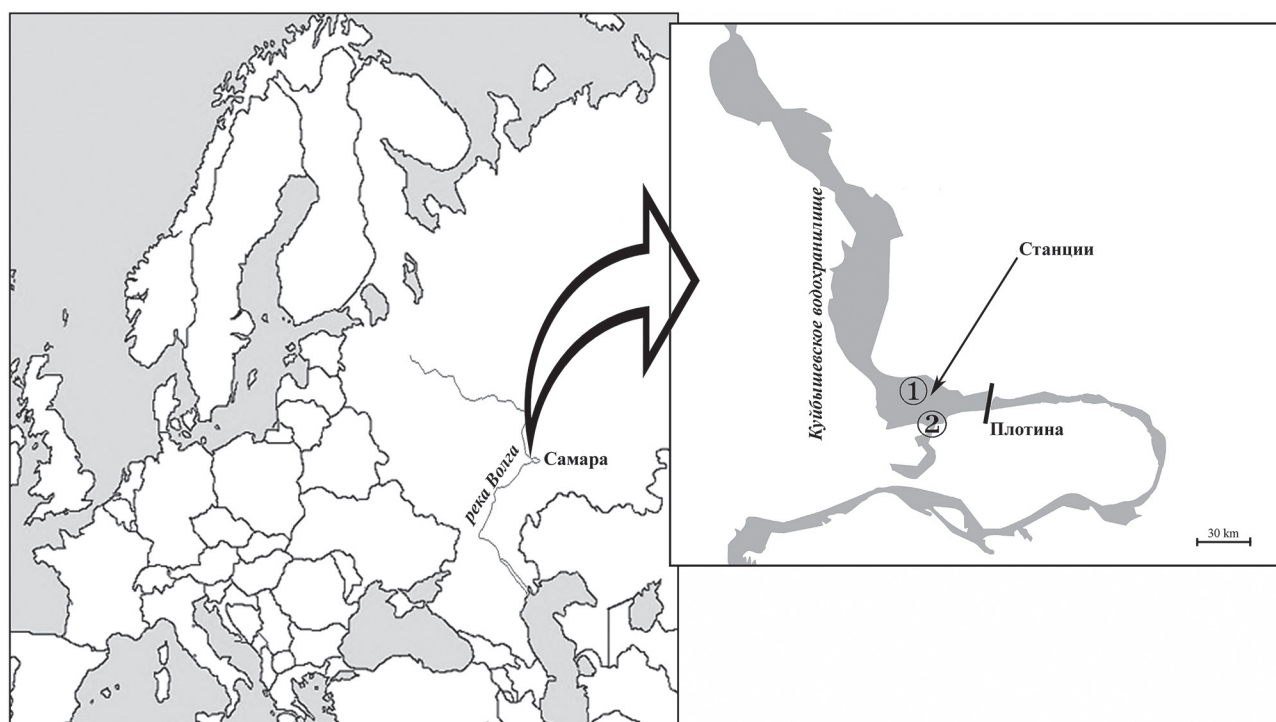


Рис. 1. Карта-схема расположений станций в Куйбышевском водохранилище.

ний циклональной и антициклональной направленности [Рахуба и др., 2022]. На этом участке донные осадки представлены тонкодисперсными продуктами эрозии песчаников и доломитов правобережья. Характерное качество воды биотопа, кроме вод р. Волга, формируется также под влияние водных масс из его притока.

Видовая идентификация собранных особей базировалась на применении конхологического определителя [Богатов, Кияшко, 2016] и соответствовала общепринятой номенклатуре согласно всемирному реестру моллюсков [MolluscaBase, 2024]. Из общей пробы для последующего биохимического анализа были отобраны по 20 особей каждого вида, представляющих размерную группу 25–35 мм, что примерно соответствует возрасту 4–5 лет [Львова, Макарова, 1994]. Длину измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Устанавливали индивидуальный вес тела без раковины каждой особи на электронных весах Mercury M-ER с точностью 0.01 г.

Препарирование моллюсков для биохимического анализа проводили в лабораторных условиях на ледяном столике. Для биохимических исследований, не отделяя от других органов, были взяты: ктении (жабры), печень и мантия, а также целое тело моллюска. Каждая проба для анализа имела несколько органов и тканей из разных особей с общей навеской 1 г. Всего с каждой станции было подготовлено по 24 пробы. Отпрепарированные образцы фиксировали в 5 мл смеси хлороформ-метанол (1:1 по объему). В таком виде материал хранили в холодильнике (–20 °C) до анализа [Бергельсон и др., 1981].

Липиды из тканей и органов экстрагировали по методу Кейтса [1975]. Более подробно анализ органов моллюсков описан ранее [Михайлов и др., 2024].

Качественный и количественный профиль жирных кислот (ЖК) липидов анализировали в виде их метиловых эфиров [Кейтс, 1975]. Разделение ЖК проводили на газовом хроматографе «Кристалл 5000.2» («Хроматэк», Россия) с использованием капиллярной колонки Rtx-2330 с фазой 90% бисцианопротил/10% фенилцианопротил полисилоксан длиной 105 м и диаметром 0.25 мм (RESTEK,

США) в изометрическом режиме. Толщина плёнки фазы в колонке 0.2 мкм. Температура колонки +180 °C, испарителя и детектора (пламенно-ионизационный) +260 °C. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин. Для идентификации ЖК использовали стандартный образец 37 Component FAME Mix (Supelco, США).

Статистический анализ выполнен с использованием языка программирования R (версия 4.3.0) в интегрированной среде RStudio с пакетами: reshape, tidyverse, vegan. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок. Различия между отдельными параметрами считались достоверными при $p < 0.05$.

Результаты исследования

В результате проведённого анализа было установлено содержание общих липидов (ОЛ) у дрейссенид в Куйбышевском водохранилище. Так у *D. polymorpha* их количество в печени составляло 12.9 мг/г сыр.м., мантии – 5.1 мг/г сыр.м., жабрах – 7.4 мг/г сыр.м. и в теле – 8.8 мг/г сыр.м. На другом участке водохранилища число ОЛ у моллюска *D. bugensis* достигало в печени 7.5 мг/г сыр.м., мантии – 4.8 мг/г сыр.м., жабрах – 6.5 мг/г сыр.м. и в теле – 6.0 мг/г сыр.м.

Качественный анализ липидного состава некоторых органов и тканей позволил выявить характерные спектры ФЛ и НЛ *Dreissena*. Подробные результаты липидов исследованных моллюсков представлены в таблице.

У исследованных видов в мягких тканях наблюдалось преобладание основных мембранных ФЛ – ФХ и ФЭА. Их содержание от ОЛ у *D. polymorpha* составляло в печени 21.4%, мантии – 52.0%, жабрах – 25.3% и в теле – 36.9%, у *D. bugensis* в печени – 46.2%, мантии – 76.7%, жабрах – 26.3% и в теле – 78.8%. Из состава минорных ФЛ можно выделить ФИ, количество которого у *D. polymorpha* было в печени 2.2%, мантии – 14.0%, жабрах – 7.3% и в теле – 3.5%, у *D. bugensis* в печени – 8.6%, мантии – 7.8%, жабрах – 6.8% и в теле – 8.9%.

В составе НЛ доминировали структурные (ХС) и запасные (ТАГ) липиды. Вклад этих двух компонентов от ОЛ у *D. polymorpha* со-

Таблица. Среднее содержание липидов, мг/г ($\bar{x} \pm SE$): *W* – тест на определение нормального распределения Шапиро – Уилка; в случае нормального распределения данные выделены жирным шрифтом

Компоненты	Липиды	<i>D. polymorpha</i>	<i>W</i>	<i>D. bugensis</i>	<i>W</i>
Печень	ФХ	1.8±0.2	0.962	2.1±0.1	0.879
	ФЭА	1.0±0.1	0.903	1.4±0.2	0.988
	ФИ	0.3±0.2	0.766	0.6±0.2	0.861
	ФС	0.2±0.04	0.774	0.1±0.01	0.831
	ЛФХ	0.1±0.1	0.854	0.3±0.03	0.944
	ДФГ	0.1±0.003	0.850	0.02±0.005	0.728
	ЭС	0±0	–	0.01±0.01	0.629
	ТАГ	1.4±0.4	0.909	0.6±0.1	0.937
	СК	0.1±0.01	0.677	0.2±0.06	0.891
	ХС	1.0±0.1	0.948	0.6±0.2	0.851
Мантия	ДАГ	0.1±0.02	0.726	0.1±0.05	0.928
	ФХ	1.4±0.1	0.946	1.9±0.2	0.826
	ФЭА	1.3±0.1	0.969	1.8±0.2	0.828
	ФИ	0.7±0.02	0.797	0.4±0.02	0.736
	ФС	0.2±0.004	0.865	0.07±0.01	0.634
	ЛФХ	0.5±0.01	0.778	0.2±0.02	0.867
	ДФГ	0.01±0.001	0.645	0.02±0.003	0.654
	ЭС	0.01±0.0001	0.799	0.01±0.01	0.844
	ТАГ	0.3±0.03	0.341	0.2±0.1	0.890
	СК	0.3±0.05	0.911	0.2±0.06	0.946
Жабры	ХС	0.9±0.1	0.778	0.7±0.08	0.899
	ДАГ	0.1±0.05	0.862	0.1±0.01	0.961
	ФХ	1.3±0.03	0.982	1.0±0.2	0.823
	ФЭА	0.6±0.1	0.793	0.8±0.1	0.907
	ФИ	0.5±0.1	0.985	0.4±0.1	0.679
	ФС	0.06±0.03	0.853	0.1±0.01	0.665
	ЛФХ	0.3±0.03	0.903	0.5±0.1	0.947
	ДФГ	0±0	0.643	0.1±0.02	0.821
	ЭС	0±0	–	0±0	–
	ТАГ	0.3±0.1	0.927	0.1±0.7	0.931
Тело	СК	0.2±0.1	0.947	0.8±0.1	0.916
	ХС	0.9±0.1	0.847	1.6±0.1	0.955
	ДАГ	0.07±0.01	0.778	0.2±0.02	0.864
	ФХ	1.9±0.2	0.792	2.7±0.2	0.858
	ФЭА	1.4±0.3	0.842	2.2±0.5	0.866
	ФИ	0.3±0.1	0.728	0.5±0.1	0.844
	ФС	0.1±0.01	0.851	0.01±0.002	0.729
	ЛФХ	0.2±0.05	0.846	0.2±0.01	0.900
	ДФГ	0.02±0.01	0.927	0.1±0.01	0.859
	ЭС	0±0	–	0±0	–
	ТАГ	0.7±0.1	0.945	0.4±0.1	0.969
	СК	0.1±0.01	0.858	0.04±0.01	0.757
	ХС	0.7±0.1	0.893	0.9±0.1	0.788
	ДАГ	0.06±0.01	0.862	0.1±0.01	0.800

ставлял в печени 18.3%, мантии – 24.7%, жабрах – 15.4% и в теле – 16.5%, у *D. bugensis* в печени – 16.1%, мантии – 19.7%, жабрах – 25.6% и в теле – 25.1%. Содержание минорных НЛ у обоих видов, как правило, не превышало 2% от ОЛ, за исключением СК, количество которых у *D. polymorpha* было в печени 0.7%,

мантии – 5.2%, жабрах – 2.1% и в теле – 0.8%, а у *D. bugensis* в печени – 2.9%, мантии – 4.8%, жабрах – 12.2% и в теле – 0.6%.

Соотношения основных доминирующих мембранных липидов дрейссенид представлены на рисунке 2. Значения индекса ФЭА/ФХ в печени и теле *D. polymorpha* были на

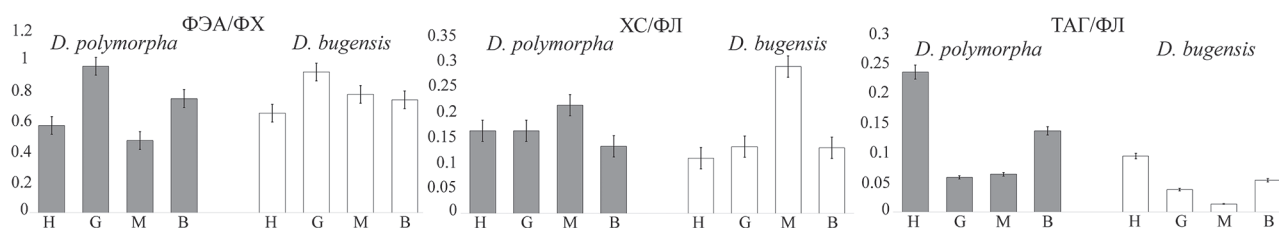


Рис. 2. Соотношение ФЭА/ФХ, ХС/ФЛ, ТАГ/ФЛ у *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

одном уровне ($p = 0.23$), в то время как показатели в мантии и жабрах были значительно выше ($p = 0.002$). Соотношения ФЭА/ФХ у *D. bugensis* в мантии, жабрах и теле практически не различались ($p = 0.12$) и меньше всего оно отмечено в печени ($p = 0.003$), что значимо отличается от других органов вида.

Соотношение ХС/ФЛ в печени, жабрах и теле у обоих видов дрейссенид практически не различаются (*D. polymorpha* – $p = 0.21$; *D. bugensis* – $p = 0.35$). Наибольшие показатели индекса были в мантии моллюсков значимо различимые с другими органами (*D.*

polymorpha – $p = 0.01$; *D. bugensis* – $p = 0.002$).

Индекс ТАГ/ФЛ у *D. polymorpha* имеет схожие показатели в мантии и жабрах ($p = 0.41$), в теле его значения были выше более чем в два раза ($p = 0.01$), однако в печени они увеличиваются ещё больше ($p = 0.003$). Соотношения ТАГ/ФЛ у *D. bugensis* схожие с *D. polymorpha*, так значения в мантии и жабрах имеют наименьшие уровни, немного выше в теле моллюска и статистически не различимы ($p = 0.15$), а вот показатели в печени самые высокие ($p = 0.03$), значимо отличающиеся от других органов.

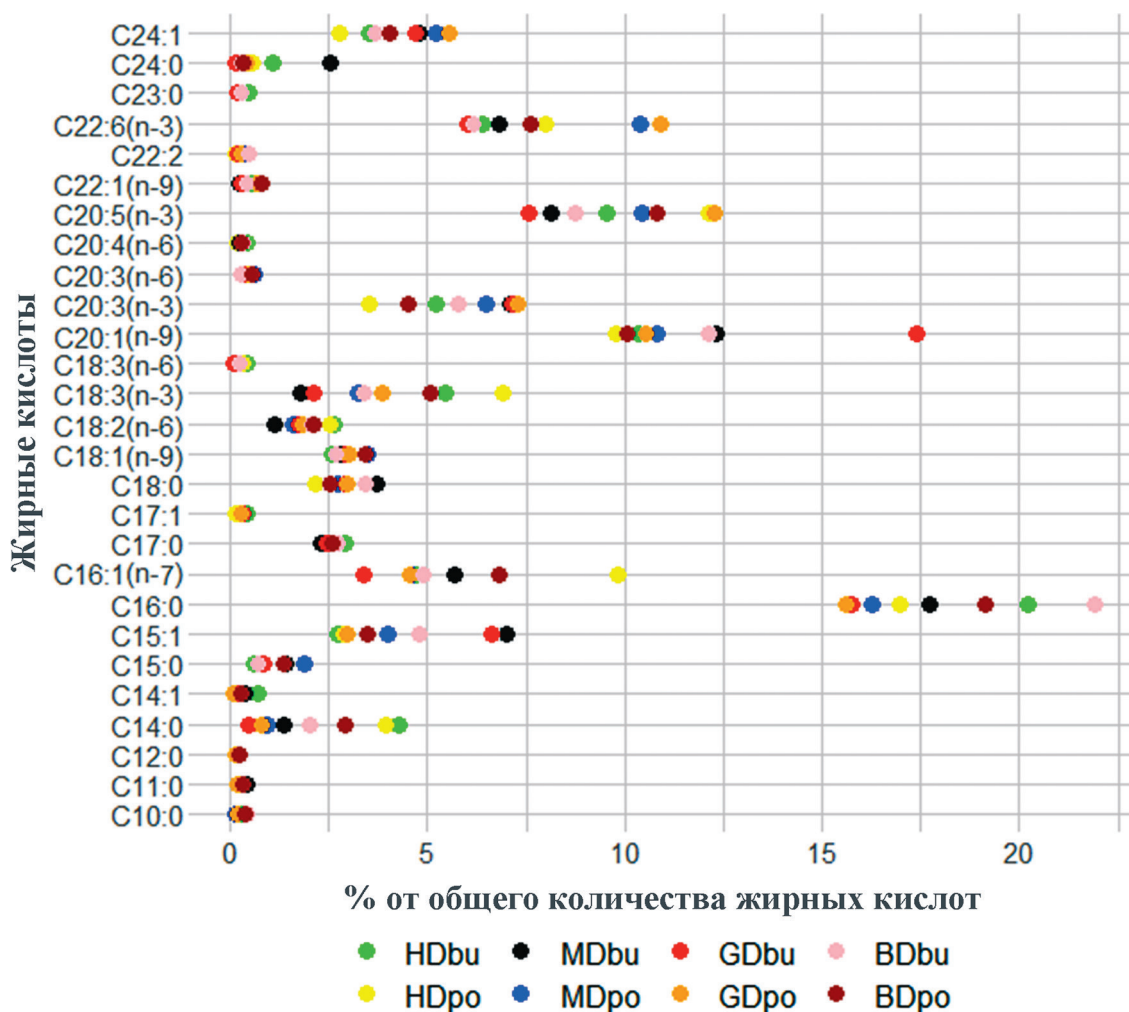


Рис. 3. Профиль жирных кислот *D. polymorpha* (Dpo) и *D. bugensis* (Dbu) из разных участков Припютинного плёса Куйбышевского водохранилища (% от общего количества жирных кислот): Н – печень, М – мантия, G – жабры, В – тело.

На рисунке 3 представлены результаты анализа качественных и количественных показателей ЖК в мягких тканях исследованных видов моллюсков. Всего в липидной фракции дрейссенид было обнаружено и идентифицировано 30 отдельных ЖК с атомами углерода от 10 до 22 и наличие нескольких неопределённых – на уровне 10% (данные не приводятся). Профили ЖК в изученных органах были довольно схожими и отличались только относительным содержанием. Некоторые ЖК (главным образом минорные) присутствовали только у одного вида.

В составе насыщенных жирных кислот (НЖК) в мягких тканях двух видов преобладала пальмитиновая (C16:0) кислота, с наибольшими значениями в теле *D. polymorpha* – 22% и *D. bugensis* – 19% и с меньшими в жабрах 15.7 и 15.6% соответственно. Остальные НЖК не превышали 5% от суммы ЖК.

Доминирующими в составе мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) исследованных видов дрейссенид была эйкозеновая (C20:1(n-9)) кислота. Самые высокие значения отмечены в жабрах *D. polymorpha* – 17.4%. В остальных органах двух видов уровень кислоты статистически не различим ($p = 0.25$). В составе МНЖК можно отметить пальмитолеиновую (C16:1(n-7)) кислоту, доля которой, как правило, была выше 5% в мягких тканях обоих видов моллюсков. Её наибольшие значения отмечены в печени *D. bugensis* – 9.8%, а наименьшие – в жабрах (3.4%) этого вида.

Основной полиненасыщенной жирной кислотой (ПНЖК) у дрейссенид была эйкозапентаеновая (C20:5(n-3)) кислота. Наибольшие значения отмечены в печени и жабрах *D. polymorpha* – 12.2 и 12.3% соответственно. Наиболее низкая доля этой кислоты выделена в мантии *D. bugensis* – 8.1%. Кроме эйкозапентаеновой кислоты у обоих видов дрейссенид можно выделить докозагексаеновую (C22:6(n-3)) кислоту, доля которой в мягких тканях также превышала 5% от суммы ЖК. Наиболее высокий процент отмечен в мантии и жабрах *D. polymorpha* – 10.4 и 10.8% соответственно, в других органах двух видов доля этой кислоты статистически была не различима ($p = 0.31$).

Обсуждение результатов

На территории современного Куйбышевского водохранилища моллюск *D. polymorpha* впервые был упомянут в трудах А.Л. Бенинга в [1924] году, в то время как первые регистрации его близкого родственника *D. bugensis* появились в исследованиях начала 90-х годов XX века [Антонов, 1993]. В последнее время в зонах обитания этих двух видов наблюдается явная тенденция вытеснения *D. polymorpha* его сородичем *D. bugensis* [Orlova et al., 2004]. Считается, что уменьшение численности *D. polymorpha*, вероятно, является следствием снижения концентрации питательных веществ [Haybach, Christmann, 2009] и уменьшения содержания в воде растворённого кислорода в тёплые месяцы [Karatajev et al., 1998]. Согласно нашим многолетним наблюдениям за дрейссенидами, в Куйбышевском водохранилище соотношение численности популяций этих двух видов в условиях совместного обитания за последние десятилетия изменилось с 69/31% – *D. bugensis*/*D. polymorpha* до уровня 95/5%.

Выбранные участки Куйбышевского водохранилища имеют ряд характерных экологических особенностей, которые играют ключевую роль в жизни обоих видов дрейссенид. Станция 1, где обитают представители *D. bugensis*, представляет собой квинтэссенцию типичных условий водохранилища — спокойное течение и песчаный грунт, создающие идеальные условия для этого моллюска [Михайлов, 2022; Karatajev et al, 2011]. В то время как на станции 2, где зафиксированы особи *D. polymorpha*, характеризуется реофильными условиями: более стремительный поток воды и илистый грунт, что оптимально для существования этого вида [Zhulidov et al, 2010; Mikhailov, 2022]. Гидрохимический фон Куйбышевского водохранилища формируется во многом за счёт привноса вод с верхних плёсов [Рахуба и др., 2022]. Гидрохимический состав воды на исследованных станциях имеет сходство, но с различиями в содержании азотистых соединений и БПК [Рахуба и др., 2022]. Несмотря на продолжительное существование этих моллюсков в консорциях на разных участках волжских водохранилищ

[Яковлева, Яковлев, 2011; Курина, 2020], существуют биотопы, где виды не встречаются совместно. Вероятно, это связано с тем, что *D. polymorpha* способна существовать на небольшой глубине с низкой проточностью участков водных объектов, которые, вероятно, неблагоприятны для *D. bugensis*, предпочитающей малопроточные и глубокие участки водоёмов [Orlova et al., 2005]. Их совместные пики плотности обычно объясняются прозрачностью и температурой воды [Mackie, Schloesser, 1996]. Ряд исследований указывает на то, что на распределение дрейссены в большей степени влияют гидрологические и гидрофизические флуктуации в водоёмах [Martínez-Guijarro et al., 2013; Faria et al., 2014].

Известно, что моллюски *D. polymorpha* и *D. bugensis* очень похожи, но они обладают различной устойчивостью к параметрам окружающей среды и отличаются распределением в водных объектах [Karatajev, Burlakova, 2022]. Липиды являются основными структурными и энергетическими компонентами организмов различного эволюционного уровня. Согласно литературным данным, при совместном обитании уровень ОЛ у *D. bugensis* выше, чем у *D. Polymorpha*, в среднем в 1.3–1.8 раза [Schafer et al., 2012; Makhutova et al., 2013]. По нашим результатам, при обитании на разных участках водохранилища содержание ОЛ было выше у *D. polymorpha*, чем у *D. Bugensis*, в 1.4 раза. В сравнении с более ранними данными из плёса, ещё до проникновения в него моллюска *D. bugensis*, уровень ОЛ у *D. polymorpha* имеет схожие значения – 9.6 мг/г сыр.м. [Dembitsky et al., 1992]. Это может указывать на стабильные для данного вида условия обитания в этом участке Куйбышевского водохранилища длительное время, несмотря на постоянно происходящие экологические изменения в водоёме [Козинцева, Любославова, 2019].

Биохимический анализ дрейссенид показал схожий состав ФЛ в теле, печени, мантии и жабрах. Отмечено высокое содержание ФЛ в печени и в целых особях обоих видов, что характерно для двустворчатых моллюсков [Dembitsky et al., 1992; Saito, 2004]. Видоспецифичные закономерности обнаружены в

доминировании ФХ и ФЭА. Их преобладание у *D. bugensis* в печени, теле и мантии, вероятно, связано с особенностями регуляции физико-химических свойств биологических мембран. Количественное превосходство ФХ над ФЭА в жабрах *D. polymorpha* по сравнению с остальными органами может свидетельствовать о повышенной вязкости липидного бислоя [Фокина и др., 2010], они также представляют собой вторичное регулирование при воздействии различных факторов окружающей среды [Thompson, 1986]. ФХ стабилизирует липидный бислой, в то время как преобладание ФЭА может приводить к повышенной проницаемости мембраны и даже к потере её целостности [Фокина и др., 2010]. Подобное преобладание ФХ над ФЭА связывают с адаптивными возможностями организмов, причём разного эволюционного уровня – от микроорганизмов до высших растений [Федосеева и др., 2021; Rozentsvet et al., 2014].

Наряду с ФЛ другим важным структурным компонентом из состава НЛ является ХС. Он был доминирующим среди НЛ у обоих исследованных дрейссенид. Выявлено, что его более высокий уровень отмечен в жабрах *D. bugensis*, в то время как в других органах он был примерно на одном уровне у обоих видов. Учитывая тот факт, что двустворчатые моллюски практически не синтезируют ХС [Kanazawa, 2001], такие концентрации, скорее всего, имеют экзогенное происхождение [Fernández et al., 2015]. Также предполагается, что ХС может принимать участие в транспорте ЖК и поддерживать равновесие между насыщенными и ненасыщенными кислотами, а также служить защитным фактором от воздействия условий среды [Кандюк, 2006]. Также в составе НЛ доминировали ТАГ, которые являются основным источником энергии, используемой в периоды ограниченных запасов пищи [Capuzzo, Leavitt, 1988]. Наиболее высокие концентрации отмечены в печени и в целых особях обоих видов моллюсков, при этом концентрации у *D. polymorpha* были выше во всех исследованных органах. Более чем двухкратное преобладание ТАГ в печени *D. polymorpha* в сравнении с другим видом может указывать на качество и изобилие по-

требляемой пищи [Cavaletto, Gardner, 1999].

Согласно данным Карагезяна [1977], более значимы не столько абсолютное и относительное содержание липидов, сколько соотношения между отдельными липидными классами. Анализ соотношений ФЭА/ФХ и ХС/ФЛ является одним из основных показателей, отражающих вязкость и текучесть биологических мембран [Фокина и др., 2010]. Их пропорции указывают на преобладание ФЭА в жабрах моллюсков, что, вероятно, вызвано воздействием внешних условий среды. Более высокое содержание ХС в дистальной части мантии – органе, наиболее подверженном внешнему воздействию у *D. bugensis*, что свидетельствовало о попытках переключить адаптационные биохимические механизмы для стабилизации клеточных структур [Regerand et al., 2005]. Индекс ТАГ/ФЛ отражает соотношение запасных и структурных компонентов в мягких тканях [Фокина и др., 2010]. Высокие значения индекса в печени обоих видов дрейссенид может отражать их пищевой статус совместно с воздействием внешних условий среды [Capuzzo, Leavitt, 1988].

Набор ЖК в мягких тканях исследуемых моллюсков был практически одинаковым, вместе с тем процентное содержание ЖК различалось. Так у *D. bugensis* наиболее высокое содержание НЖК отмечено в печени и немного ниже в теле, в то время как у *D. polymorpha* наблюдалась обратная зависимость. Преобладающей среди НЖК у обоих видов служит пальмитиновая кислота (C16:0), являющаяся первой ЖК, которая вырабатывается в процессе липогенеза и из которой образуются более длинные ЖК [Lazzara et al., 2012]. Более высокое ее содержание у *D. bugensis* может определяться негативным воздействием условий среды [Фокина и др., 2010].

Концентрация МНЖК у *D. bugensis* была выше в мантии и жабрах, а у *D. polymorpha* примерно на одном уровне во всех органах, за исключением более низкого содержания в жабрах. Высокий уровень ПНЖК у *D. bugensis* отмечен в печени и немного ниже в теле, а у *D. polymorpha* наибольшая концентрация отмечена в жабрах, при этом меньше всего в теле. Здесь наблюдается преоблада-

ние эйкозеновой кислоты (C20:1(n-9)) у *D. bugensis*, выполняющей структурную и антиокислительную роль в клеточных мембранах (Makhutova et al., 2022). Ряд авторов тоже выделяют данную ЖК маркером зоопланктона и детрита [Фокина и др., 2010; Кормилец, 2019], что также могло сказаться на её более высокой концентрации у *D. bugensis*. Эти результаты согласуются с мнением о том, что состав ЖК моллюсков требует всестороннего изучения и с наибольшей вероятностью отражает различия в пище или в условиях окружающей среды [Larson et al., 2015].

Процентное содержание ПНЖК у двусторчатых моллюсков во многом определяется качеством пищи [Sterner, Shulz, 1998]. У *D. polymorpha* во всех органах преобладает ПНЖК. Относительно высокая доля суммарных ПНЖК в мембранах *D. polymorpha* достигалась за счёт высоких концентраций C20:5(n-3) и существенной доли C22:6(n-3), являющихся маркерами соответственно диатомовых и динофитовых водорослей [Махутова и др., 2012].

Важным показателем ЖК является не только количество двойных связей, но и положение в цепи ЖК (соотношение n-3/n-6 ПНЖК) [Schmitz, Ecker, 2008]. У обоих видов во всех органах преобладают n-3 ПНЖК. Соотношение n-3/n-6 у *D. bugensis* и *D. polymorpha* наиболее высокое в мантии и жабрах ($p = 0.0001$), что вызвано, вероятно, процессами, происходящими во внешней среде (Фокина и др., 2010). При этом эти показатели выше у *D. polymorpha* во всех органах ($p = 0.002$), кроме мантии ($p = 0.24$); вероятно, ранее сделанное предположение, что *D. bugensis* испытывает большее воздействие негативных факторов среды, так же отразилось на снижении соотношения n-3/n-6.

Заключение

В Куйбышевском водохранилище инвазионные моллюски рода *Dreissena* занимают центральное место, становясь доминирующими представителями бентоса и играя ключевую роль в улучшении качества воды [Перова и др., 2018]. Наше исследование выявило, что экологические изменения влияют на развитие *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Не-

смотря на то что в большинстве работ описывается преобладание ОЛ у *D. bugensis*, мы обнаружили, что их концентрация у *D. polymorpha* выше при обитании на разных станциях водоёма. Это обстоятельство приобретает особое значение на фоне продолжающихся изменений климата, поскольку *D. polymorpha* активно мигрирует в притоки водохранилищ, где сохраняет свою популяцию. Биохимический анализ дрейссенид показал сходство в составе ФЛ и НЛ в теле, печени, мантии и жабрах моллюсков. Однако отмечено преобладание ФХ над ФЭА в жабрах *D. polymorpha* в сравнении с остальными органами, что может свидетельствовать о повышенной вязкости липидного бислоя. Высокие концентрации запасных жиров в печени и в целых особях у обоих видов может говорить о благоприятных условиях обитания в исследованных участках. У *D. polymorpha* наблюдается преобладание ПНЖК во всех органах, в то время как у *D. bugensis* – преобладание МНЖК. Вероятно, различия долей МНЖК и ПНЖК вызвано биосинтезом ненасыщенных ЖК из насыщенных в результате действия нескольких каталитических механизмов, включающих механизмы перекисного окисления [Фокина и др., 2010]. Уровень ЖК у исследованных дрейссенид, вероятно, объясняется межвидовыми различиями и зависимостью от экологических условий в разных биотопах водоёма. Однако необходимо дополнительное изучение биохимии данных видов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность д.б.н. О.А. Розенцвет за консультации и ценные замечания, а также инженеру-исследователю Л.М. Тарановой за техническую помощь в работе.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 124032500015-7 и № 1024032600230-5-1.6.19).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena dugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Тез. докл. междунар. конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек». Тольятти: ИЭВБ РАН. 1993. С. 52.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Труды Волжской биол. станции. Саратов, 1924. 398 с.
- Бергельсон Л.Д., Дятловицкая Э.В., Молотковский Ю.Г., Батраков С.Г., Барсуков Л.И., Проказова Н.В. Препаративная биохимия липидов: практическое руководство. М.: Наука, 1981. 256 с.
- Богатов В.В., Кияшко П.В. Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia Linnaeus, 1758* / Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2: Зообентос. Приложение: Пресноводные моллюски севера и северо-запада Европейской России. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. 457 с.
- Довженко Н.В. Реакция антиоксидантной системы двустворчатых моллюсков на воздействие повреждающих факторов среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 24 с.
- Карагезян К. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. Ереван: Айастан, 1977. 267 с.
- Кандюк Р.П. Стерины моллюсков и их функциональная роль (Обзор) // Гидробиол. журн. 2006. Т. 42. С. 62–63.
- Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с. (Kates M. Techniques of Lipidology: isolation, analysis and identification of lipids. Amsterdam, London: North-Holland Publishing Co. 1972. P. 610).
- Климова Я.С., Чуйко Г.М., Песня Д.С., Иванова Е.С. Биомаркеры окислительного стресса пресноводных двустворчатых моллюсков (обзор) // Биология внутр. вод. 2020. № 6. С. 612. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060091> (Klimova Y.S., Chuiko G.M., Pesnya D.S., Ivanova E.S. Biomarkers of oxidative stress in freshwater bivalve mollusks (review) // Inland Water Biology. 2020. Vol. 13. P. 674–683. <https://doi.org/10.1134/S1995082920060073>).
- Козинцева Т.М., Любославова Л.Н. Условия, режим и перспективы развития Куйбышевского водохранилища на территории Самарской области // Самарская Лука: проблемы регион. и глоб. экол. 2019. Т. 28, № 3. С. 52–57. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2019-10240>
- Кормилец О.Н. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних вод: дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2019. 350 с.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 20–29. (Kurina E.M. Specific Features of Dis-

- tribution of Alien Species of Macrozoobenthos in the Bays of Reservoirs (by Example of Water Bodies of the Middle and Lower Volga Basins) // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11. P. 118–125.) <https://doi.org/10.1134/S2075111720020058>
- Куйбышевское водохранилище: научно-информационный справочник. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Гаметогенез, репродуктивный цикл // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Махутова О.Н., Пряничникова Е.Г., Лебедева И.М. Сравнение спектров питания дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* по биохимическим маркерам // Сибирский экол. журн. 2012. Т. 4. С. 619–631. (Makhutova O.N., Pryanichnikova E.G., Lebedeva I.M. Comparison of nutrition range in *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* mussels by biochemical markers // Contemporary problems of ecol. 2012. Vol. 5. P. 459–469.) <https://doi.org/10.1134/S1995425512040099>
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8, № 1. С. 64–78. (Mikhaylov R.A. Distribution of mollusks of the genus *Dreissena* in water bodies and watercourses of the Middle and Lower Volga // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. P. 109–117.) <https://doi.org/10.1134/S207511171502006X>
- Михайлов Р.А. Особенности пространственного распределения чужеродных моллюсков из рода *Dreissena* в крупном притоке водохранилища Средней Волги (на примере реки Свияга) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 3. С. 114–129. (Mikhaylov R.A. Features of Spatial Distribution of Alien Mollusks of the Genus *Dreissena* in a Large Tributary of the Reservoir of the Middle Volga (by the Example of the Sviyaga River) // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. P. 492–505.) <http://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-114-129>
- Михайлов Р.А., Нестеров В.Н., Рахуба А.В. Липидный профиль моллюсков *Lymnaea stagnalis* (mollusca: gastropoda) в озёрах с разной степенью антропогенного загрязнения // Биология внутренних вод. 2024. № 2. С. 256–265. (Mikhaylov R.A., Nesterov V.N. and Rakhuba A.V. Lipid Profile of the Great Pond Snail *Lymnaea stagnalis* (Mollusca: Gastropoda) in Lakes with Different Degrees of Anthropogenic Pollution // Inland Water Biology. 2024. Vol. 17. No. 2. P. 279–287.) <https://doi.org/10.1134/S199508292402010X>
- Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2019. 45 с.
- Немова Н.Н. Эколого-биохимические адаптации водных организмов // Известия РАН. Серия биологическая. Дополнительный выпуск 7. 2023. С. 13–22. <https://doi.org/10.31857/S1026347023600218>
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н. Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Труды института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2018. № 82. С. 52–65. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0012>
- Рахуба А.В., Турутина Т.В., Шмакова М.В. Сравнительный анализ донных отложений Черемшанского залива и Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища // Известия Самар. науч. центра РАН. 2022. Т. 24, № 5. С. 51–58. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2022-24-5-51-59>
- Федосеева Е.В., Данилова О.А., Януцевич Е.А., Терехова В.А., Терешина В.М. Липиды микромицетов и стресс // Микробиология. 2021. Т. 90, № 1. С. 43–63. <https://doi.org/10.31857/S0026365621010043>
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 243 с.
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 121–130.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плёсов куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 105–118.
- Bij de Vaate A. Occurrence and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the Lake IJsselmeer area (the Netherlands) // Oecologia. 1991. Vol. 86. P. 40–50.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. <https://doi.org/10.1139/f02-098>
- Capuzzo J.M., Leavitt D.F. Lipid composition of the digestive glands of *Mytilus edulis* and *Carcinus maenas* in response to pollutant gradients // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. Vol. 46. P. 139–145.
- Cavaletto J.F., Gardner W.S. Seasonal Dynamics of Lipids in Freshwater Benthic Invertebrates. In: Arts, M.T., Wainman, B.C. (eds) Lipids in Freshwater Ecosystems. Springer, New York, NY. 1999. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_7
- Crystal-Ornelas R., Lockwood J.L. The ‘known unknowns’ of invasive species impact measurement // Biol. Invasions. 2020. Vol. 22. P. 1513–1525. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02200-0>
- Dembitsky V.M., Kashin A.G., Stefanov K. Comparative investigation of phospholipids and fatty acids of freshwater mollusks from the Volga River basin // Compar. Bioch. and Physi. 1992. Vol. 102. P. 193–198.
- Faria M., Carrasco L., Díez S., Riva M.C., Bayona J.M., Barata C. Multi-biomarker responses in the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* exposed to polychlorobiphenyls and metals // Compar. Bioch. and Physiol., Toxicology & pharmacology: CBP. 2009. Vol. 149 (3). P. 281–288. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2008.07.012>
- Faria M., Ochoa V., Blázquez M., Juan M.F., Lazzara R., Lacorte S., Soares A.M., Barata C. Separating natural

- from anthropogenic causes of impairment in Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations living across a pollution gradient // *Aquat. Toxic.* 2014. Vol. 152. P. 82–95. <http://dx.doi.org/10.1016/j>
- Fernández A., Grienke U., Soler-Vila A., Guihéneuf F., Stengel D.B., Tasdemir D. Seasonal and geographical variations in the biochemical composition of the blue mussel (*Mytilus edulis* L.) from Ireland // *Food Chemistry.* 2015. Vol. 177. P. 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.12.062>
- Haybach A., Christmann K.H. Erster Nachweis der Quagga muschel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) in Niederrhein von Nordrhein-Westfalen // *Lauterbornia.* 2009. Vol. 67. P. 69–72.
- Hulme P.E. Unwelcome exchange: International trade as a direct and indirect driver of biological invasions worldwide // *One Earth.* 2021. Vol. 4. P. 666–679. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.015>
- Kanazawa A. Sterols in marine invertebrates // *Fish Sci.* 2001. Vol. 67. P. 997–1007.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // *J. Shellfish. Res.* 1998. Vol. 17. P. 1219–1235.
- Karatayev A.Y., Burlakova L., Mastitsky S., Mills E.L. Contrasting Rates of Spread of Two Congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at Different Spatial Scales // *J. of Shellfish Research.* 2011. Vol. 30. P. 923–931. <https://doi.org/10.2983/035.030.0334>
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E. *Dreissena* in the Great Lakes: what have we learned in 30 years of invasion // *Hydrobiologia.* 2022. Vol. 852. P. 1003–1130. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04990-x>
- Larson J., Bartsch M.R., Gutreuter S., Knights B.C., Bartsch L.A., Richardson W.B., Vallazza J.M., Arts M.T. Differences between main-channel and off-channel food webs in the upper Mississippi River revealed by fatty acid profiles of consumers // *Inland Waters.* 2015. Vol. 5. P. 101–106. <https://doi.org/10.5268/IW-5.2.781>
- Lazzara R., Fernandes D., Faria M., López J.F., Tauler R., Porte C. Changes in lipid content and fatty acid composition along the reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha*: Its modulation by clofibrate exposure // *Sci. of the Total Envir.* 2012. Vol. 432. P. 195–201. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.05.094>
- Mackie G.L., Schloesser D.W. Comparative Biology of Zebra Mussels in Europe and North America: An Overview // *Amer. Zool.* 1996. Vol. 36. P. 244–258.
- Makhutova O.N., Protasov A.A., Gladyshev M.I., Syläieva A.A., Sushchik N.N., Morozovskaya I.A., Kalachova G.S. Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? // *Zool. Stud.* 2013. Vol. 52. P. 2–10. <https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-56>
- Makhutova O.N., Sushchik N.N., Gladyshev M.I. Fatty Acid-Markers as Foodweb Tracers in Inland Waters // *Encyclopedia of Inland Waters (Second Edition).* 2022. Vol. 4. P. 713–726. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819166-8.00094-3>
- Marescaux J., Boets P., Lorquet J., Sablon R., Van Doninck K., Beisel J.-N. Sympatric *Dreissena* species in the Meuse River: towards a dominance shift from zebra to quagga mussels // *Aquatic Invasions.* 2015. Vol. 10 P. 287–298. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.04>
- Martínez-Guijarro R., Romero I., Pachés M., Martí C.M., Ferrer J. Chlorophyll a, nutrients and phytoplanktonic community in a continental ecosystem highly influenced by marine waters // *J. of Exper. Marine Biol. and Ecol.* 2013. Vol. 442. P. 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.01.026>
- Matthews J., Vander Velde G., Bij de Vaate A., Collas F.P.L., Koopman K.R., Leuvenl R.S.E. W. Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe // *Biol. Invas.* 2014. Vol. 16. P. 23–42. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0498-8>
- MolluscaBase eds. 2024. MolluscaBase. Accessed at <https://www.molluscabase.org> 2024-02-07. <https://doi.org/10.14284/448>
- Nalepa T.F., Cavaletto J.F., Ford M., Gordon W., Wimmer M. Seasonal and Annual Variation in Weight and Biochemical Content of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*, in Lake St. Clair // *J. of Great Lakes Res.* 1993. Vol. 19. P. 541–552.
- Neumann D., Jenner H.A. The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. Stuttgart, Jena, New York, 1992.
- Nowicki C.J., Kashian D.R. Comparison of lipid peroxidation and catalase response in invasive Dreissenid mussels exposed to single and multiple stressors // *Envir. Toxic. Chem.* 2018. Vol. 37. P. 1643–1654. <https://doi.org/10.1002/etc.4111>
- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., MacIsaac H.J. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // *Aquat. Ecol.* 2004. Vol. 38. P. 561–573.
- Orlova M.I., Therriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) a review of evolutionary and phylogenetic impacts // *Aquatic Ecol.* 2005. Vol. 39. P. 401–418. <http://doi.org/10.1007/s10452-005-9010-6>
- Potet M., Giambérini L., Pain-Devin S., Louis F., Bertrand C., Devin S. Differential tolerance to nickel between *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* populations // *Sci. Reports.* 2018. Vol. 8. P. 700–715. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19228-x>
- Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D. et al. Scientists warning on invasive alien species // *Biol. Rev.* 2020. Vol. 95. P. 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brev.12627>
- Regerand T.I., Nefedova Z.A., Nemova N.N. et al. Effect of Aluminum and Iron on lipid metabolism in aquatic invertebrates // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2005. Vol. 41. P. 192–198. <https://doi.org/10.1007/s10438-005-0034-4>
- Renault D. Hess M.C.M., Braschiet J. al. Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices // *Science of the Total Envir.* 2022. Vol. 834. P. 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155102>

- Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // *Phytochemistry*. 2014. Vol. 105. P. 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.05.007>
- Saito H. Lipid and FA composition of the pearl oyster *Pinctada fucata martensii*: influence of season and maturation // *Lipids*. 2004. Vol. 39. P. 997–1005.
- Schafer S., Hamer B., Treursic B., Möhlenkamp C., Spira D., Korlevic M., Reifferscheid G., Claus E. Comparison of Bioaccumulation and Biomarker Responses in *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* After Exposure to Resuspended Sediments // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2012. Vol. 62. P. 614–627. <https://doi.org/10.1007/s00244-011-9735-2>
- Schmitz G., Ecker J. The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids // *Prog. Lipid Res.* 2008. Vol. 47. P. 147–155. <http://doi.org/10.1016/j.plipres.2007.12.004>
- Sterner R.W., Shulz K.L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquatic Ecology*. 1998. Vol. 32. P. 261–279.
- Thompson G.A.Jr. Metabolism and control of lipid structure modification. *Biochem Cell Biol.* 1986. Vol. 64 (1). P. 66–69.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pyšek P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecol. Lett.* 2011. Vol. 14. P. 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Voronin V.P., Ruokolainen T.R., Artemenkov D.V., Rolskii A.Y., Orlov A.M., Murzina S.A. Into the Deep: New Data on the Lipid and Fatty Acid Profile of Redfish *Sebastes mentella* Inhabiting Different Depths in the Irminger Sea // *Biomolecules*. 2021. Vol. 11 (5). P. 1–18. <https://doi.org/10.3390/biom11050704>
- Voronin V.P., Artemenkov D.V., Orlov A.M., Murzina S.A. Fatty Acid Spectra in Mesopelagic Fishes of the Myctophidae and Stomiidae Families Collected in the North East Atlantic. *Diversity*. 2023. Vol. 15 (2). P. 166–186. <https://doi.org/10.3390/d15020166>
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the lower Don River system, Russia // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2004. Vol. 89. P. 326–333. <https://doi.org/10.1002/iroh.200310727>
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H. et al. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data // *Biol. Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 1923–1940. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9641-y>

COMPOSITION AND CONTENT OF LIPIDS AND FATTY ACIDS IN ALIEN MOLLUSCS OF THE GENUS *DREISSENA* IN THE KUIBYSHEV RESERVOIR (RUSSIA)

Mihaylov R.A.^{1*}, Nesterov V.N.²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russian Federation
e-mail: *roman_mihaylov_1987@mail.ru

This paper presents the results of a study of the composition and content of lipids and fatty acids (FA) in soft tissues of invasive mollusks of the genus *Dreissena* inhabiting the Kuibyshev reservoir. An identical composition of phospholipids (PL) and neutral lipids (NL) in bodies, mantle tissues, liver and gills were found in *D. polymorpha* and *D. bugensis* species occurring in different parts of the reservoir. Phosphatidylcholine (PC) and phosphatidylethanolamine (PEA) predominate in the FL structure at that PC in the gills of *D. polymorpha* quantitatively exceeds PEA in the other organs. Among the NLs, cholesterol (CH) and triacylglycerides (TAG) dominate. High concentrations of fat in liver and whole individuals of both species indicate favorable habitat conditions in the studied areas. The FA profile of the mollusks is approximately the same, the most significant acids in the liver are palmitic acid, eicosenoic acid, eicosapentaenoic acid and docosapentaenoic acid. *D. polymorpha* shows a predominance of polyunsaturated FA, whereas *D. bugensis* shows a predominance of monounsaturated FA.

Keywords: mollusks, Invasion, Dreissenidae, lipids, fatty acids, reservoirs.

СЛУЧАЙ ПОИМКИ ЛИНЯ *TINCA TINCA* (LINNAEUS, 1758) (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В БАССЕЙНЕ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА

© 2025 Пономарёва Е.В.*, Самойлов К.Ю., Строганов А.Н., Шубина Е.А.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234

e-mail: *kponom@mail.ru

Поступила в редакцию 1.04.2025. После доработки 14.07.2025. Принята к публикации 18.08.2025

В статье представлены сведения об особи линя *Tinca tinca*, пойманной 12 сентября 2024 г. на острове в русле реки Северная Двина (бассейн Северного Ледовитого океана). Полная длина рыбы – 202 мм, возраст определён как 5+. Гаплотип участка гена *COI* линя определён как относящийся к «восточной» филогенетической линии. В статье обсуждаются возможные пути проникновения линя в Северную Двину.

Ключевые слова: линь, *Tinca tinca*, Северная Двина, *COI*.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-150-155

Введение

Линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) принадлежит к самому многочисленному семейству рыб *Cyprinidae* и является в нём единственным представителем рода *Tinca* (некоторые авторы выделяют линя в семейство *Tincidae* [Fricke et al., 2025]). Средой, благоприятной для обитания и размножения линя, «по преимуществу озёрной рыбы» [Берг, 1949], является заросшее водной растительностью мелководье: соответствующие акватории озёр и водохранилищ, речные заводи, затоны и старицы [Берг, 1949; Атлас 2003]. Линь – теплолюбивый вид, относимый к типичным представителям понто-каспийского фаунистического комплекса, нерест которого происходит при температуре от 20°C [Kottelat, Freyhof, 2007]. Неприхотливый и выносливый линь хорошо выдерживает сравнительно низкое качество воды: её закисленность и низкое содержание кислорода, а также способен переносить длительное обсыхание и при этом зимостоек [Серветник, 2021]. Линя часто разводят в прудовых хозяйствах, где он используется в том числе как добавочный вид в поликультуре с карпом *Cyprinus carpio* L.

Ареал линя в Евразии охватывает обширные территории от Атлантики до Забайкалья, включая Кавказ. В Европе на протяжении столетий линь являлся популярным объектом

искусственного разведения, первые этапы которого не документированы. В европейской части России линь населяет водоёмы бассейнов Балтийского, Чёрного и Каспийского морей, в Сибири обитает в верхних и средних течениях водных систем бассейна Северного Ледовитого океана, на территории Казахстана отмечается и в бессточных бассейнах [Берг, 1949; Рыбы Казахстана, 1992]. Будучи пресноводной рыбой, линь иногда появляется в солоноватых водах, встречается в опреснённых морских акваториях: например в лиманах Чёрного и Азовского морей и Финском заливе [Парин и др., 2014]. При этом в литературе традиционно отмечалось, что в европейской части бассейна Северного Ледовитого океана линя нет [Берг, 1949; Атлас 2003], хотя публиковались указания на историческое присутствие линя в районе р. Онега [Цепкин, 1999; Махров и др., 2020; Косорукова и др., 2020].

Европейский опыт разведения линя создал основу для его последующего переселения в другие части света. С принятием во многих странах законодательства, ограничивающего или запрещающего преднамеренную интродукцию рыб из других регионов, некоторые ранее принятые практики переселения линя стали незаконными, однако полностью не исчезли. В настоящее время популяции линя присутствуют на всех континентах, кроме

Антарктиды. В некоторых странах и регионах, например в канадском Квебеке, в китайском Тибете, появление линя в водоёмах официально рассматривается как опасная инвазия, однако в других странах и регионах аналогичное появление линя не вызывает столь отрицательной реакции со стороны государственных органов и общественности [Dumont et al., 2002, Bernos et al., 2023, Zhu et al., 2023].

В Красном списке Международного союза охраны природы (IUCN Red List of Threatened Species) лень обозначен как вид, «вызывающий наименьшие опасения», несмотря на то что численность линя в мире в целом охарактеризована как «сокращающаяся» [Ford, 2024]. В России лень занесён в Красные книги нескольких регионов, в некоторых регионах обозначен как претендент на внесение в Красную книгу.

Цель нашей работы – сообщить о первом случае поимки линя в р. Северная Двина, проанализировать основные характеристики рыбы и возможные пути её проникновения в бассейн реки.



Рис. 1. Лень после поимки (фото Гурьева А.В.).

Материалы и методы

Материалом для исследования послужил лень (рис. 1), взятый в замороженном виде, без внутренностей, у местного рыбака-любителя 12 сентября 2024 г. Место вылова рыбы указано на рис. 2 (координаты: 62°00' N 45°07' E; протока руслового острова). У рыбы была измерена полная длина TL, стандартная длина SL, определён возраст по чешуе под биноклем и взят плавник на анализ участка гена *COI* мтДНК – фрагмента, применяемого для ДНК-штрихкодирования. Выделение ДНК, ПЦР проводили в соответствии с протоколом, описанным в статье [Ponomareva et al., 2022], в ПЦР использовали праймеры FISH1

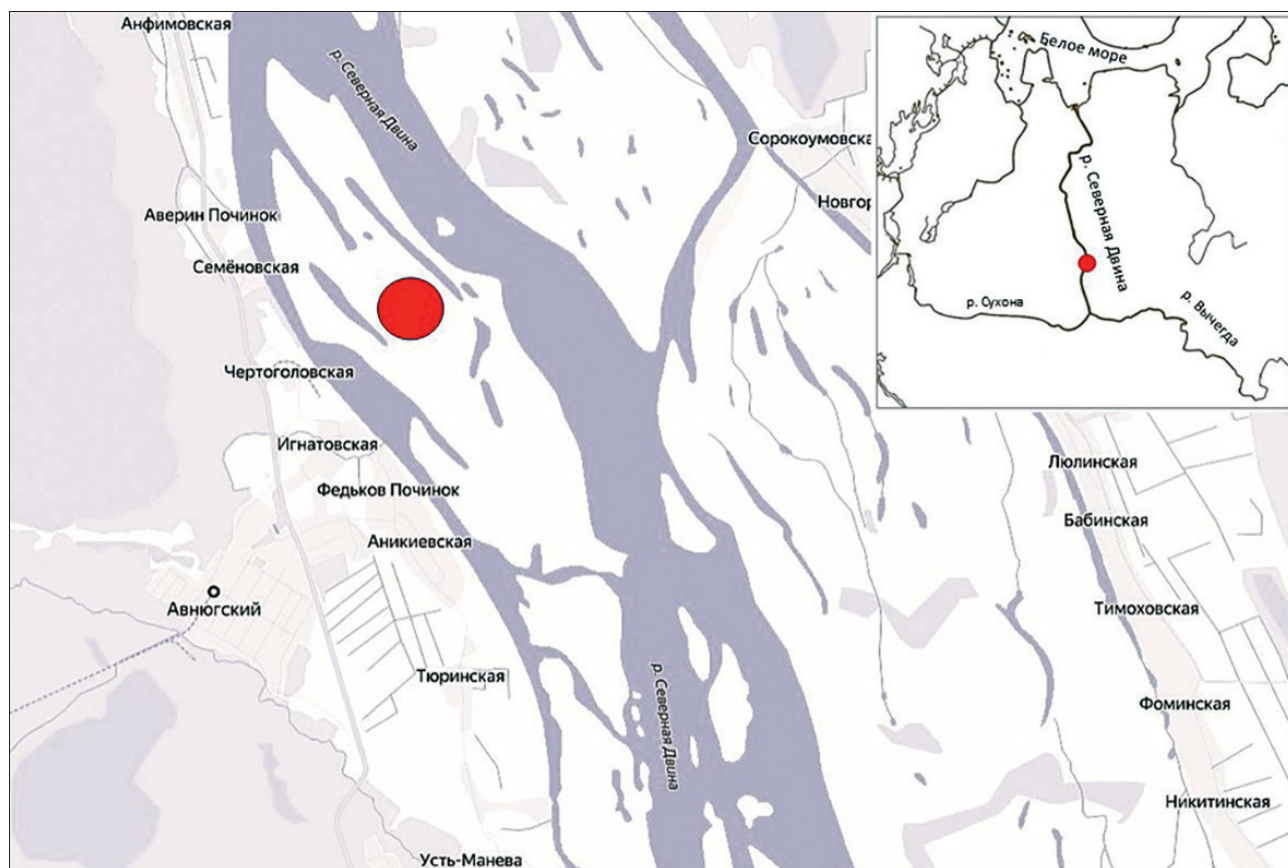


Рис. 2. Место вылова линя.

[Ward et al., 2005]. Секвенирование проводили в ЦКП «Геном», с предварительной подготовкой проб согласно протоколу на сайте <http://www.genome-centre.ru/preparation.html>. Полученная последовательность была депонирована в базе данных GenBank® (NCBI) под номером PV537573.

Результаты и обсуждение

Полученные промеры линя: TL – 202 мм, SL – 172 мм; возраст определён как 5+ (рис. 3). При длине 20 см созревает большинство особей линя; в южной и восточной частях ареала линии достигают нерестового размера в возрасте двух-трёх лет [Breton et al., 1980; Gürbüz, 2011; Pompei et al., 2012; Морузи и др., 2015]. Как следует из литературы [Флёрова и др., 2019; Иванчев, Иванчева, 2020], в верхневолжском бассейне линии достигали размера 15–20 см в возрасте четырёх-пяти лет, в эти рамки укладываются и характеристики линя, выловленного в р. Северная Двина.

После редактирования секвенированной последовательности был получен фрагмент длиной 664 п.о. Анализ, проведённый на основе данных базы генетических последовательностей GenBank® (NCBI), показал, что полученная последовательность совпадает с гаплотипом KT989762, полученным от линя из оз. Плещеево верхневолжского бассейна [Karabanov et al., 2023]. В исследованиях [Lajbner et al., 2011; Karaïskou et al., 2020] у линя выделяют две филогенетические линии: «западную» и «восточную», связанные с постледниковым расселением из рефугиумов,

волжские популяции линя в данных исследованиях относятся к «восточной» линии.

Северная граница распространения линя для Швеции указывается как 61°30'N [Kottelat, Freyhof, 2007], линь был успешно переселён в водоёмы Норвегии (<https://snl.no/suter>). Успешное вселение линя на территории Севера России отражается наличием «линевых» озёр в районе Северного Приладожья [Мельянцев, 1974; Первозванский, 2009]. Старое сообщение о наличии линя в некоторых озёрах близ Архангельска [Данилевский, 1862] в литературе связывается с путаницей линя и озёрного гольяна-«линка» [Берг, 1914]. Возможно, нельзя полностью исключать здесь и результат попыток вселения линя, поскольку проекты такого вселения описаны для Соловецких островов. Точно датированы, например, проекты вселения линя в озёра Соловецкого архипелага в 1883 и 1961 гг., их эффект остаётся неизвестным (указание на присутствие линя на Большом Соловецком острове [Анухина, 1972] связано, очевидно, с попытками близкого по времени вселения), в настоящее время линь в соловецких водоёмах не обнаруживается [Алексеева и др., 2014; Новосёлов, Дворянкин, 2023].

Для проникновения волжских видов рыб в бассейн р. Северная Двина предполагается два пути: «восточный» через Екатерининский канал, соединяющий Вычегду и Каму [Захаров, Бознак, 2011], «западный» через Северо-Двинский канал, соединяющий Сухону и Шексну [Коновалов и др., 2015]. В недавней литературе отмечалась вероятность предстоящего проникновения линя в бассейн р. Северная Двина (назывались бассейны Кубенского озера и р. Сухона) по аналогии с уже появившимися там другими видами рыб с юга, тогда прогнозировалось, что это может произойти в ближайшие десятилетия [Коновалов и др., 2015]. «Западный» путь по температурным показателям представляется более вероятным для проникновения в бассейн р. Северная Двина теплолюбивого линя.

Река Северная Двина – равнинная река, формирующая в своём течении большое количество островов, на которых образуется большое количество ям и проток, заполняющихся во время половодья. После снижения

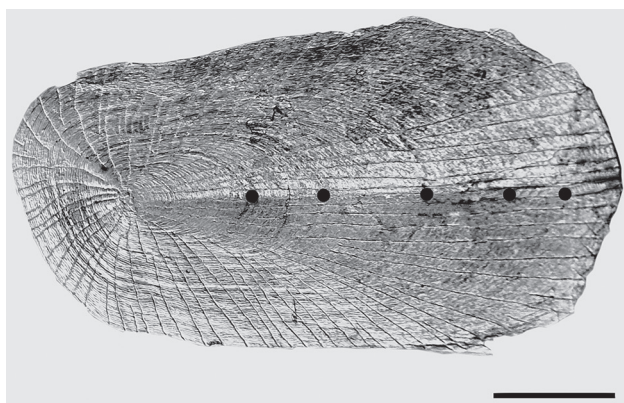


Рис. 3. Чешуя пойманного в бассейне р. Северная Двина линя (TL – 202 мм) под бинокляром. Точками указаны годовые кольца, отрезок соответствует 1 мм.

уровня вода в глубоких ямах остаётся, создавая благоприятные условия для обитания линя. На карте показан остров, в протоке которого был выловлен линь (см. рис. 2). Со смягчением зим, по-видимому, не происходит промерзания до дна, что способствует благоприятным зимовкам линя, который хорошо переносит условия низкого содержания кислорода. Видимо, расширение ареала линя в северном направлении и сейчас, и в прошлом связано с этапами развития водоёмов – этапами процессов, на которые в настоящее время сильно влияют изменение климата и хозяйственная деятельность человека.

Таким образом, в связи со смягчением климата и заилением русла р. Северная Двина (связанным с прекращением дноуглубительных работ после сокращения судоходства в данном районе) мы можем предположить, что создаются условия для формирования самовоспроизводящейся популяции линя. На основе единственной поимки было бы преждевременным утверждать, что такая популяция линей уже сформировалась в р. Северная Двина, однако повторные поимки дадут основания говорить о расширении ареала на север.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Гурьеву А.В. за предоставленный экземпляр и фотографию линя.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Алексеева Я.И., Андреева А.П., Груздева М.А., Дворянkin Г.А., Кузицин К.В., Махров А.А., Новосё-

лов А.П., Попов И.Ю. Пресноводная ихтиофауна Соловецких островов (Белое море, европейский Север России): история формирования и современное состояние // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 2–14.

Анухина А.М. Ихтиофауна Соловецких озёр // Тр. СевНИОРХ. 1972. Т. 6. Соловецкие озёра. С. 94–110.

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т. 1. / под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.

Берг Л.С. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces): Ostariophysi. – Фауна России и сопредельных стран. – Т. 3, вып. 2. Пг: Тип. Импер. Акад. наук, 1914. С. 337–846.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 468–926.

Данилевский Н.Я. Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. 6: Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях. Общие отчёты и предположения. СПб.: Изд. Мин. гос. имуществ, 1862. – XIV, 257 с.

Захаров А.Б., Бознак Э.И. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского северо-востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4, № 1. С. 23–33.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Фауна и население рыб национального парка «Мещера» // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. 2020. С. 144–166.

Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л. Распространение новых видов рыб по судоходным водным путям в водоёмах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 53–66.

Косорукова Н.В., Гимранов Д.О., Лукинцев В.А., Гринина Т.С. Рыболовство в эпоху мезолита в бассейне озера Воже по материалам памятников погостище 14 и 15 // Уральский исторический вестник. 2020. № 2. С. 6–15.

Махров А.А., Винарский М.В., Гофаров М.Ю., Дворянkin Г.А., Новосёлов А.П., Болотов И.Н. Фаунистические обмены между бассейнами Северного Ледовитого океана и Каспия: история и современные процессы // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 10. С. 1124–1139.

Мельянцеv Г.В. Рыбы. – Животный мир Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1974. 120 с.

Морузи И.В., Пищенко Е.В., Белоусов П.В., Выжитович М.В. Морфологические особенности линя (*Tinca tinca*, L.) водоёмов Новосибирской области // Рыболовство и рыбное хозяйство. 2015. № 6. С. 31–38.

Новосёлов А.П., Дворянkin Г.А. Экологические особенности и возможности хозяйственного использования пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага // Биология внутренних вод. 2023. № 3. С. 372–381.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.

Первозванский В.Я. Редкие и охраняемые рыбы в Красной книге Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2009. С. 81–89.

- Рыбы Казахстана: в 5 т. Т. 5: Акклиматизация, промысел / В.П. Митрофанов, Г.М. Дукравец, А.Ф. Сидорова и др. Алма-Ата: Гылым, 1992. 464 с.
- Серветник Г.Е. Линь – перспективный объект для интегрированного сельскохозяйственного рыбоводства // Проблемы биологии продуктивных животных. 2021. № 3. С. 93–100.
- Флёрова Е.А., Малин М.И., Ключников А.С., Паюта А.А., Богданова А.А., Андреева, М.И. Видовое разнообразие и биологическая характеристика рыб малых рек Государственного природного заказника «Ярославский» в постнерестовый и нагульный периоды 2018 года // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2019. № 87 (90). С. 12–30.
- Цепкин Е.А. Ихтиофауна бассейна реки Онеги – четкий индикатор изменений климата в голоцене // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39, № 1. С. 117–119.
- Bernos T.A., Avlijaš S., Hill J., Morissette O., Ricciardi A., Mandrak N.E., Jeffries K.M. Genetic diversity and structure of a recent fish invasion: Tench (*Tinca tinca*) in eastern North America // Evolutionary Applications. 2023. Vol. 16, No 1. P. 173–188.
- Breton B., Horoszewicz L., Billard R., Bieniarz K. Temperature and reproduction in Tench: Effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. I. The male // Reproduction Nutrition Développement. 1980. Vol. 20, No 1A. P. 105–118.
- Dumont P., Vachon N., Leclerc J., Guibert A. Intentional Introduction of Tench into Southern Quebec // Alien Invaders in Canada's Waters, Wetlands, and Forests / Ed. by Claudi R., Nantel P., Muckle-Jeffs E. / Ottawa: Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Science Branch, 2002. P. 169–177.
- Ford M. *Tinca tinca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2024: e.T21912A2780110. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2024-2.RLTS.T21912A2780110.en>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds) Catalog of fishes: genera, species, references / California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA, 2025. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Gürbüz Ö.A. Age and reproduction features of Tench (*Tinca tinca* (L., 1758)) from Hirfanli dam Lake, Kirsehir, Turkey // Journal of FisheriesSciences.com. 2011. Vol. 5, No 2. P. 153–163.
- Karabanov D.P., Kotov A.A., Borovikova E.A., Kodukhova Y.V., Zhang X. Comparison of the efficiency of single-locus species delimitation methods: a case study of a single lake fish population in comparison against the barcodes from international databases // Water. 2023. Vol. 15: 1851. 20 pp.
- Karaïskou N., Gkagkavouzis K., Minoudi S., Botskaris D., Markou K., Kalafatakis S., Antonopoulou E., Triantafyllidis, A. Genetic structure and divergence of tench *Tinca tinca* European populations // Journal of Fish Biology. 2020. Vol. 97, No 3. P. 930–934.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, 2007. 646 pp.
- Lajbner Z., Linhart O., Kotlík, P. Human-aided dispersal has altered but not erased the phylogeography of the tench // Evolutionary Applications. 2011. Vol. 4, No 4. P. 545–561.
- Pompei L., Franchi E., Giannetto D., Lorenzoni M. Growth and reproductive properties of tench, *Tinca tinca* Linnaeus, 1758 in Trasimeno Lake (Umbria, Italy) // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2012. No 406: 07. 13 pp.
- Ponomareva E.V., Volkov A.A., Ponomareva M.V., Makeenko G.A., Shubina E.A. European grayling phylogeographic lineages of Russian European North from barcoding DNA fragment // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2022. Vol. 28. P. 111–118.
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H., Last P.R., Hebert P.D. DNA barcoding Australia's fish species // Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences. 2005. Vol. 360. No 1462. P. 1847–1857.
- Zhu R., Sun H., Ji S., Li X., Jia Y., Sui X. First wild record of tench, *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) in Tibet, China // BioInvasions Records. 2023. Vol. 12, No 1. P. 292–297.

CASE OF TENCH *TINCA TINCA* (LINNAEUS, 1758) (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) CAPTURE IN THE NORTHERN DVINA RIVER BASIN

© 2025. Ponomareva E.V.*, Samoilov K.Yu., Stroganov A.N., Shubina E.A.

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234

e-mail: [*kponom@mail.ru](mailto:kponom@mail.ru)

The article presents information about the tench *Tinca tinca* specimen caught on September 12, 2024 on an island in the Northern Dvina River, the Arctic Ocean basin. The total length of the fish was 202 mm, the age was determined as 5+. The haplotype of the tench's CO1 gene region was determined as belonging to the 'eastern' phylogenetic lineage. The article discusses possible routes of tench penetration into the Northern Dvina.

Keywords: tench, *Tinca tinca*, Northern Dvina, CO1.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ КАСПИЙСКОГО МОРЯ ПОСЛЕ ВСЕЛЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865

© 2025 Рубан Г.И.^а, Барабанов В.В.^б, Дергунова Н.Н.^а, Осипов Ф.А.^а,
Петросян В.Г.^{а*}

^а Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия;

^б Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, ВНИРО (КаспНИРХ), Астрахань, 414056, Россия
e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 7.06.2025. После доработки 15.07.2025. Принята к публикации 19.08.2025

На основе многолетних данных мониторинга проведён анализ динамики численности промысловых морских, проходных и полупроходных рыб в Каспийском море после вселения гребневика *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865. Показано, что негативное воздействие *M. leidy* особенно сильно сказалось на двух эндемичных видах – большеглазой и анчоусовидной кильках, что обусловлено пищевой конкуренцией между этими видами и гребневиком в Среднем и Южном Каспии. После вселения *M. leidy* в 1999 г. средние годовые нерестовые запасы анчоусовидной кильки снизились в 4 раза, а большеглазой — в 46 раз. Установлено, что значимое снижение средних годовых нерестовых запасов рыб-бентофагов (воблы и леща) в период 2000–2010 гг. совпадает с резким ростом численности *M. leidy* в Каспии. В 2011–2020 гг. наблюдалась стабилизация средних годовых запасов этих видов со слабой тенденцией к росту. Выявлено, что, в отличие от рыб зоопланктофагов и бентофагов, у осетровых (русский осётр, севрюга, белуга) наблюдается непрерывное снижение нерестовых запасов, связанное главным образом с ухудшением их рациона и качества питания, потерями нерестовых площадей, сокращением объёмов естественного размножения, низкой эффективностью искусственного разведения и масштабным нелегальным выловом. Ежегодные средние потери нерестового запаса белуги, русского осетра и севрюги в период 2000–2020 гг. составили 2, 7 и 10% соответственно. Из осетровых только для белуги наблюдается стабилизация нерестового запаса на низком уровне. Данные мониторинга за 1980–2020 гг. подтвердили, что вследствие особенностей биологии обыкновенной кильки *M. leidy* не оказывает на неё значимого влияния: после вселения гребневика ежегодный прирост запасов составлял 2.23%, тогда как до вселения – 0.8%. Анализ также показал отсутствие влияния *M. leidy* на динамику промысловых запасов сазана, поскольку средние ежегодные запасы этого вида для различных периодов времени не различались, включая период резкого роста численности *M. leidy* в Каспии.

Ключевые слова: вселенец, гребневик, зоопланктон, осетровые, кильки, рыбы-бентофаги, экосистема.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-156-170

Введение

Каспийское море является одним из важнейших рыбопромысловых водоёмов Российской Федерации. На протяжении XIX–XX вв. рыболовство на Каспии занимало особое положение, поскольку в нём добывалось свыше 60% общего улова рыбы во внутренних водоёмах России [Иванов, Мажник, 1997; Власенко А, Власенко С, 2012]. В середине XX в. на Каспии уже добывалось до 37–46% всей рыбы страны [Барабанов, Белоголова, 2018].

В современный период запасы промысловых видов рыб находятся в глубокой депрессии, вызванной совокупным воздействием различных факторов. На динамику численности промысловых видов рыб Каспия особенно сильное влияние оказали тотальный прессинг всех форм рыболовства, включая браконьерство и любительский лов, вылов производителей, массово идущих на нерест, а также факторы антропогенного происхождения. Например, сооружение каскада гидро-

электростанций и водохранилищ на Волге и других реках в 50–60-х гг. XX столетия привело к частичной или полной потере нерестилищ проходных рыб и ухудшению условий размножения и существования полупроходных рыб.

В формировании промысловых запасов осетровых, мигрирующих в р. Волга, выделяли несколько периодов [Ходоревская, 1992; Ходоревская и др. 2007].

1. Период до зарегулирования стока р. Волга плотиной Волжской ГЭС (г. Волгоград) в 1958 г. Пополнение запасов осетровых осуществлялось только за счёт естественного воспроизводства.

2. С 1959 по 1972 г. поколения осетровых формировались в основном за счёт естественного воспроизводства. Этот период совпал с запретом морского промысла и началом деятельности осетровых рыбободных заводов. В 1962–1964 гг. введён запрет на морской промысел осетровых для сохранения их молоди на местах нагула в Каспийском море. Локализация промысла осетровых в реках способствовала проведению ряда мер по его регулированию: установление лимитов на вылов, ограничение времени лова, осуществление прерывистого лова с целью пропуска необходимого количества производителей на естественные нерестилища [Коробочкина, 1964]. В результате значительно увеличились размеры и масса добываемых особей русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833), севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) и белуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758), возросли промысловые запасы рыб. Вследствие строительства Волгоградской плотины протяжённость нерестовых миграций белуги, осетра и севрюги сократилась. Пополнение от естественного воспроизводства снизилось. Деятельность рыбободных заводов стала весомым вкладом в формирование запасов осетровых.

3. Период с 1973 по 1977 г. был критическим для пополнения всех видов осетровых, особенно русского осетра. Он характеризовался резким уменьшением естественного воспроизводства вследствие переполнения сохранившихся нерестилищ, вызвавшего массовую гибель выметанной икры [Вла-

сенко, 1979а, 1979б], а также выживаемости молоди в результате понижения уровня моря, повлекшего увеличение солёности и сокращение площадей нагула.

4. Период с 1978 по 1989 г. характеризовался началом повышения уровня Каспийского моря, снижением его солёности, увеличением площадей нагула молоди, что способствовало лучшей выживаемости поколений 1978–1989 гг. Выпуск молоди с рыбободных заводов, расположенных в дельте р. Волга, к концу периода возрос. Вместе с тем неблагоприятная экологическая обстановка способствовала сокращению пополнения от естественного нереста. В эти годы было обнаружено массовое заболевание осетровых, оказавшее негативное влияние на воспроизводительную систему производителей, данное заболевание явилось результатом хронической интоксикации осетровых [Лукьяненко, 1989]. В 1981 г. приняты дополнительные меры по изменению режима промысла и сокращению интенсивности изъятия, направленные на увеличение пополнения от естественного нереста.

5. Начиная с 1990 г. резко повысился уровень браконьерства на побережье Каспийского моря и в реках бассейна, нелегальный вылов осетровых многократно превышал официальный [Рубан и др., 2015, 2017]. Произошло разрушение сложившейся системы рационального использования биоресурсов, воспроизводства, охраны осетровых. Пополнение от естественного нереста было сведено к критическому минимуму. Объёмы выпуска молоди с рыбободных заводов снизились. После 1991 г. наблюдалась низкая заполняемость оставшихся нерестилищ, и их площадь уже перестала быть лимитирующим фактором [Рубан и др. 2017].

Согласно приказу Госкомрыболовства РФ № 55 от 28.02.2000 г. коммерческий промысел белуги в Волго-Каспийском бассейне был запрещен. Аналогичная мера в отношении русского осетра и севрюги последовала в 2005 г. (Распоряжение Правительства РФ от 18.12.2004 г. № 1668р) [Рубан и др., 2015]. Однако эти запреты не дали положительного результата: численность популяций и величина промысловых запасов осетровых про-

должала снижаться. Причиной этого явилась невозможность компенсирования действия многих неблагоприятных факторов, в частности влияние гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. Его вселение значительно усилило отрицательную тенденцию сокращения численности промысловых видов рыб.

Гребневик *M. leidyi* впервые обнаружен в Каспийском море осенью 1999 г., куда он был случайно интродуцирован с балластными водами нефтяных танкеров [Ivanov et al., 2000]. Со второй половины сентября 1999 г. вид обнаруживался в туркменских водах [Шакирова, 2011]. Уже к 2001 г. его численность в Каспии превысила зарегистрированную в Чёрном море в 1989 г. [Shiganova et al., 2004]. *Mnemiopsis leidyi* относят к числу «экосистемных инженеров». Он уменьшает прозрачность воды, влияет на её гидрохимические параметры и содержание биогенов. Питаясь преимущественно веслоногими рачками, икрой рыб, их мальками и личинками, имеет потенциал для значительного воздействия на пелагические морские экосистемы. Вселение *M. leidyi* в новые моря при отсутствии конкурентов приводит к каскадным эффектам на всех трофических уровнях. Будучи эффективным хищником-планктофагом, гребневик в период сезонной экспансии резко сокращает биомассу зоопланктона, тем самым ухудшая условия нагула планктоноядных рыб (эффект top-down) и способствуя чрезмерному развитию фито- и бактериопланктона (эффект bottom-up) [Shiganova et al., 2004, Камакин и др., 2018; Shiganova et al., 2023].

Из этого краткого анализа можно заключить, что влияние *M. leidyi* через кормовую базу на динамику численности морских рыб-зоопланктофагов, бентофагов и осетровых может быть значительным. Это можно объяснить тем, что полупроходные рыбы-бентофаги (сазан (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758), вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlew, 1870), лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758)), являясь в основном конечным звеном нижнего трофического уровня, обитают в опресненных (5–8 PSU) мелководьях Северного Каспия, а также в устьевых зонах рек, питаются ракообразными (лещ) и моллюсками (вобла и сазан). Планктоноядные виды сельдевых

занимают следующий трофический уровень. Осетровые в значительной степени зависят от функционирования обеих этих групп: молодь питается ресурсами нижнего трофического уровня в Северном Каспии, а взрослые особи используют кормовую базу Среднего и Южного Каспия. С учётом вышеизложенного, мы полагаем, что дальнейшее сокращение численности промысловых видов рыб в значительной степени усиливалось под влиянием *M. leidyi*.

Ранее отечественные и зарубежные исследования в значительной степени касались вопросов изучения изменения биоразнообразия фитопланктона, зоопланктона и макробентоса в разных частях Каспийского моря после вселения гребневика [Roohi et al., 2010; Шакирова, 2011]. В предыдущих исследованиях также был проведён анализ на основе ограниченных данных мониторинга о влиянии вселенца *M. leidyi* на морские и анадромные виды рыб в период 1999–2016 гг. [Камакин и др. 2018; Камакин, Ходоревская, 2018]. Однако обобщающие оценки последствия влияния *M. leidyi* на динамику важнейших промысловых видов отсутствуют.

Цель работы – проанализировать и обобщить влияние вселенца *M. leidyi* на популяции важных промысловых видов рыб Каспийского моря.

Материалы и методы

Общая характеристика динамики численности и пространственного распространения промысловых видов рыб. Для анализа влияния *M. leidyi* на динамику промысловых видов рыб Каспийского моря в работе использовались комплексные мониторинговые данные, собранные и обработанные сотрудниками Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства за период с 1980 по 2024 г. Методические аспекты сбора и первичной обработки данных биоресурсов частично были опубликованы в обобщающих работах, посвящённых состоянию запасов промысловых видов рыб в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского бассейна [Инструкции по сбору..., 2011; Барабанов и др., 2024]. В данной работе для анализа использованы мониторинговые

данные на примере девяти морских и анадромных видов: трёх видов рыб-зоопланктофагов, трёх видов бентофагов и трёх видов осетровых [Барабанов и др., 2024].

Каспийские кильки (рыбы-зоопланктофаги) представлены тремя эндемичными видами, различающимися по образу жизни и пространственному распространению: анчоусовидная (*Clupeonella engrauliformis* Borodin, 1904), большеглазая (*Clupeonella grimmi* Kessler, 1877) и обыкновенная килька (*Clupeonella cultriventris caspia* (Svetovidov, 1941)). Анчоусовидная килька придерживается зон круговых течений Среднего и Южного Каспия и обитает в пелагиали на глубинах более 20 м в диапазоне температуры воды от 4.6 до 28°C и солёности от 8 до 14 PSU [Воронина и др., 2011; Устарбекова, 2014; Разинков и др., 2020]. Большеглазая килька также придерживается зон круговых течений Среднего и Южного Каспия, но обитает в пелагиали на глубинах от 80 до 400 м. Выносит колебания температуры воды от 4.0 до 26.4°C и солёности от 11 до 14 PSU [Промысловые рыбы России, 2016]. Обыкновенная килька – эвригалинный вид, обитает в Северном, Среднем и Южном Каспии на глубинах менее 100 м, заходит в воды Волги, Урала, Терека, встречается как в пресной воде, так и воде с солёностью до 36 PSU [Елизаренко и др., 2012]. Существуют два относительно репродуктивно изолированных стада обыкновенной кильки – северокаспийское и южнокаспийское [Асейнова, 2011].

Бентосоядные рыбы представлены тремя видами: вобла, лещ и сазан, распространёнными в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского бассейна в период 2000–2020 гг. [Барабанов и др., 2024]. Этот район подразделяется на четыре рыбохозяйственных подрайона: Волго-Каспийский и Северо-Каспийский (Астраханская область), Северо-Западный и часть Северо-Каспийского (Республика Калмыкия) и Терско-Каспийский (побережье Дагестана и внутренние водоёмы). Вобла обитает в солоноватых прибрежных водах Северного и Северо-Западного Каспия и заходит на нерест в реки. Лещ – полупроходная рыба, обитающая в слабосоленоватых и пресных водах. Сазан в Каспии

обитает в солоновато-водных участках моря на глубине от 4.5 до 10–30 м и солёностью 3.1–10.7 PSU. Из приведённого описания и карты сезонных изменений важных переменных среды Каспийского моря в современных климатических условиях (см. рис. П1) следует, что вобла и лещ в основном обитают в Северном Каспии, а сазан – в Северном и Среднем Каспии.

Данные по динамике нерестовых запасов осетровых рыб (севрюги, русского осетра и белуги) после вселения *M. leidy* в Каспийское море получены из литературных источников [Ходоревская и др., 2007; Сафаралиев, 2012; Сафаралиев и др., 2013, 2019] и обобщающих работ, которые частично были опубликованы ранее [Барабанов и др., 2024]. Осетровые в Каспийском море осуществляют сезонные горизонтальные и вертикальные миграции. Горизонтальные миграции направлены весной с юга на север, а в конце лета и осенью – с севера на юг. Вертикальные миграции наблюдаются весной с глубин на мелководную прибрежную зону моря, а в конце лета и осенью, наоборот, из прибрежья в места с большими глубинами [Ходоревская и др., 2007].

Методы анализа динамики численности рыб. Для оценки тренда динамики запасов промысловых рыб после вселения *M. leidy* мы рассчитали темпы снижения запасов с помощью геометрического среднего λ , вычисленного с использованием следующих отношений

$$\lambda_1 = N_2/N_1; \lambda_2 = N_3/N_2, \dots; \lambda_t = N_{t+1}/N_t$$

В данном случае

$$\lambda = (\lambda_1 * \lambda_2 * \dots * \lambda_t)^{(1/t)} = (N_{t+1}/N_1)^{(1/t)},$$

где N_t – запас конкретного вида рыб в момент времени t .

Удобство использования λ заключается в том, что эта мера позволяет легко интерпретировать скорость снижения запасов для заданного периода времени и проводить сравнительный анализ темпов изменений запасов между разными видами рыб.

Мы рассчитали эти значения для разных видов и периодов для того, чтобы оценить основные тенденции снижения и увеличения запасов. Если $\lambda < 1$ подразумевает сокращение численности вида, $\lambda = 1$ – означает стабиль-

ную динамику в данном временном интервале, в противном случае $\lambda > 1$ – подразумевает рост численности. Кроме этого параметра также были использованы модели однофакторного дисперсионного анализа (GLM-ANOVA) с фиксированными эффектами для оценки различия запасов в разные периоды. Сравнение средних значений в рамках GLM-ANOVA проводилось с использованием теста Тьюки ($P < 0.05$). Все данные были логарифмически преобразованы перед анализами для достижения нормальности остатков и гомоскедастичности дисперсии. Хотя тест Тьюки достаточно устойчив к незначительным отклонениям от нормальности, он чувствителен к неоднородности дисперсии. Поэтому в случаях неоднородности мы использовали тест Тьюки с аппроксимацией Уэлча [Zar, 2010]. Статистический анализ и визуализация результатов выполнялись в среде RStudio 2023.09.0 с использованием языка R [Posit team, 2023].

Для выявления сопряжённого изменения запасов килек и осетровых мы использовали универсальную меру связи или зависимости, которая не делает предположений о природе возможной связи между нашими последовательностями численности рыб. Один из подходящих методов для решения этих задач является коэффициент зависимости Хёфдинга D [Hoeffding, 1948], который предлагает уникальный способ количественной оценки зависимости между двумя последовательностями. Этот метод оценивает статистику на основе разницы между наблюдаемым «совместным распределением» рангов и тем, что ожидалось бы, если бы две последовательности были независимы. Эта мера оценивает, отклоняется ли наблюдаемое совместное распределение рангов от того, что можно было бы ожидать, если бы последовательности были независимы. Если между последовательностями существует зависимость, наблюдаемое совместное распределение будет отличаться, указывая на то, что ранги в одной последовательности систематически связаны с рангами в другой. Коэффициент Хёфдинга D количественно оценивает это различие с помощью меры зависимости между последовательностями. Такая мера варьирует от -0.5 до 1 , где -0.5 указывает на независимость

сравниваемых последовательностей, а значения, близкие к 1 , – на сильную зависимость между ними.

Результаты

Анализ динамики запасов килек в Каспийском море после вселения *M. leidy*. Оценка влияния вселенца *M. leidy* на динамику численности рыб-зоопланктофагов проведена на основе данных общих запасов килек в Каспийском море (рис. 1). Из этих оценок видно, что весь период наблюдений (1980–2024 гг.) можно разделить на два интервала: 1980–2000 и 2001–2024 гг., где в течение второго периода наблюдается резкое снижение запасов двух видов после вселения *M. leidy*. Если в первый период средний годовой запас анчоусовидной кильки оставлял 944 ± 29 тыс. т, то во втором периоде запас снизился в 4 раза и составил 216 ± 14 тыс. т ($F = 521.7$; $P < 0.01$). Средний годовой запас большеглазой кильки сократился ещё сильнее: с 232 ± 21 тыс. т в первый период до 5 ± 0.9 тыс. т во второй, т.е. в 46 раз ($F = 119$, $P < 0.01$). В то же время запас обыкновенной кильки, наоборот, увеличился, т.е. если в первый период средний годовой запас составлял 432 ± 18 тыс. т, то во втором периоде уже 633 ± 32 тыс. т ($F = 26.3$; $P < 0.01$). В данном случае наблюдается увеличение запаса вида в 1.5 раза. Важно отметить, что влияние *M. leidy* в период 2001–2024 гг. в Среднем и Южном Каспии на анчоусовидную и большеглазую кильку, которые в основном обитали в пелагиали в этих частях Каспийского моря, следует из рис. П2. На рисунке видно, что круглогодично в этих частях Каспийского моря имеются обширные районы для максимального и минимального размножения и существования *M. leidy*, что проявляется пищевой конкуренцией между данными видами и гребневиком.

В целом суммарный запас всех трёх видов килек в первый период составлял 1608 ± 35 тыс. т, а во второй – 854 ± 34 тыс. т ($F = 21.8$, $P < 0.01$). В терминах метрики λ можно заметить, что снижение запаса анчоусовидной кильки справедливо как для первого периода 1980–2000 гг. ($\lambda = 0.988$), так и для второго периода 2001–2024 гг. ($\lambda = 0.948$). Из этих оценок следует, что если для первого пе-

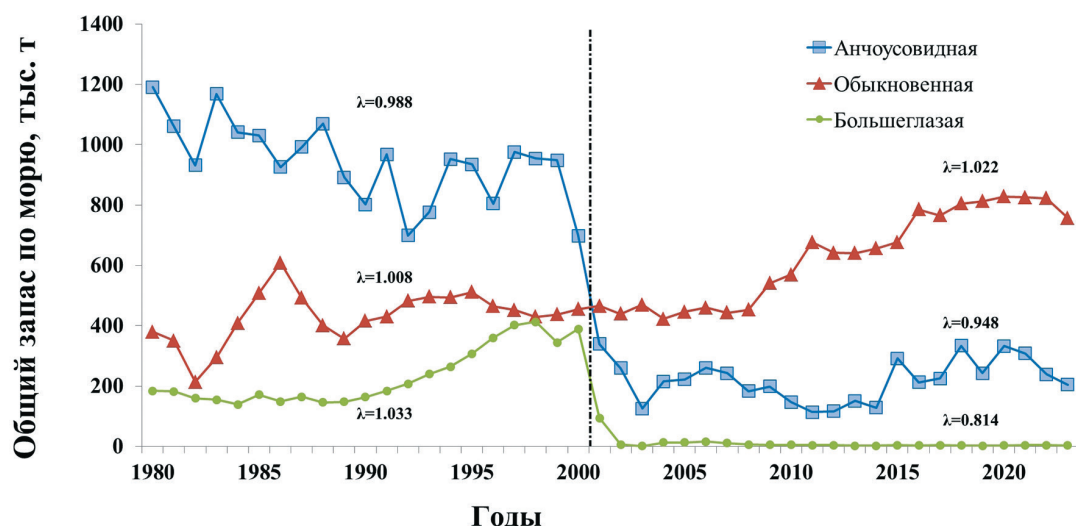


Рис. 1. Динамика общих запасов кильки после вселения *M. leidy* в Каспийское море.

риода среднее ежегодное сокращение запаса анчоусовидной кильки составляло 1.18%, то для второго периода – 5.2%.

Для обыкновенной кильки отмечался ежегодный рост запасов: $\lambda = 1.008$ (0.8%) в 1980–2000 гг. и $\lambda = 1.022$ (2.23%) в 2001–2024 гг. У большеглазой кильки тенденция изменилась: в первом периоде рост ($\lambda = 1.033$; +3.34%), а во втором — резкое сокращение ($\lambda = 0.814$; –18.5%).

Анализ динамики рыб-бентофагов после вселения *M. leidy*. Основные тенденции изменения запасов рыб-бентофагов в Северном и Среднем Каспии после вселения *M. leidy* представлены на рис. 2. Основные периоды (апрель–июнь, июль–сентябрь, октябрь–ноябрь) влияния *M. leidy* на рыб-бентофагов представлены на рис. П2. Согласно этим картам, многие районы Северного Каспия весной (апреле–июне) и осенью (октябре–ноябре) становились пригодными для существования гребневика (категория 4, рис. П2, В). Более того, в самые тёплые месяцы (июль–сентябрь) наиболее интенсивно *M. leidy* мог размножаться в значительной части Северного Каспия (категория 6, рис. П2, С). Следовательно, влияние *M. leidy* на воблу и леща через кормовые ресурсы в значительной части Северного Каспия происходило все сезоны года, за исключением зимнего. В отличие от этих видов, потенциальное влияние *M. leidy* на сазана через кормовые ресурсы в Среднем Каспии происходило в круглый год.

Из оценок запасов рыб-бентофагов видно (см. рис. 2), что весь исследуемый период 2000–2020 гг. также можно разделить на два интервала, включая 2000–2010 и 2011–2020 гг., где в течение второго периода наблюдалась стабилизация и умеренный рост промысловых запасов ($\lambda > 1$). Если в первый период средний годовой промысловый запас леща составлял 64.1 ± 2 тыс. т, то во втором периоде промысловый годовой запас снизился на 17% и составил 52.9 ± 2 тыс. т ($F = 15.7$; $P < 0.01$). Среднегодовое снижение в первом периоде составляло 1.9%, тогда как во втором — произошёл рост на 0.3%, что свидетельствовало о медленном восстановлении запаса.

Для воблы ежегодное среднее снижение промыслового запаса в первом периоде было более выраженным, чем для леща, – 2.9% в год (см. рис. 2). Если в первый период средний годовой промысловый запас воблы составлял 45.4 ± 2.3 тыс. т, то во втором периоде запас сократился на 17% и составил 25.9 ± 2.2 тыс. т ($F = 36.9$; $P < 0.01$). Рост годового промыслового запаса воблы в 2010–2020 гг. составил 0.8%, что незначительно больше, чем у леща (0.3%). В отличие от других бентофагов, годовой промысловый запас сазана был меньше как в первый период (17.1 ± 0.7 тыс. т), так и во второй (15.3 ± 0.7 тыс. т) и остался статистически неизменным в течение всего периода мониторинга ($F = 3.2$; $P = 0.09$). Однако изменение λ показывает, что если в первом периоде был ежегодный спад промыслового запаса (–4%), то во втором периоде наступила стабилизация ($\lambda \approx 1$).

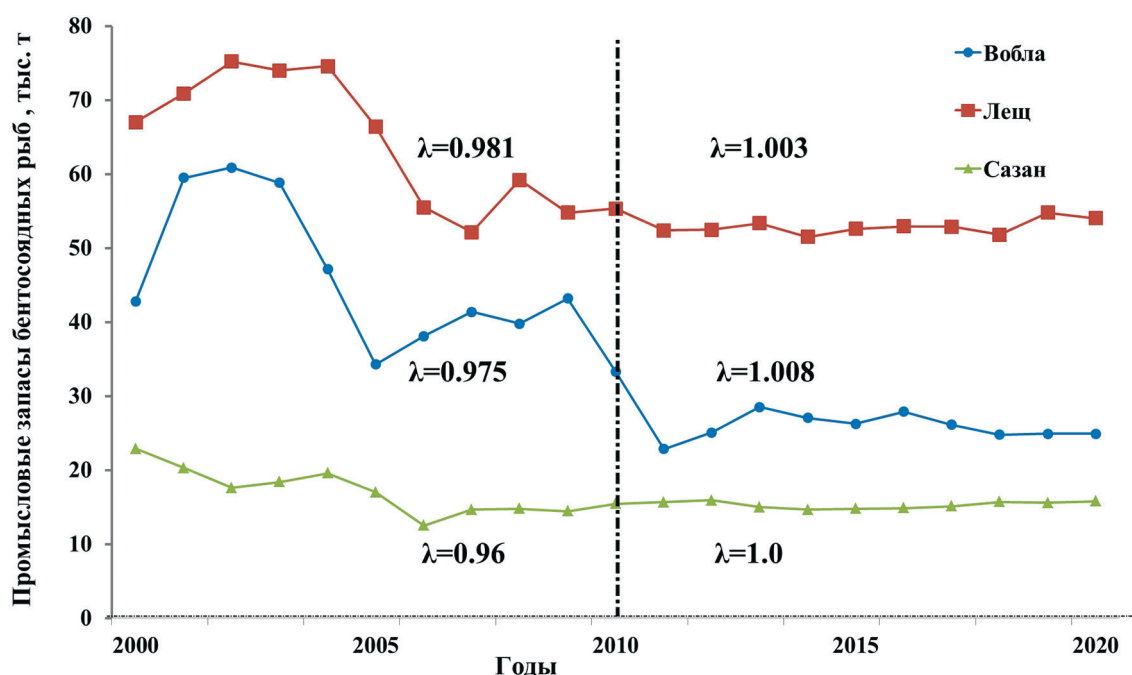


Рис. 2. Динамика запасов рыб-бенитофагов в Северном и Среднем Каспии после вселения *M. leidyi*.

Анализ динамики осетровых в Каспийском море после вселения *M. leidyi*. На рис. 3 видно, что с начала широкого распространения *M. leidyi* в Каспийском море стало наблюдаться резкое снижение нерестовых запасов осетровых видов рыб. Мониторинговые данные показали, что у белуги среднее уменьшение запасов за весь исследуемый период составляло 2% ($\lambda = 0.98$). При этом нерестовой запас не отличался между периодами: 0.15 ± 0.01 тыс. т (2000–2010 гг.) и 0.18 ± 0.01 тыс. т (2011–2020 гг.) ($F = 3.4$, $P = 0.08$). Ежегодные средние потери нерестового запаса белуги за весь исследуемый период составляли 2% (см. рис. 3).

Для русского осетра и севрюги также наблюдалось значительное ежегодное снижение нерестовых запасов за весь период исследования на 7% ($\lambda = 0.93$), 24% ($\lambda = 0.76$) соответственно.

Ежегодные потери нерестового запаса русского осетра увеличились с 3% ($\lambda = 0.97$) в первом периоде (2000–2010 гг.) до 11% ($\lambda = 0.89$) во втором периоде (рис. 3). При этом средний нерестовой запас уменьшился с 1.6 ± 3.4 тыс. т в первом периоде до 0.69 ± 0.09 тыс. т во втором, что является статистически значимым снижением ($F = 50$, $P \ll 0.01$).

Ежегодное сокращение нерестового запаса севрюги увеличилось с 2% ($\lambda = 0.98$) в

первом периоде до 19% ($\lambda = 0.81$) во втором (рис. 3). На рисунке видно, что средний годовой нерестовой запас севрюги уменьшился с 0.77 ± 0.04 тыс. т в первый период до 0.25 ± 0.04 тыс. т ($F = 99.7$, $P \ll 0.01$) во второй.

Результаты непараметрического анализа сопряженности (метрика Хёфдинга D , $CorD$) представлены далее в таблице. Полученные оценки мер связи ($CorD$), 95% доверительных интервалов ($Cint$) и уровней значимости (P -val) наглядно показывают, что имеются значимые связи между осетровыми и кильками. Наибольшая связь установлена между русским осетром и обыкновенной килькой ($CorD = 0.78$), а наименьшая – между русским осетром и анчоусовидной килькой ($CorD = 0.46$). Наибольшая связь у белуги наблюдается с обыкновенной килькой ($CorD = 0.74$). Для севрюги наибольшая связь наблюдается также с обыкновенной килькой ($CorD = 0.66$).

Если предположить, что связь между данными осетровых и килек не случайна, то установленные связи могут быть интерпретированы как мера предпочтения осетровыми разных кормовых ресурсов. Для белуги кормовые ресурсы можно ранжировать следующим образом: обыкновенная килька ($CorD = 0.74$) $\gg$ большеглазая килька ($CorD = 0.68$) $\gg$ анчоусовидная килька ($CorD = 0.54$). Для русского осетра наблюдается такой же по-

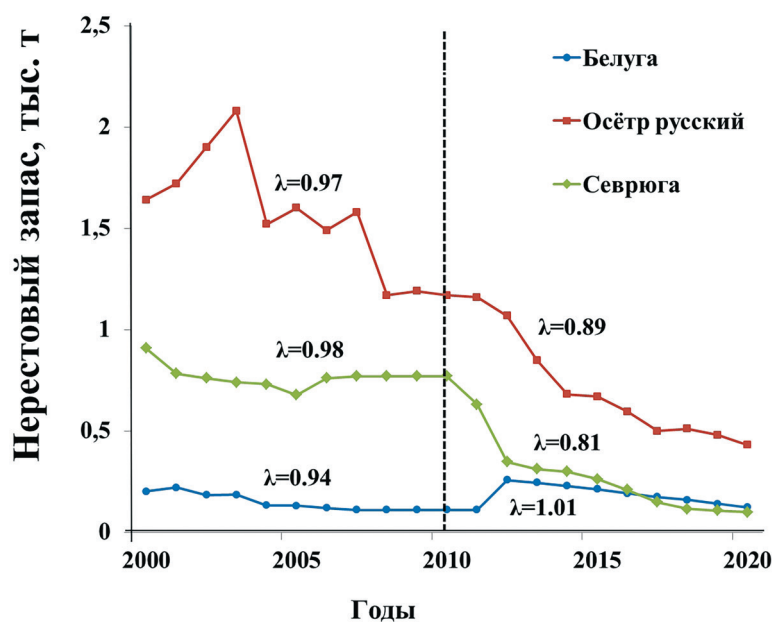


Рис. 3. Динамика нерестового запаса осетровых рыб после вселения *M. leidy* в Каспийском море.

Таблица. Сопряжённые изменения показателей промысловых запасов килек и осетровых в период 2000–2020 гг.

Кормовые рыбы (кильки)	Белуга			Осётр русский			Севрюга		
	CorD	P-val	Cint	CorD	P-val	Cint	CorD	P-val	Cint
Анчоусовидная	0.54	0.03	0.23–0.79	0.46	0.05	0.21–0.82	0.51	0.05	0.22–0.74
Обыкновенная	0.74	0.01	0.61–0.85	0.78	0.01	0.67–0.85	0.66	0.01	0.33–0.85
Большеглазая	0.68	0.01	0.43–0.83	0.6	0.01	0.34–0.73	0.61	<0.01	0.40–0.72
Все виды	0.46	0.05	0.34–0.91	0.46	0.05	0.15–0.52	0.38	0.07	0.04–0.42

рядок предпочтения: обыкновенная килька (CorD = 0.78) >> большеглазая килька (CorD = 0.6) >> анчоусовидная килька (CorD = 0.46). Для севрюги порядок предпочтения также не отличается от других видов осетровых: обыкновенная килька (CorD = 0.66) >> большеглазая килька (CorD = 0.61) >> анчоусовидная килька (CorD = 0.51).

Обсуждение

Влияние *M. leidy* на морских рыб-зоопланктофагов. Негативное воздействие *M. leidy* сказалось в первую очередь на двух видах рыб-зоопланктофагов, особенно на эндемичной большеглазой кильке (рис. 1). Данные мониторинга показали, что после вселения гребневика промысловый запас большеглазой кильки снизился в 46 раз. Это негативное влияние ранее было описано в литературе [Аббаси и др., 2004; Адели и др., 2004; Камакин и др., 2018]. В этих работах отмечается, что гребневик является основным пищевым конкурентом для каспийских килек и некоторых видов нехищных сельдей.

Широкое распространение такого активного зоопланктофага, как *M. leidy* с момента вселения привело к тому, что из состава зоопланктонного сообщества в Среднем и Южном Каспии стали исчезать такие эндемики моря, как *Eurytemora grimmeri* (G.O. Sars, 1897) и *Eurytemora minor* (Behning, 1938) [Полянинова и др., 2003]. Изменения привели к тому, что этот вселенец, кроме пищевой конкуренции, оказывал прямое влияние, питаясь пелагической икрой и личинками указанных видов рыб. Не вызывает сомнений, что это привело к уменьшению запасов рыб-зоопланктофагов, особенно в Среднем и Южном Каспии, где *M. leidy* осуществляет своё трофическое воздействие на протяжении всего года (см. рис. П2). Поскольку анчоусовидная и большеглазая кильки придерживаются зон круговых течений Среднего и Южного Каспия и обитают в пелагиали на глубинах от 20 до 400 м, в этих частях Каспийского моря максимально проявляется пищевая конкуренция между данными видами и *M. leidy*. Кроме того, важно отметить, что зимняя гомотер-

мия (в период декабрь–март), наблюдаемая в глубоководной части моря [Камакин, Зайцев, 2012], приводит к равномерному вертикальному распределению *M. leidy* до глубины около 100 м. Причём в Южном Каспии гребневик проникает до слоёв с температурой до 7.4 °С, а в Среднем Каспии – до 5.3 °С [Ходоревская и др., 2007]. Поскольку глубины более 80 м являются характерным биотопом для большеглазой кильки, значит, в этот период на указанных глубинах у *M. leidy* пищевая конкуренция с данным видом проявляется максимально [Камакин и др., 2010, 2018].

В целом считается, что сокращение запасов эндемичных видов килек в течение последних десятилетий в значительной степени связано со многими сопряженными факторами. Среди них, по мнению многих авторов, наиболее важными являются чрезмерный вылов рыбы, сейсмическая активность и вторжение инвазионного вида *M. leidy* [Daskalov, Mamedov, 2007; Разинков и др., 2021]. Например, данные о землетрясениях показывают, что в первом квартале 2001 г. вследствие сейсмического моретрясения в районе банки Апшеронская и выбросов токсичных газов произошла массовая гибель рыб [Катунин и др., 2001], а в апреле и мае 2001 г. зарегистрирована гибель рыб в Среднем и Южном Каспии в количестве 166 тыс. т [Седов и др., 2002].

Таким образом, с 2000 г. под воздействием сейсмических процессов и инвазии *M. leidy* произошло резкое и выраженное сокращение запасов ряда эндемичных видов. Причём влияние *M. leidy* на рыб осуществляется как напрямую через поедание икры и личинок, так и опосредованно – через пищевую конкуренцию. Численность указанных эндемичных видов до настоящего времени всё ещё не может восстановиться, что, вероятно, связано с массовым развитием гребневика. Несмотря на существенное снижение запасов двух видов, обыкновенная килька вследствие своей экологической пластичности и способности заселять всю акваторию Каспийского моря в меньшей степени подвержена отрицательному воздействию гребневика *M. leidy*. Мониторинговые данные показывают, что вид сохранил своё воспроизводство и ресурсный

потенциал для продолжения роста численности (рис. 1).

Влияние *M. leidy* на морских рыб-бентофагов. В отличие от анчоусовидной и большеглазой килек, влияние *M. leidy* на динамику численности рыб-бентофагов выражено менее наглядно. Однако, учитывая, что в период с 1999 по 2009 г. наблюдался резкий рост численности популяции *M. leidy* в Каспийском море (в 235–385 раз) [Камакин и др., 2010], наличие значительных пригодных территорий существования и размножения *M. leidy* во все сезоны, за исключением зимы (декабрь–март) в Среднем и Южном Каспии (рис. П2), не могло не отразиться на других звеньях трофической пирамиды экосистемы. По нашему мнению, значительное снижение запасов воблы и леща в 2000–2010 гг. (рис. 2) напрямую связано с резким ростом численности *M. leidy* в Каспии, включая северную часть моря. В последующее десятилетие (2011–2020 гг.), после пика численности гребневика, запасы леща и воблы начали стабилизироваться, оставаясь на низком уровне (рис. 2). Из рисунка следует, что годовой запас леща в период 2010–2020 гг. стабилизировался на более высоком уровне (52.9 ± 2 тыс. т), чем у воблы (25.9 ± 2.2 тыс. т). Данное различие, по-видимому, обусловлено особенностями пищевых стратегий этих видов, что подтверждается данными детального анализа их пищевых взаимоотношений [Сокольский, 2024]. В этой работе отмечается, что в Северном Каспии вобла и лещ конкурируют за одинаковую кормовую базу. При этом отмечается, что вобла характеризуется меньшей активностью, но большей экологической пластичностью, тогда как лещ, напротив, более активен, но менее пластичен. С учётом этих различий можно предположить, что в условиях ограниченного пищевого ресурса лещ вытесняет воблу с традиционных участков нагула, тем самым снижая её численность. Таким образом, для увеличения запаса воблы необходимо повысить вылов леща, что даст возможность на той же кормовой базе увеличить запасы воблы Северного Каспия [Шорыгин, 1952].

Наш сравнительный анализ динамики запаса сазана показал, что средний годовой запас этого вида в периоды 2000–2010 гг. (пе-

риод резкого роста численности *M. leidy*) и 2011–2020 гг. статистически значимо не различался. Исходя из этого мы полагаем, что снижение запасов сазана в последние годы связано с иными факторами. В литературе широко обсуждается, что это может быть связано в значительной степени с низкой эффективностью естественного воспроизводства вида из-за потери основных нерестовых, зимовальных и нагульных площадей и малой водности крупных рек (Волга, Урал, Терек, Кура и др.) [Бархалов и др., 2014; Туменов и др., 2020; Барабанов и др., 2024]. Кроме того, высокий неучтенный вылов и чрезмерное изъятие производителей негативно отражаются на величине промыслового запаса сазана, который в настоящее время формируется в основном малочисленными и близкими к средней численности поколениями. Например, в литературе отмечается, что передислокация стока р. Терек в Средний Каспий через канал «Прорезь» негативно отразилась на численности сазана, поскольку привела к утрате основных нерестовых, зимовальных и нагульных площадей [Бархалов и др., 2014]. Потеря постоянной гидрологической связи р. Терек с Северным Каспием в результате заиления и размыва Кубякинского банка нарушила миграционные пути производителей и молоди. В другом исследовании, проведенном в 2019 г., показано, что из-за снижения водности р. Урал карповые рыбы, а именно сазан, не имели возможности для нереста в поймах и заливных лугах реки. Отлов производителей для нужд искусственного воспроизводства показал, что нерестовая часть популяции сазана на тот момент состояла из особей в возрасте от 5 до 12 лет [Туменов и др., 2020].

Влияние *M. leidy* на осетровых. Поскольку под воздействием *M. leidy* происходят существенные изменения трофических условий обитания молоди и взрослых особей осетровых, то при таком длительном периоде их жизни в морской среде эти процессы не могут не влиять на изменения трофических связей, оказывающих существенное воздействие на рост и половое созревание этих видов. Данные мониторинга показывают, что после 2000 г., с началом широкого распространения *M. leidy*, наблю-

дается постепенное ежегодное уменьшение запасов осетровых. Ранее проведенные модельные исследования показали, что трофические взаимоотношения русского осетра с азово-черноморскими вселенцами из различных таксономических групп (Annelida, Mollusca и Crustacea), например в Северном Каспии, довольно тесно отражаются в их пространственном распределении. Роль чужеродных ракообразных, моллюсков и кольчатых червей в питании севрюги в Северном Каспии в летний период ранее также была показана в специальных исследованиях [Сафаралиев и др., 2013, 2019]. Вместе с тем, начиная с 2000 г., отмечается устойчивая тенденция к сокращению биомассы зообентоса, включая двустворчатых моллюсков и многощетинковых червей. Так, полевые наблюдения в восточной части шельфа Южного Каспия показали, что двустворчатый моллюск рода *Mytilaster*, ранее присутствовавший в значительных количествах (до 52 г/м²), уже к 2002 г. полностью исчез из проб [Полянинова и др., 2003]. Отмечено, что в Северном Каспии потребление двустворчатых моллюсков русским осетром сократилось в среднем в 8–10 раз, а потребление обыкновенной кильки таким хищником, как белуга, – более чем в 12 раз [Полянинова и др., 2003; Молодцова, Полянинова, 2006, 2009; Камакин и др., 2018]. Согласно литературным данным, начиная с 1999 г. наблюдается уменьшение потребления русским осетром и севрюгой моллюсков рода *Mytilaster* и каспийских килек – анчусовидной, обыкновенной и большеглазой [Камакин и др., 2018]. Известно, что до вселения *M. leidy* в Среднем и Южном Каспии каспийские кильки играли важную роль в питании осетровых, составляя до 40% рациона. Причём вне зависимости от сезона высокое содержание килек постоянно наблюдалось в питании русского осетра и севрюги в зимний и весенний периоды (20–40%) [Сафаралиев, 2012; Тихонова, 2014]. Это утверждение дополнительно подтверждается данными многолетней динамики (1988–1998 гг.) [Камакин и др., 2018]. Результаты анализа показали, что доля каспийских килек в рационе русского осетра и севрюги (%)

от массы пищевого комка) в летний период составляли 65 и 40% соответственно. Однако содержание каспийских килек в летнем рационе русского осетра, например в российской части акватории Северного Каспия, в 2003–2007 гг. составляло в среднем 4.5%, а в 2008–2012 гг. – 3.7% [Камакин и др., 2018]. На рис. 3 видно, что интенсивный рост популяций *M. leidy* в 2000–2010 гг. существенно оказал влияние на динамику нерестовых запасов белуги ($\lambda = 0.94$), русского осетра ($\lambda = 0.97$) и севрюги ($\lambda = 0.98$), т.е. в этот период ежегодные средние потери запаса видов составляли 6, 3, 2% соответственно. В период 2011–2020 гг. наблюдается дальнейшее снижение нерестовых запасов севрюги и русского осетра и стабилизация падения белуги на достаточно низком уровне запаса.

Важно отметить, что хотя при проведении сопряженного анализа изменения численности килек и осетровых мы использовали ограниченный набор данных, охватывающий период после вселения гребневика, тем не менее оценки показали на нулевые связи между видами по коэффициенту Хёфдинга D. Это означает что, несмотря на резкое сокращение численности двух видов килек, они продолжают играть определённую роль в питании осетровых. При этом наиболее выраженные связи отмечены между осетровыми и обыкновенной килькой, которая сохраняет доминирующее положение по численности. Наш анализ показал, что после широкого распространения в Каспийском море вселенца – гребневика *M. leidy* наблюдалась тенденция к резкому снижению численности и промысловых запасов осетровых (см. рис. 3). Кроме того, следует отметить, что после массовой гибели анчоусовидной и большеглазой кильки в 2001 г. восстановление их численности при продолжающемся воздействии со стороны *M. leidy* происходит крайне медленно (см. рис. 1).

Из приведённого анализа можно заключить, что постепенное падение промысловых запасов осетровых в 2000–2020 гг. вызвано синергией разных факторов, включая: сокращение доли каспийских килек в рационе питания; потерю нерестовых площадей; нелегальный промысел; снижение численности

зрелой части популяции; ограниченный доступ производителей к местам нереста вследствие изъятия их по пути миграции; снижение качества производителей; сокращение объёмов естественного размножения; невысокую эффективность искусственного выращивания [Иванов, 2001; Ходоревская и др., 2007]. Например, известно, что в предыдущие годы в результате зарегулирования русла р. Волга было потеряно 99% нерестовых площадей белуги, 80% нерестовых площадей осетра и 45% нерестовых площадей севрюги [Барабанов и др., 2024].

Заключение

Анализ многолетних данных мониторинга наглядно показывает, что за последние два десятилетия XXI века ряд ключевых видов рыб утратил своё промысловое значение. Негативное воздействие гребневика *M. leidy* наиболее отчётливо отразилось на рыбах-зоопланктофагах – большеглазой и анчоусовидной кильке, что обусловлено пищевой конкуренцией между этими видами и гребневиком *M. leidy* в Среднем и Южном Каспии. Результаты подтвердили, что резкое снижение нерестовых запасов рыб-бентофагов (воблы и леща) совпадает с периодом (2000–2010 гг.) интенсивного роста численности *M. leidy* в Каспии. В последующее десятилетие (2011–2020 гг.) наблюдается стабилизация запасов этих видов с незначительной тенденцией к росту. В целом результаты анализа позволяют утверждать, что восстановление этих видов рыб зависит от эффективности их естественного воспроизводства, которое определяется гидрологическим режимом крупных впадающих рек – Волга, Урал, Терек и Кура, а также площадью доступных нерестовых, зимовальных и нагульных районов. Вместе с тем наши оценки указывают, что устойчивая численность популяций осетровых Каспийского моря может поддерживаться исключительно за счёт эффективного искусственного воспроизводства с учётом минимизации влияния *M. leidy* и ряда других мероприятий, включающих: усиление контроля за сохранением осетровых на местах их нагула, зимовках и миграционных путях; создание условий для

восстановления заброшенных нерестилищ и размножения производителей в местах сохранившихся естественных нерестилищ; осуществление постоянного выпуска в море жизнестойкой молоди от промышленного воспроизводства в достаточном количестве; минимизацию нелегального вылова.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН «Экология и биоразнообразие водных сообществ (№ АААА-А18-118042490059-5)» и «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования (№ FFER-2024-0022)».

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

- Аббаси К., Адели Ю., Сабкьяра Д. Изучение численности и некоторых биологических характеристик пузанков на иранском побережье Каспийского моря в 2002–2003 гг. // Тезисы докладов IX Всероссийской конференции по проблемам рыбного промысла и прогнозирования, 19–21 октября 2004 г., г. Мурманск. Мурманск: ПИНРО, 2004. С. 18–20.
- Адели Ю., Аббаси К., Ганинежад Д. Изучение улова и размерно-массовой структуры пузанков на иранском побережье Каспийского моря // Тезисы докладов IX Всероссийской конференции по проблемам ры-

Приложение

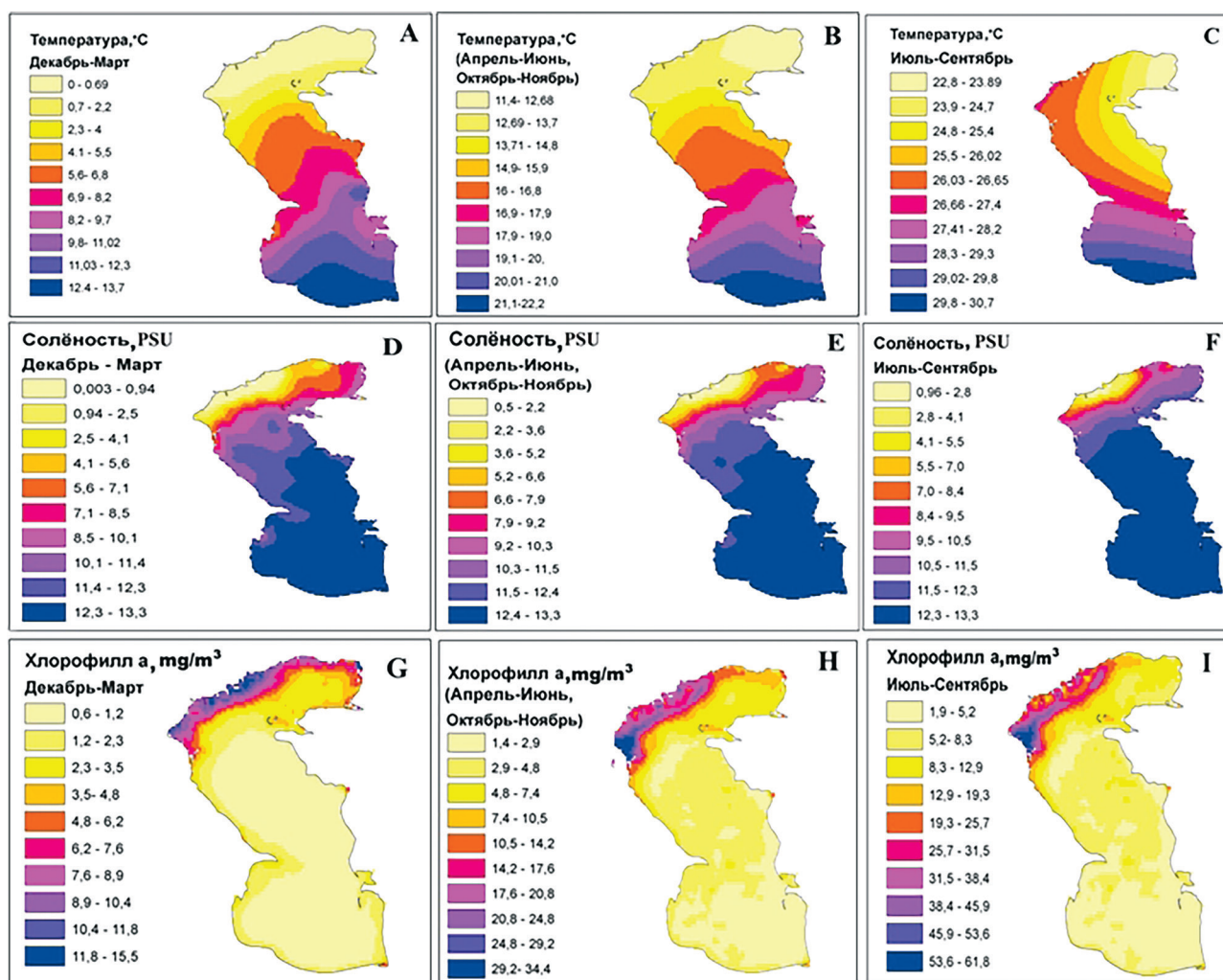


Рис. П1. Карты сезонных изменений ключевых переменных среды в Каспийском море в условиях текущего климата, построенные на основе работы [Matteo et al., 2020].

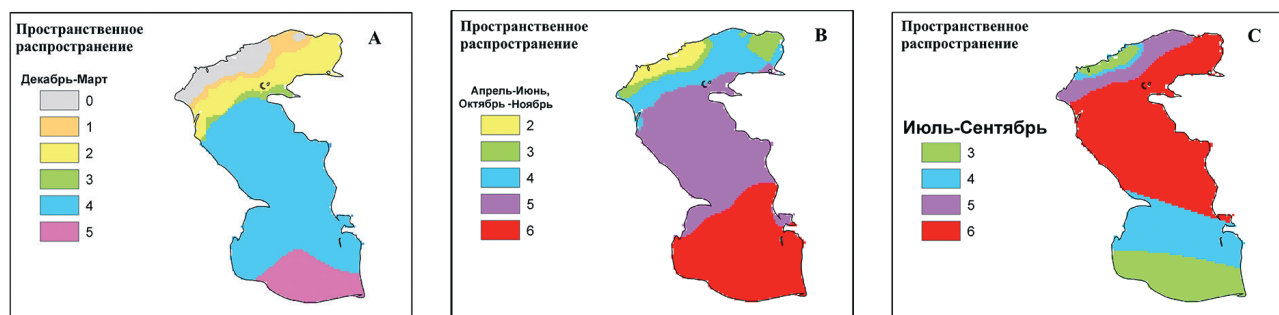


Рис. П2. Карты потенциальных пригодных местообитаний *M. leidyi* в Каспийском море в условиях текущего климата; цифрами обозначены районы: неподходящие для обитания (0, 1, 2, 3); пригодные для выживания (4); размножения (5) и интенсивного размножения (6). Эти карты опубликованы в работе [Петросян и др., 2025].

- бопромыслового прогнозирования, 19–21 октября 2004 г., г. Мурманск. Мурманск: ПИНРО, 2004. 22–23.
- Асейнова А.А. Биологические основы формирования численности обыкновенной кильки в современных условиях Каспия // в сб.: Современное состояние биоресурсов внутренних вод. Мат. докладов I Всероссийской конференции с международным участием: в 2 т. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2011. С. 35–41.
- Барабанов В.В., Белоголова Л.А. История и современное состояние исследований воблы на Каспии // Рыбное хозяйство. 2018. № 2. С. 45–50.
- Барабанов В.В., Власенко С.А., Разинков В.П., Лепилина И.Н., Левашина Н.В., Фомин С.С., Васильченко О.М., Никитин Э.В., Муханова Р.С., Ткач В.Н., Коноплева И.В., Войнова Т.В., Чакалтана-Сепульведа Д.А., Шипулин С.В., Клюкина Е.А., Леонтьев С.Ю. Итоги рыболовства и исследований состояния запасов промысловых видов рыб в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна в период 2000–2020 гг. // Труды ВНИРО. 2024. 195 (1). С. 45–60. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2024-195-45-60>
- Бархалов Р.М., Мустафаев А.Р., Шихшабеков М.М. Экологические особенности воспроизводства сазана в Терско-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне // Вестник Дагестанского государственного университета. 2014. 6. С. 93–98.
- Власенко А.Д. Влияние водности р. Волги на урожай севрюги // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоёмах СССР. М.: Наука, 1979а. С. 122–130.
- Власенко А.Д. Оценка величины пополнения запасов волжского осетра за счёт естественного воспроизводства // Осетровое хозяйство в водоёмах СССР. Астрахань: ЦНИОРХ, 1979б. С. 38–40.
- Власенко А.Д., Власенко С.А. Современное состояние и основные проблемы восстановления рыбных ресурсов Волго-Каспийского бассейна // Вопросы рыболовства. 2012. 13. № 4 (52). С. 719–735.
- Воронина Е.А., Рылина О.Н., Карыгина Н.В., Попова Э.С. Экологические и эпизоотические аспекты оценки состояния анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis*) в Каспийском море // Известия Са-марского научного центра Российской академии наук. 2011. 13. 15. С. 1064–1067.
- Елизаренко М.М., Сокольский А.Ф., Абдурахманов Г.М. Биология, экология и трофология обыкновенной кильки *Clupeonella delicatula* Caspia Svetov // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 80–87.
- Иванов В.П. Основные пути сохранения и использования биологических ресурсов Каспийского моря // в кн.: Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 8–24.
- Иванов В.П., Мажник А.Ю. Рыбное хозяйство Каспийского бассейна. М.: Рыбное хозяйство, 1997. 40 с.
- Инструкции по сбору и первичной обработке материалов водных биоресурсов Каспийского бассейна и среды их обитания / под ред. Г.А. Судакова. Астрахань: КаспНИРХ, 2011. 193 с.
- Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. 5 (2). С. 67–74. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2010-2-67-74>
- Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 96–103.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П. Влияние популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz, 1865 на рыбное население Каспийского моря // Биология внутренних вод. 2018. 2. С. 51–56.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П., Парицкий Ю.А. Влияние нового вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassiz, 1865) на основные звенья экосистемы Каспийского моря // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2018. № 1. С. 35–48.
- Катунин Д.Н., Голубов Б.Н., Кашин Д.В. Импульс гидровулканизма на Дербентской котловине в Среднем Каспии как возможный фактор массовой гибели анчоусовидной и большеглазой кильки весной 2001 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Итоги научно-исследовательских работ за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 41–55.
- Коробочкина З.С. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском бассейне // Труды ВНИРО. Т. 52, Сб. 1, 1964. С. 59–86.

- Лукьяненко В.И. Влияние загрязнения на условия обитания, нагула и воспроизводства волго-каспийских осетровых // Осетровое хозяйство в водоёмах СССР. Астрахань: Волга, 1989. С. 198–202.
- Молодцова А.А., Полянинова А.А. Питание осетра, севрюги и белуги в Каспийском море // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10, № 4 (40). С. 718–740.
- Молодцова А.И., Полянинова А.А. Питание осетровых рыб в Каспийском море в 2005 году // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2005 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2006. С. 133–140.
- Петросян В.Г., Рубан Г.И., Барабанов В.В., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А. Модели пространственного распространения гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в Каспийском море в условиях текущего и будущего климата // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 2. С. 116–135.
- Полянинова А.А., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л., Кочнева Л.А. Гидробиологическая обстановка в Среднем и Южном Каспии при биологической инвазии водоёма гребневику *Mnemiopsis leidyi* // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2002 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2003. С. 121–134.
- Промысловые рыбы России: в 2 т. / под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра и Б.Н. Котенёва. М.: ВНИРО, 2016. Т. 1. 656 с.
- Разинков В.П., Парицкий Ю.А., А. В. Михайлова А.В., Хурсанов А.С., Грозеску Ю.Н. Состояние запасов, факторы внешней среды и эффективность воспроизводства популяции анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis* Borodin) в современных условиях // Рыбное хозяйство. 2021. № 6. С. 76–79.
- Разинков В.П., Парицкий Ю.А., Грозеску Ю.Н. Биология и современное состояние запасов анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis* Borodin) // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 2. С. 45–49.
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Шатуновский М.И. Антропогенные и климатические факторы снижения воспроизводства популяций белуги *Huso huso*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* и севрюги *A. stellatus* Волго-Каспийского бассейна // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18, №1, С. 1–14.
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Шатуновский М.И. Динамика популяций белуги, русского осетра и севрюги в условиях запрета их коммерческого лова в Волго-Каспийском бассейне // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16, № 3. С. 269–277.
- Сафаралиев И.А. Современное состояние запасов, распределение и качественная структура севрюги *Acipenser stellatus* каспийской популяции // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13. 4 (52). С. 841–854.
- Сафаралиев И.А., Коноплева И.В., Смирнова Л.В. Летнее распределение русского осетра и севрюги в зависимости от кормовых организмов на пастбищах Каспийского моря // Рыбное хозяйство. 2013. № 5. С. 85–89.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И. Каспийская севрюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: ВНИРО, 2019. 154 с.
- Седов С.И., Парицкий Ю.А., Колосюк Г.Г. Состояние запасов тюльки в Среднем и Южном Каспии и прогноз их добычи на 2003 г. // в. кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Итоги научно-исследовательских работ за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2002. С. 336–340.
- Сокольский А.Ф. К вопросу о запрете вылова воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) в Волго-Каспийском рыбопромысловом районе // Рыбное хозяйство. 2024. № 5. С. 68–73. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-5-68-73>
- Тихонова Э.Ю. Особенности питания русского и персидского осетра в Северном Каспии // Рыбохозяйственные водоёмы России – фундаментальные и прикладные исследования: мат. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГосНИОРХ. СПб.: ГосНИОРХ, 2014. С. 738–743.
- Туменов А.Н., Сариев Б.Т., Бакиев С.С. Анализ нерестовой популяции сазана в нижнем течении реки Урал в границах Западно-Казахстанской области. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2020. 6. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2006-06>
- Устарбекова Д.А. Некоторые особенности биологии анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) в Каспийском море // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2014. № 4. С. 23–30.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. 242 с.
- Ходоревская Р.П. Формирование запасов нерестовых частей популяций осетровых, мигрирующих в р. Волгу // Биологические ресурсы Каспийского моря (тезисы международной конференции). Астрахань, 1992. С. 445–448.
- Шакирова Ф.М. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) в прибрежных водах восточного Каспия (Туркменский сектор) // Российский журнал биологических инвазий 2011. № 4. С.88–97. [Shakirova, F.M. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) in the coastal water of the east Caspian Sea (Turkmen sector). Russian Journal of Biological Invasions. 2012. 3. 58–63. <https://doi.org/10.1134/S2075111712010110>]
- Шорьгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.
- Daskalov G.M., Mamedov E.V. Integrated fisheries assessment and possible causes for the collapse of anchovy kila in the Caspian Sea// ICES Journal of Marine Science. 2007. 64. P. 503–511.
- Hoefding W.A Non-Parametric Test of Independence // Annals of Mathematical Statistics. 1948. 19 (4) P. 546–557. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730150>
- Ivanov V.I., Kamakim A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of Caspian Sea by the comb

- jellyfish *M. leidyi* (Ctenophora) // Biological Invasions. 2000. 2. P. 255–258.
- Matteo L., Thomas W., Niels R. Data S1. Caspian Sea environmental variables: an extension of the Bio-ORACLE ocean data set. Figshare. 2020. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9980954.v1> (accessed on 9 July 2020).
- Posit team (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. <http://www.posit.co/> (accessed on 9 July 2023).
- Roohi A., Kideys, A.E., Sajjadi, A. et al. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the Southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Biological Invasions. 2010. 12. P. 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>
- Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A.M., Tinenkova D., Kurasheva E.K. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem // Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas, Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences [Eds. by Dumont H.T., Shiganova T.A., Niermann U.]. 2004. P. 71–111.
- Shiganova T.A., Kamakin, A.M., Pautova, L.A., Kazmin, Roohi A, A.S., Dumont, H.J., An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota (Chapter 2) // Advances in Marine biology. 2023. P. 70–147. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023b.01.002>
- Zar J.H. *Biostatistical analysis*, 5th Edn., Prentice-Hall/Pearson: Upper Saddle River, N.J., USA. 2010. 944 p.

POPULATION DYNAMICS OF COMMERCIAL FISHES IN THE CASPIAN SEA AFTER THE INTRODUCTION OF THE CTENOPHORE *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865

© 2025 Ruban G. I.^a, Barabanov V.V.^b, Dergunova N.N.^a, Osipov F.A.^a, Petrosyan V.G.^{a*}

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia;

^b Volga-Caspian branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, «VNIRO» («CaspNIRKh»), Astrakhan, 414056, Russia
e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Based on long-term monitoring data, we analyzed the population dynamics of commercial marine, anadromous, and semi-anadromous fish species in the Caspian Sea after the introduction of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. It was shown that the negative impact of *M. leidyi* had a particularly strong effect on two endemic species – big-eye (*Clupeonella grimmi*) and anchovy (*C. engrauliformis*) kilkas, due to food competition with the ctenophore in the Middle and Southern Caspian Sea. After the introduction of *M. leidyi* in 1999, the average annual spawning stocks of anchovy kilka decreased by a factor of four, and that of big-eye kilka by a factor of 46. It was found that a significant decrease in the average annual spawning stocks of benthophagous fish (roach and bream) in the period 2000–2010 coincides the a rapid increase in *M. leidyi* abundance in the Caspian Sea. Between 2011 and 2020, the average annual stocks of these species stabilized, showing a slight upward trend. In contrast to zooplanktophagous and benthophagous fish, sturgeons (Russian sturgeon, starred sturgeon, beluga) exhibited a continuous decline in their spawning stocks, primarily due to the deterioration in diet quality, loss of spawning grounds, reduction in natural reproduction, low efficiency of artificial breeding and illegal fishing. The average annual spawning stock between 2000 and 2020 was 2% for beluga, 7% for Russian sturgeon, and 10% for starred sturgeon. Among sturgeon species, only the beluga demonstrated stabilization of spawning stock, albeit at a low level. Monitoring data for 1980–2020 confirmed that, due to the biological characteristics of the common sprat, *M. leidyi* has not had a significant impact on its population: after the introduction of the ctenophore, the annual stock increase was 2.23%, compared to 0.8% before its introduction. The analysis also showed no influence of *M. leidyi* on the dynamics of commercial carp stocks, as the mean annual stock of this species did not differ across the various time periods, including the period of rapid growth in *M. leidyi* abundance in the Caspian Sea.

Keywords: invader, ctenophore, zooplankton, sturgeon, kilka, benthophagous fish, ecosystem.

КАК ВЛИЯЕТ ИНВАЗИЯ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО *HERACLEUM SOSNOWSKYI* (UMBELLIFERAE) НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ?

©2025 Сущук А.А.*, Калинкина Д.С., Матвеева Е.М.

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (ИБ КарНЦ РАН), Петрозаводск, 185910 Россия
e-mail: *anna_sushchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 12.04.2025. После доработки 10.08.2025. Принята к публикации 18.08.2025

Впервые получены сведения о фауне почвенных нематод и структуре их сообществ в условиях инвазии борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. в северные луговые экосистемы. Исследование выполнено на территории Республики Карелия в окрестностях пос. Эссоила (Пряжинский район) и пос. Шуя (Прионежский район), где на данный момент существуют одни из самых обширных зарослей борщевика в регионе. Показано, что численность и разнообразие почвенных нематод в местах произрастания борщевика значительно варьировали, в структуре сообществ нематод доминировали бактериотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, то есть высокое обилие имели трофические группы нематод с широким спектром питания. На основе сравнительного анализа данных полевых сборов на двух модельных участках – монодоминантного растительного сообщества, образованного борщевиком, и контрольного лугового биоценоза выявлены изменения различных характеристик сообществ нематод, происходящие при внедрении борщевика в луговые экосистемы. Установлено, что в местах растительной инвазии происходит изменение доминирующих родов нематод и соотношения эколого-трофических групп, однако общее число выявленных таксонов нематод остаётся практически без изменений. Таким образом, внедрение нового для региона вида растения в природные сообщества не приводит к значительному снижению разнообразия фауны нематод. Регрессионный анализ показал наличие статистически значимых закономерностей между рядом параметров, характеризующих сообщества почвенных нематод (общая численность, индекс Маргалефа, обилие некоторых трофических групп нематод), и следующими экологическими факторами – кислотность почвы, содержание общего углерода и азота. Таким образом, проведённое исследование также позволило оценить роль почвенных условий как факторов формирования сообществ почвенных нематод в условиях инвазии *H. sosnowskyi* в луговые экосистемы.

Ключевые слова: растительные инвазии, почвенные нематоды, таксономическое разнообразие, структура сообществ, абиотические факторы, северные экосистемы.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-171-187

Введение

Проблема растительных инвазий и вытеснение инвазивными видами аборигенных представителей флоры и фауны является общемировой. Под инвазивными видами (также инвазионный, или инвазийный) понимают натурализовавшиеся чужеродные виды, в границах своего вторичного ареала внедряющиеся в естественные или полустественные сообщества и вытесняющие аборигенные виды или меняющие структуру сообществ. Эти виды могут представлять угрозу для местного видового или экосистемного био-

разнообразия, а также служить источником экономического ущерба или быть опасными для здоровья человека [Виноградова и др., 2010; Дгебуадзе, 2011; Инвазивные растения и животные ..., 2021]. На Северо-Западе России особого внимания заслуживает борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden., агрессивный инвазивный вид. Он формирует устойчивые популяции, способные к самоподдержанию без повторяющегося вселения [Антипина, Шуйская, 2009]. Формирование новых растительных сообществ под влиянием борщевика приводит к изменениям струк-

туры и функционирования всех компонентов природных сообществ, в том числе почвенных экосистем [Гольке и др., 2021; Лаптева и др., 2021; Glushakova et al., 2015; Čerevková et al., 2020].

Нематоды (круглые черви) представляют одну из наиболее многочисленных и разнообразных групп в почвенной фауне. Повсеместное распространение, большое количество видов с разнообразными типами питания, тесная трофическая связь с бактериями, грибами, растениями и активное участие в процессах преобразования органического вещества обеспечивают группе высокую значимость в экологических исследованиях при оценке состояния почвенных экосистем. Таким образом, нематоды имеют огромный потенциал как объекты биоиндикации, поскольку изменения структуры их сообществ предоставляют ценную информацию о степени нарушенности биотопа, о функциональном состоянии почвы, позволяя также делать выводы и о других биотических группах [Кудрин, Сущук, 2022; Bongers, 1990; Bongers, Ferris, 1999; Ferris et al., 2001].

Имеющиеся в литературе данные о сообществах почвенных нематод под влиянием инвазии новых видов растений немногочисленны и, кроме того, противоречивы. Так, численность нематод увеличивалась [Chen et al., 2007], снижалась [Fitoussi et al., 2016; Čerevková et al., 2020] или не изменялась [Yeates, Williams, 2001] под влиянием инвазий; разнообразие в целом снижалось [Renčo, Baležentienė, 2015; Lozzaro et al., 2018], но также инвазия растений была связана с появлением новых таксонов нематод [Yeates, Williams, 2001]; численность паразитов растений как снижалась, так и увеличивалась [Yeates, Williams, 2001; Morriën et al., 2012; Renčo, Baležentienė, 2015; Čerevková et al., 2020]; перестройка структуры сообществ, по разным сведениям, была связана с трофическими группами бактериотрофов, политрофов, нематод, ассоциированных с растениями, или паразитов растений [Renčo, Baležentienė, 2015; Čerevková et al., 2020]. В некоторых работах зарубежных авторов показано, что при инвазии и длительном произрастании растений (травянистых и древесных) в есте-

ственных биоценозах происходит изменение трофической структуры сообществ почвенных нематод в сторону увеличения доли бактериотрофов и снижения паразитов растений [Porazinska et al., 2007; Renčo, Baležentienė, 2015]. Такие закономерности авторы связывают с произрастанием инвазивных видов растений в местообитаниях, не свойственных для них, что предполагает отсутствие аборигенных патогенов, поражающих вид в естественных условиях.

Внедрение инвазивных видов растений оказывает влияние и на другие компоненты почвенной биоты. Инвазия *H. sosnowskyi* оказала негативное влияние на популяции аскомицетовых видов, при этом доля дрожжеподобных грибов, обладающих высокой гидролитической активностью (виды рода *Trichosporon*), увеличилась [Glushakova et al., 2015]. Ещё один инвазивный вид – недотрога желёзконосная *Impatiens glandulifera* Royle изменяет сообщества почвенных беспозвоночных [Tanner et al., 2013; Rusterholz et al., 2014], активность почвенных бактерий и сообщества почвенных грибов [Gaggini et al., 2018]. В частности, изучение влияния инвазии *I. glandulifera* в лесные биоценозы на сообщества почвенных микроорганизмов показало снижение биомассы бактериального компонента и изменение его структуры, в то же время для почвенных грибов отмечено снижение количества микоризных грибов и, как следствие, уменьшение биомассы микоризы по сравнению с незаселёнными участками [Gaggini et al., 2018, 2019].

Влияние инвазивных растений, приводящее к снижению видового и функционального разнообразия аборигенных растений, не всегда вызывает закономерную ответную реакцию разнообразия почвенных организмов на таксономическом или функциональном уровне. Так, внедрение *Reynoutria* spp. в природные экосистемы (Франция), несмотря на незначительное влияние на сообщества беспозвоночных на фоне уменьшения разнообразия растений, нарушает функциональные связи внутри почвенной пищевой сети, сокращая корреляции между детритофагами и хищниками (взаимоотношения по типу

«хищник – жертва») [Brousseau et al., 2021]. Полученные исследователями результаты раскрывают ещё один аспект воздействия растительных инвазий на экосистемы, также значимый для их стабильности и функционирования.

Таким образом, растительные инвазии трансформируют сразу многие компоненты экосистем – растительность, сообщества почвенных организмов и биоразнообразие в целом на различных его уровнях, – изменяя не только их состав, но и характер биотических взаимоотношений между отдельными компонентами.

В настоящем исследовании мы попытались ответить на вопрос, изменяются ли сообщества почвенных нематод при внедрении борщевика Сосновского в луговые экосистемы (на примере Республики Карелия). Для этого были исследованы монодоминантные растительные сообщества, образованные борщевиком, и контрольные луга, располагающиеся в непосредственной близости с местами инвазий. Нами была выдвинута гипотеза о формировании сообществ нематод с низким уровнем разнообразия, численности, доминированием нематод с низкими значениями по *c-p*-шкале (*r*-стратегии в широком смысле термина) и с изменением соотношения трофических групп под влиянием обеднения разнообразия растительности и становления монодоминантных растительных сообществ с борщевиком.

Материал и методика

Изучение разнообразия фауны, численности и структуры сообществ почвенных нематод в местах произрастания борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. выполнено на примере пос. Эссойла (Пряжинский район; 61°49' с. ш., 33°09' в. д.) и пос. Шуя (Прионежский район; 61°52' с. ш., 34°14' в. д.), где на данный момент существуют одни из самых обширных зарослей в Республике Карелия [Инвазивные растения и животные ..., 2021]. Полевые сборы выполнены на двух модельных участках в пределах каждой локации – в монодоминантном растительном сообществе, образованном борщевиком, и на контрольном луге.

Согласно геоботаническому описанию, в состав травяного яруса контрольного луга в пос. Эссойла входили виды семейства Роacea, одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria* L., клевер луговой *Trifolium pratense* L., горошек мышиный *Vicia cracca* L., лютик *Ranunculus* sp. Борщевик же образовывал сплошные заросли со 100%-м проективным покрытием.

В состав травяного яруса контрольного луга в пос. Шуя входили виды семейства Роacea, манжетка *Alchemilla* sp., тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L., купырь *Anthriscus* sp. Борщевик так же, как и в пос. Эссойла, образовывал сплошные заросли.

Образцы почвы были отобраны случайным образом из каждого биоценоза в пределах типичного однородного участка растительности (2×2 м) с использованием почвенного бура (диаметр 20 мм) на глубину 0–15 см в девяти повторностях ($n = 9$). Нематод выделяли модифицированным методом Бермана с экспозицией 48 ч, фиксация – ТАФом (триэтаноламин : формалин : вода в соотношении 2 : 7 : 91) [van Bezooijen, 2006]. Идентификацию нематод осуществляли на временных глицериновых препаратах. Устанавливали систематическую принадлежность (до уровня рода) не менее чем 100 особей нематод из каждой пробы с помощью микроскопа при увеличении 400–600×. Каждый таксон нематод относили к одной из шести эколого-трофических групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Аср) [Yeates et al., 1993 a, b].

Для оценки состояния сообществ нематод и особенностей функционирования почвенных экосистем использованы следующие параметры: плотность популяций нематод (экз./100 г сырой почвы), таксономическое разнообразие (количество родов), индекс видового богатства Маргалефа D_{Mg} , индекс доминирования Симпсона C [Одум, 1975], эколого-трофическая структура сообществ нематод.

Проанализированы также эколого-популяционные индексы, разработанные для

сообществ нематод и характеризующие почвенную трофическую сеть, – индексы структурирования (structure index, SI) и обогащения (enrichment index, EI) [Ferris et al., 2001]. Индексы основаны на концепции функциональных групп нематод, которые, в свою очередь, определяются объединением трофики таксонов [Yeates et al., 1993a] и *c-p*-классов нематод [Bongers, 1990]. Таксоны нематод с различными экологическими стратегиями распределены в группы, выраженные в *c-p*-значениях по шкале Бонгерса (colonizers-persisters scale): от колонизаторов (*c-p* = 1), устойчивых к неблагоприятным условиям существования с быстрыми темпами размножения (*r*-стратегии в широком смысле), до персистеров (*c-p* = 5) с низкой репродуктивной способностью и повышенной чувствительностью к факторам окружающей среды (*K*-стратегии в широком смысле). Индекс EI основан на чувствительности функциональных групп нематод, не связанных с растениями, к возрастанию доступности пищевых ресурсов и характеризует обогащение почвы органикой. При его определении учитываются бактериотрофы и микотрофы с *c-p* = 1 и 2 соответственно, т.е. группы, связанные в своей трофике с активностью первичных потребителей детрита. SI вычисляется на основе функциональных групп нематод с высокими значениями (3–5) по *c-p*-шкале (B_{3-5} , M_{3-5} , P_{4-5} , X_{3-5}); индекс отражает увеличение числа трофических связей в экосистеме, степень зрелости почвенной трофической сети, сложность и стабильность среды обитания в целом. Подробное описание расчёта и интерпретации индексов представлено в статье Кудрина и Сущук [2022].

Фаунистический профиль, построенный при совмещении значений индексов SI и EI, даёт возможность охарактеризовать состояние почвенных трофических сетей и почвенной экосистемы [Ferris et al., 2001].

Результаты исследований будут проанализированы в виде попарных сравнений «Борщевик vs Борщевик» и «Борщевик vs Луг» в двух локациях. Числовые данные представлены в форме $M \pm SD$ (среднее значение $\pm$ стандартное отклонение). Статистическая обработка данных проведена с использованием U-критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney,

U-test). Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$.

Ординация сообществ почвенных нематод исследованных биоценозов проведена методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) с использованием индекса Брея – Кертиса на основе относительного обилия таксонов нематод. Оценку различий сообществ нематод между исследованными биоценозами проводили с помощью анализа группового сходства проб (ANOSIM). Различия между группами признавали значимыми при $p < 0.05$ (с учётом поправки Бонферрони). Процедуру анализа процента подобия (similarity percentage, SIMPER) применяли для установления таксонов, которые вносят наибольший вклад (в%) в различия анализируемых сообществ.

Для изучения зависимости между различными параметрами сообществ нематод (далее – нематологические параметры) и почвенными характеристиками использованы методы множественной линейной регрессии и обобщённых аддитивных моделей (GAM). Множественная линейная регрессия применялась для оценки линейных связей между зависимой переменной (нематологические параметры) и независимыми переменными или предикторами (почвенные характеристики). В общем виде уравнение регрессии имеет следующий вид: $y = b + a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n$, где y – зависимая переменная (нематологический параметр); $x_1 \dots x_n$ – независимая переменная или предиктор (почвенные характеристики); $a_1 \dots a_n$, b – коэффициенты регрессии.

Значимость отличий коэффициентов регрессии от нуля проверяли критерием Стьюдента t . В качестве критического уровня значимости отличий p принято стандартное значение $\alpha = 0.05$. При подтверждении нулевой гипотезы о незначимости отличий ($p > 0.05$) соответствующие предикторы по одному, начиная с имеющего наибольшее p , исключали из модели. Модельные параметры на каждом шаге пересчитывали. Адекватность моделей исходным данным проверяли критерием Фишера F , сравнивая межгрупповую дисперсию с внутригрупповой. Качество аппроксимации оценивали по коэффициенту детерминации R^2 .

Использование обобщённых аддитивных моделей (GAM), в частности сглаживающих функций (сплайны), не показало статистически значимых нелинейных связей между изученными нематологическими и почвенными параметрами.

Статистические анализы выполнены при помощи программы PAST 3.19 [Hammer et al., 2001] и программного пакета R [R Core Team, 2020].

Анализ почвенных свойств выполнен по общепринятым методикам [Аринушкина, 1970]. Оценивали pH водный и солевой – потенциометрически (pH метр Hanna), содержание общего углерода (C, %) – сжиганием по Тюрину со спектрофотометрическим окончанием (спектрофотометр СФ-2000, Россия), содержание общего азота (N, %) – сжиганием по Кьельдалю с титриметрическим и спектрофотометрическим окончанием, подвижного фосфора (Р под., %) и калия (К под., мг/кг) – по Кирсанову со спектрофотометрическим окончанием (фосфор) (спектрофотометр СФ-2000, Россия) и атомно-эмиссионным окончанием (калий) (атомно-абсорбционный спектрофотометр АА-7000, Shimadzu, Япония), нитратного азота – потенциометрическим методом (потенциометр «Анион-4100», Россия). Данные получены с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

Для выполнения исследования почвенных нематод использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

Почвенные параметры. Анализ почвенных параметров показал, что почвы контрольных лугов (в двух локациях) выделяются более высоким содержанием углерода и азота, а также меньшим уровнем кислотности, чем почвы мест произрастания борщевика. В почве луга в пос. Шуя обнаружено самое высокое содержание углерода. В почве под борщевиком в пос. Эссойла выявлены самые низкие значения уровня pH сол., содержания углерода, азота, калия и нитратного азота (табл. 1).

Таксономическое разнообразие и численность нематод. Установлено, что разнообразие фауны нематод в местах произрастания борщевика в пос. Шуя составляло 31 род, а в пос. Эссойла – 20 родов. Таксономическое разнообразие по индексу Маргалефа D_{Mg} в первом случае значимо выше, чем во втором (Mann-Whitney U-test, $p < 0.05$), но различия между местами произрастания борщевика и луговыми биоценозами и в пос. Шуя, и в пос. Эссойла незначимы (Mann-Whitney U-test, $p > 0.05$). Более высокие значения индекса доминирования Симпсона отмечены в двух локациях пос. Эссойла (табл. 2).

Общий список выявленных в исследовании таксонов почвенных нематод представлен в таблице 3. Различия общей численности почвенных нематод во всех биотопах случайны (Mann-Whitney U-test, $p > 0.05$).

Эколого-трофическая структура сообществ нематод. Структура сообществ почвенных нематод в местах произрастания борщевика характеризовалась доминированием политрофов и сходным обилием нематод,

Таблица 1. Почвенные параметры в биотопах, сформированных сплошными зарослями борщевика, и в контрольных луговых биоценозах на территории Республики Карелия

Биотоп		pH вод.	pH сол.	C, %	N, %	Р под, %	К под, мг/кг	N от NO ₃ , мг/кг почвы
Шуя	Борщевик	5.30	5.46	15.76	0.30	0.029	200	66
	Луг	5.80	5.83	21.82	0.41	0.029	140	39
Эссойла	Борщевик	5.68	5.00	7.98	0.26	0.031	110	24
	Луг	5.64	5.37	11.92	0.37	0.040	366	41

Примечание: pH вод. – кислотность (водная вытяжка); pH сол. – кислотность (солевая вытяжка); C, %, – органический углерод; N, %, – общий азот; Р под., %, – подвижный фосфор; К под., мг/кг, – подвижный калий; N от NO₃, мг/кг, – нитратный азот.

Таблица 2. Характеристики сообществ почвенных нематод в местах инвазии *Heracleum sosnowskyi* в сравнении с контрольными луговыми биоценозами на территории Республики Карелия

Параметр	Шуя, борщевик <i>n</i> = 9	Эссойла, борщевик <i>n</i> = 9	Шуя, луг <i>n</i> = 9	Эссойла, луг <i>n</i> = 9
Численность и таксономическое разнообразие				
Численность, экз./100 г почвы	1639 ± 726 ^a	2758 ± 1251 ^a	1777 ± 588 ^a	1748 ± 516 ^a
Общее число родов нематод	31	20	31	19
Индекс D_{Mg}	4.05 ± 0.48 ^a	2.40 ± 0.43 ^b	4.01 ± 0.21 ^a	2.41 ± 0.20 ^b
Индекс <i>C</i>	0.08 ± 0.05 ^a	0.12 ± 0.11 ^b	0.10 ± 0.02 ^a	0.17 ± 0.06 ^b
Относительное обилие эколого-трофических групп нематод, %				
Б	20.6 ± 7.0 ^a	43.9 ± 11.6 ^b	19.6 ± 5.0 ^a	20.4 ± 5.1 ^a
М	12.1 ± 8.0 ^a	4.6 ± 3.9 ^b	13.0 ± 5.7 ^a	16.8 ± 8.2 ^a
П	26.6 ± 19.5 ^{ab}	21.0 ± 17.2 ^a	12.0 ± 7.1 ^b	27.2 ± 12.4 ^a
Х	1.6 ± 1.1 ^a	0 ^b	2.3 ± 2.0 ^a	0 ^b
Аср	21.0 ± 9.7 ^{ab}	18.7 ± 10.8 ^a	29.9 ± 5.7 ^b	28.7 ± 10.3 ^b
Пр	18.1 ± 9.9 ^a	11.8 ± 8.5 ^b	23.2 ± 5.0 ^a	6.9 ± 4.4 ^b
Численность эколого-трофических групп нематод, экз./100 г почвы				
Б	337 ± 184 ^a	1211 ± 609 ^b	345 ± 138 ^a	356 ± 167 ^a
М	198 ± 85 ^{ab}	128 ± 109 ^a	231 ± 146 ^{ab}	293 ± 193 ^b
П	436 ± 349 ^{ab}	579 ± 177 ^a	213 ± 112 ^b	476 ± 270 ^a
Х	26 ± 23 ^a	0 ^b	42 ± 33 ^a	0 ^b
Аср	344 ± 151 ^a	515 ± 415 ^a	534 ± 225 ^a	502 ± 151 ^a
Пр	298 ± 140 ^a	325 ± 312 ^{ab}	412 ± 154 ^a	121 ± 94 ^b

Примечания: *n* – объём выборки (число проб), числовые данные представлены в форме $M \pm SD$ (среднее значение ± стандартное отклонение). Значения с различными буквенными обозначениями в строке статистически различаются (Mann-Whitney U-test, $p < 0.05$): Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищники; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений. D_{Mg} – индекс видового богатства Маргалефа, *C* – индекс доминирования Симпсона.

ассоциированных с растениями, и бактериотрофов в пос. Шуя (см. табл. 2). Хищные нематоды обнаружены с незначительным относительным обилием (1.6%) только в почве биотопа пос. Шуя. В биотопе пос. Эссойла преобладали бактериотрофы (со значительным отрывом – 44% от фауны) и политрофы, которым незначительно уступали нематоды, ассоциированные с растениями (см. табл. 2).

Так, анализ эколого-трофической структуры сообществ нематод локаций в пос. Шуя показал, что в почве в месте произрастания борщевика на первой позиции в ряду доминирования трофических групп находятся политрофы. В почве контрольного луга нематоды, ассоциированные с растениями, являются доминирующей группой, позицию субдоминан-

та занимают паразиты растений (см. табл. 2). Обращает на себя внимание, что относительное обилие трёх трофических групп (бактерио-, микотрофы и хищники) представлено в двух сравниваемых сообществах сходно, однако различия статистически незначимы и для других групп.

В структуре сообщества нематод в почве под борщевиком в пос. Эссойла, как было отмечено выше, преобладали бактериотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями. В луговом же биоценозе относительное обилие нематод-бактериотрофов значимо (при $p < 0.05$) ниже, а микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями, – выше, чем под борщевиком (см. табл. 2). Кроме того, обилие нематод-паразитов расте-

Таблица 3. Среднее относительное обилие (%) таксонов почвенных нематод в местах произрастания борщевика и в контрольных луговых биоценозах

Таксоны	Функциональная группа	Шуя		Эссойла	
		Борщевик	Луг	Борщевик	Луг
Отряд Enoplida Filipjev, 1929					
Семейство Alaimidae Micoletzky, 1922					
Alaimus De Man, 1880	Б4	0.9	1.1	1.2	0
Отряд Triplonchida Cobb, 1920					
Семейство Diphtherophoridae Micoletzky, 1922					
Diphtherophora de Man, 1880	М3	2.1	2.6	0	0
Отряд Dorylaimida Pearse, 1942					
Семейство Tylencholaimellidae Jairajpuri, 1964					
Doryllium Cobb, 1920	М4	2.4	4.6	0	0
Семейство Dorylaimidae de Man, 1876					
Mesodorylaimus Andr�ssy, 1959	П5	4.7	0	0.5	0
Prodorylaimium Andr�ssy, 1969	П4	15.9	0.3	0	0
Семейство Qudsianematidae Jairajpuri, 1963					
Eudorylaimus Andr�ssy, 1959	П4	4.1	9.1	20.5	27.0
Epidorylaimus Andr�ssy, 1986	П4	1.9	2.4	0	0
Семейство Aporcelaimidae Heyns, 1965					
Aporcelaimellus Heyns, 1965	П5	0	0.2	0	0.2
Отряд Mononchida Jairajpuri, 1969					
Семейство Mononchidae Chitwood, 1937					
Clarkus Jairajpuri, 1970	X4	0	1.0	0	0
Семейство Mylonchulidae Jairajpuri, 1969					
Mylonchulus Cobb, 1916	X4	1.6	1.3	0	0
Отряд Monhysterida Filipjev, 1929					
Семейство Monhysteridae De Man, 1876					
Eumonhystera Andr�ssy, 1981	Б2	0	0.2	0	0
Отряд Plectida Malakhov, 1982					
Семейство Plectidae �rley, 1880					
Plectus Bastian, 1865	Б2	3.1	5.3	0.7	0.6
Anaplectus De Coninck & Stekhoven, 1933	Б2	0	0	9.8	0.2
Отряд Rhabditida Chitwood, 1933					
Семейство Panagrolaimidae Thorne, 1937					
Panagrobelus Thorne, 1939	Б1	0.1	0	0	0
Panagrolaimus Fuchs, 1930	Б1	0.5	1.9	0.5	2.4
Семейство Cephalobidae Filipjev, 1931					
Acrobeloides Cobb, 1924	Б2	1.6	0.2	1.1	1.7
Cephalobus Bastian, 1865	Б2	8.0	4.2	3.4	4.1
Chiloplacus Thorne, 1937	Б2	0.7	1.7	6.4	3.3
Eucephalobus Steiner, 1936	Б2	4.1	3.0	7.4	5.3
Heterocephalobus Brzeski, 1960	Б2	0	0.2	0	0
Семейство Rhabditidae �rley, 1880					
Rhabditis Dujardin, 1845	Б1	1.5	1.6	11.8	0
Mesorhabditis Osche, 1952	Б1	0.1	0.2	1.6	2.8
Семейство Tylenchidae �rley, 1880					
Boleodorus Thorne, 1941	Acp2	0	0.6	0	0
Filenchus Andr�ssy, 1954	Acp2	8.0	5.3	0.4	1.2
Malenchus Andr�ssy, 1968	Acp2	1.8	0.6	1.1	0.4

<i>Aglenchus</i> Andrassy, 1954	Acp2	8.7	19.2	17.2	26.2
<i>Coslenchus</i> Siddiqi, 1978	Acp2	1.4	3.5	0	0.9
<i>Lelenchus</i> Andrassy, 1954	Acp2	0.4	0.7	0	0
<i>Tylenchus</i> Bastian, 1865	Acp2	0.7	0	0	0
Семейство Anguinidae Nicoll, 1935					
<i>Ditylenchus</i> Filipjev, 1936	M2	1.1	0.6	1.6	1.2
Семейство Belonolaimidae Whitehead, 1959					
<i>Tylenchorhynchus</i> Cobb, 1913	Пр3	1.1	0.3	0	0
<i>Nagelus</i> Thorne & Malek, 1968	Пр3	1.6	4.2	0	0
Семейство Tylenchulidae Skarbilovich, 1947					
<i>Paratylenchus</i> Micoletzky, 1922	Пр2	0.8	0	8.3	1.1
Семейство Pratylenchidae Thorne, 1949					
<i>Pratylenchus</i> Filipjev, 1936	Пр3	0.3	0	3.5	5.8
Семейство Hoplolaimidae Filipjev, 1934					
<i>Helicotylenchus</i> Steiner, 1945	Пр3	14.3	18.7	0	0
Семейство Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947					
<i>Aphelenchoides</i> Fischer, 1894	M2	1.5	1.2	0.5	2.0
Семейство Aphelenchidae Fuchs, 1937					
<i>Aphelenchus</i> Bastian, 1865	M2	5.0	4.0	2.5	13.6
Итого таксонов – 37		31	31	20	19

Примечания: функциональная группа [Ferris et al., 2001] – это объединение трофической группы таксона [Yeates et al., 1993a] и значения (от 1 до 5) по *c-p*-шкале Бонгера [Bongers, 1990]. Трофические группы: Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищники; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений.

ний в почве луга ниже, чем под борщевиком, однако различия статистически незначимы ($p = 0.72$). Но в целом можно отметить, что оба сообщества имеют сходную структуру.

Доминирующие таксоны почвенных нематод. Отмечены изменения доминирующих таксонов почвенных нематод лугового биоценоза в пос. Эссыла при внедрении в него борщевика. Так, в почвах лугового биоценоза доминируют политрофы рода *Eudorylaimus* и нематоды, ассоциированные с растениями рода *Aglenchus*, также высоко обилие микотрофов рода *Aphelenchus* (см. табл. 3). Под борщевиком первые два доминанта (pp. *Eudorylaimus*, *Aglenchus*) сохраняются, но здесь обильны бактериотрофы двух родов – *Anaplectus* и *Rhabditis*, которые практически не представлены в почве луга. Также стоит обратить внимание на два доминирующих таксона фитопаразитических нематод: под борщевиком это р. *Paratylenchus* (эктопаразит корневой системы растений), в луговом биоценозе – р. *Pratylenchus*, который является мигрирующим эндопаразитом корней растений.

В пос. Шуя также отмечены различия доминирующих таксонов нематод в почве лугового биоценоза и борщевика, однако иного характера. Так, в почве луга доминируют нематоды, ассоциированные с растениями р. *Aglenchus*, паразиты растений р. *Helicotylenchus* и политрофы р. *Eudorylaimus*. Под борщевиком первые два доминанта (pp. *Helicotylenchus*, *Aglenchus*) сохраняются, хотя их относительное обилие и снижается, а наибольшую численность имеют всеядные нематоды р. *Prodorylaimium*, которые практически не представлены в почве луга (см. табл. 3). Таким образом, обращает на себя внимание смена доминирующих таксонов из группы нематод-политрофов: под борщевиком это р. *Prodorylaimium*, в луговом биоценозе – р. *Eudorylaimus*.

Ординация сообществ почвенных нематод в местах произрастания борщевика и в луговых биоценозах. Ординация, проведенная методом неметрического многомерного шкалирования на основе относительного обилия таксонов нематод, продемонстрировала весьма четкое и статистически значи-

мое разделение сообществ почвенных нематод под борщевиком в посёлках Эссойла и Шуя (ANOSIM-тест; $R = 0.82$; $p = 0.0006$) и в луговой почве этих двух посёлков ($R = 0.99$; $p = 0.0006$) (рис. 1). С другой стороны, различия сообществ нематод борщевика и контрольного луга, хотя и статистически значимы, но имеют заметно более низкий уровень (Эссойла: $R = 0.26$; $p = 0.0258$; Шуя: $R = 0.27$; $p = 0.0018$). Таким образом, локальные условия региона исследования в большей степени определяют особенности разнообразия фауны почвенных нематод, чем фактор растительной инвазии.

На основании процедуры SIMPER выделены дифференцирующие таксоны ранга рода для каждой из исследованных групповых пар: «Борщевик, Шуя и Борщевик, Эссойла», а также «Луг, Шуя и Луг, Эссойла», которые различаются главным образом вкладом нематод р. *Eudorylaimus* и р. *Helicotylenchus* в фауну; сообщества нематод в паре «Борщевик, Эссойла и Луг, Эссойла» различаются за счёт

рр. *Aglenchus*, *Eudorylaimus*, *Aphelenchus*, *Rhabditis*, *Anaplectus*; а в паре «Борщевик, Шуя и Луг, Шуя» – за счёт нематод рр. *Prodoxylaimus*, *Aglenchus*, *Eudorylaimus*, *Helicotylenchus*, *Filenchus*.

Эколого-популяционные индексы. Состояние трофических сетей и степень нарушения почвенных экосистем были оценены с помощью фаунистического профиля сообществ нематод, полученного на основе эколого-популяционных индексов SI и EI и представленного графически в двумерном пространстве (рис. 2).

Соотношение эколого-популяционных индексов характеризует почвенную экосистему в месте произрастания борщевика в пос. Шуя как ненарушенную со структурированной почвенной трофической сетью (квадрат С фаунистического профиля), луговой биоценоз в этом посёлке с несколько более высокими значениями индекса обогащения располагается на границе квадратов В и С профиля.

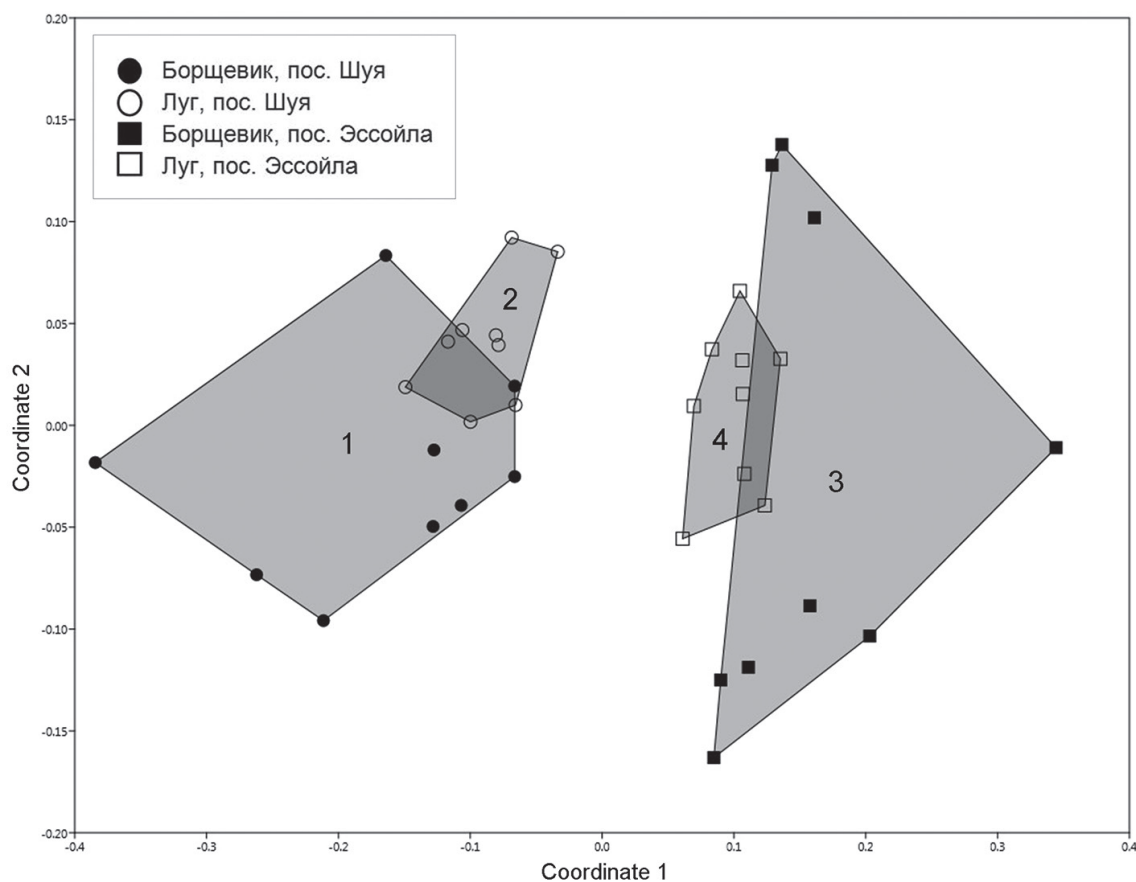


Рис. 1. Ординационная диаграмма nMDS сообществ почвенных нематод на основе относительного обилия таксонов нематод из мест произрастания борщевика Сосновского и контрольных луговых биоценозов на территории Республики Карелия: 1 – борщевик; 2 – луг (пос. Шуя); 3 – борщевик; 4 – луг (пос. Эссойла).

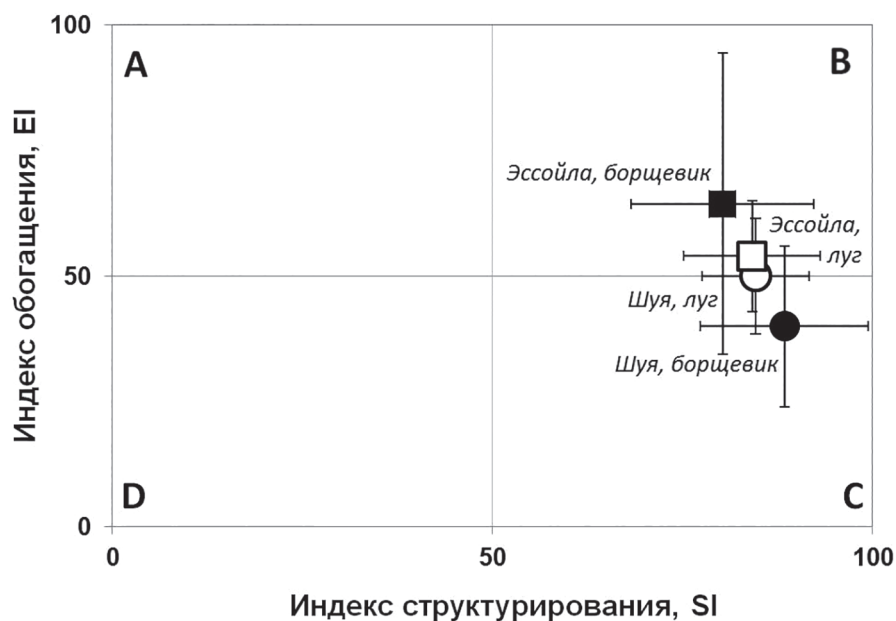


Рис. 2. Фаунистический профиль, характеризующий почвенную трофическую сеть мест произрастания борщевика Сосновского и контрольных луговых биоценозов на территории Республики Карелия [Ferris et al., 2001]: А – слаборазвитые почвенные экосистемы с высоким уровнем нарушенности (disturbed); В – зрелые экосистемы с низким или средним уровнем нарушенности (maturing); С – структурированные ненарушенные экосистемы (structured); D – деградированные почвенные экосистемы, находящиеся в условиях стресса (degraded).

Почвенная экосистема в месте произрастания борщевика в пос. Эссойла оценивается как зрелая с низким/средним уровнем нарушенности (квадрат В), луг в этом посёлке имеет сходные характеристики и располагается в том же квадрате.

Индекс структурирования имел высокие (больше 50) и сходные во всех исследованных биоценозах значения, что указывает на сложную многокомпонентную почвенную трофическую сеть. Индекс же обогащения EI, характеризующий количество доступной органики в почве, варьировал сильнее (в среднем от 39.9 до 64.3).

Таким образом, значительного снижения величин эколого-популяционных нематологических индексов в местах инвазии борщевика не установлено, а выявленное соотношение индексов указывает на малонарушенные или ненарушенные почвенные экосистемы в исследованных биоценозах. Можно предположить, что индексы SI и EI малоинформативны как биоиндикационные параметры при оценке трансформации сообществ нематод и экосистем в целом в ходе растительных инвазий.

Оценка влияния почвенных параметров на различные характери-

ки сообществ почвенных нематод. Для установления связей между различными характеристиками сообществ нематод и почвенными условиями в местах произрастания борщевика и в контрольных луговых биоценозах выполнен регрессионный анализ (табл. 4). Показана достоверная положительная связь между содержанием углерода (C, %) в почве и индексом Маргалефа D_{Mg} . Наиболее полно исследованные почвенные характеристики объяснили вариацию численности и относительного обилия бактериотрофов, что показывают значения коэффициента детерминации R^2 (0.53 для численности, 0.63 для относительного обилия).

Численность и относительное обилие бактериотрофов, а также относительное обилие микотрофов, то есть нематод низких трофических уровней, положительно коррелировали с уровнем pH почвы. В то же время для бактериотрофов (по относительному обилию) показана отрицательная связь с содержанием общего углерода и азота. Кроме того, относительное обилие паразитов растений и хищников (нематоды высокого трофического уровня) прямо коррелировало с количеством углерода и азота в почве. Таким образом, статистически значимые закономерности получены

Таблица 4. Результаты множественного линейного регрессионного анализа, показывающие зависимости между некоторыми параметрами сообществ почвенных нематод и почвенными характеристиками

Параметры	pH сол.	pH вод.	C, %	N, %	R ²	F	p
Численность нематод, экз./100 г почвы							
Общая	–1404*	–	–	–	0.15	7.27	0.011
Бактериотрофы	–	1575***	–	–8302.7***	0.53	21.57	< 0.001
Политрофы	–	–	–25.85*	–	0.12	6.12	0.018
Относительное обилие, %							
Бактериотрофы	–	29.317*	–1.299*	–117.68**	0.63	15.18	< 0.001
Микотрофы	11.059*	–	–	–	0.10	5.28	0.027
Паразиты растений	–	–	1.7670***	0.227*	0.40	12.85	< 0.001
Хищники	–	–	0.2975**	–	0.41	23.74	< 0.001
Индексы							
Индекс Маргалефа	–	–1.027**	0.089***	–	0.59	26.11	< 0.001

Примечания: в таблице приведены коэффициенты *a* для соответствующих предикторов (почвенные характеристики), полученные в результате множественного линейного регрессионного анализа. Обозначения предикторов: pH сол. – кислотность (солевая вытяжка); pH вод. – кислотность (водная вытяжка); C, %, – органический углерод; N, %, – общий азот. R² – коэффициент детерминации (статистический показатель, который показывает, насколько хорошо изученные факторы окружающей среды объясняют вариацию нематологических параметров); F – критерий Фишера; p – статистическая значимость всей модели. Для обозначения значимости коэффициентов *a* использованы следующие символы: * – *p* < 0.05; ** – *p* < 0.01; *** – *p* < 0.001. Статистический анализ выполнен при помощи программного пакета R.

между рядом нематологических параметров и следующими экологическими факторами, вносящими весомый вклад в формирование локальных почвенных условий среды обитания педобионтов, – это кислотность почвы (солевая и водная вытяжка), содержание общего углерода (C, %) и азота (N, %).

Обсуждение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что численность и таксономическое разнообразие почвенных нематод не изменяются в местах произрастания борщевика по сравнению с контрольными лугами. Тот факт, что разнообразие почвенных нематод остаётся на одном уровне в условиях растительной инвазии, согласуется с литературными данными [Renčo et al., 2019; Čerevková et al., 2020], но также противоречит некоторым другим исследованиям, в которых было выявлено его снижение [Renčo, Baležentienė, 2015]. Несмотря на отсутствие значимых различий для показателя общей численности, обращает на себя внимание тренд на его увеличение под борщевиком в одной из исследованных локаций, происходящий за счёт нематод-бактериотрофов.

Известно, что надземная часть *H. sosnowskyi* характеризуется высоким содержанием легко минерализуемых соединений, прежде всего сахаров. Их корневая система также содержит значительное количество лабильных, легкоокисляемых соединений, является основным источником легкодоступного органического вещества в почвах и подвергается деструкции специфическими дрожжевыми сообществами [Лаптева и др., 2021]. Данные особенности вида-вселенца могут оказывать косвенное благоприятное влияние на нематод-бактериотрофов, способствуя возрастанию их численности.

С другой стороны, бактериотрофы, обладая широкой экологической пластичностью и высокой устойчивостью к различным нарушениям среды, способны адаптироваться к изменениям условий. Кроме того, доминирующие под борщевиком в пос. Эссоила таксоны из группы бактериотрофов – это pp. *Rhabditis* и *Anaplectus*, имеющие значения 1, 2 по *c-p*-шкале Бонгера и считающиеся *r*-стратегами [Bongers, 1990]. Можно заключить, что сформулированная гипотеза о доминировании нематод с низкими значениями по *c-p*-шкале (или *r*-стратегов) в местах

внедрения борщевика не подтвердилась, хотя закономерность и была выявлена в одном локальном местообитании. В целом, анализируя сведения, имеющиеся в литературе, можно отметить, что общая численность нематод в почве под борщевиком как снижалась [Renčo, Baležentienė, 2015; Čerevková et al., 2020], так и демонстрировала разнонаправленные тренды – снижалась или несколько повышалась (за счёт группы бактериотрофов) в зависимости от локации [Renčo et al., 2019].

Таким образом, внедрение нового для региона вида растения в природные сообщества не приводит к значительному снижению численности и разнообразия фауны почвенных нематод, как можно было ожидать в условиях монодоминантных растительных группировок, а значит, предложенная гипотеза в отношении данных параметров не подтвердилась.

В исследованиях почвенных нематод в условиях растительных инвазий авторы отмечают, что эколого-трофическая структура сообществ зависит от разных факторов: типа экосистемы, в которую внедряется инвазивное растение, сезона отбора проб [Čerevková et al., 2020], почвенных характеристик и особенностей растительности, в частности от присутствия других видов растений, кроме инвазивного (показано на примере *H. mantegazzianum*) [Renčo et al., 2021].

Согласно данным литературы, эколого-трофическая структура сообществ нематод в местах произрастания борщевика варьировала значительно: так, отмечено доминирование бактериотрофов и паразитов растений [Renčo, Baležentienė, 2015; Renčo et al., 2019, 2021], нематод, ассоциированных с растениями (root-fungal feeders) [Renčo, Baležentienė, 2015], и фитотрофов в целом (при совместном рассмотрении двух групп, Пр и Аср) [Čerevková et al., 2020]. В данном исследовании в почве выявлено преобладание бактериотрофов, политрофов и нематод, ассоциированных с растениями. Более высокое обилие политрофов (8.9–13.7%) ранее было отмечено под борщевиком в Литве [Renčo, Baležentienė, 2015], другие же исследователи, наоборот, сообщают о низкой численности группы из-за возможной чувствительности к инвазии [Renčo et al., 2019; Čerevková et al., 2020].

Увеличение численности нематод-политрофов отмечалось и нами ранее в собственных исследованиях агроценозов на севере Карелии [Matveeva et al., 2023]. Сообщалось, что некоторые виды нематод-политрофов *in vitro* питались другими нематодами, проявляя хищническое поведение, инцистированными амёбами, гифами грибов, водорослями и даже бактериальными колониями [Muschiol, Traunspurger, 2009]. Известно, что нематоды, ассоциированные с растениями, также имеют широкий спектр питания: они факультативно связаны с растением, способны питаться как за счёт эпидермальных клеток корней, так и содержимым гифов грибов [Yeates et al., 1993a; Okada, Narada, 2007]. Можно предположить, что именно всеядность даёт большие преимущества в сообществах с нестабильной растительной группировкой в условиях Севера.

Известно, что группа нематод-паразитов растений реагировала на внедрение борщевика в экосистему снижением не только численности в целом, но и отдельных её представителей [Renčo, Baležentienė, 2015; Renčo et al., 2019; Čerevková et al., 2020]. Авторы связывают полученную закономерность с особенностями строения корневой системы (стержевая корневая система), которые ограничивают возможность питания фитопаразитов, а также с выделением вторичных метаболитов – токсичных фуранокумаринов, которые вырабатываются растениями в качестве защитного механизма [Jandová et al., 2014; Renčo et al., 2019]. Полученные нами данные не в полной мере согласуются с вышеупомянутыми исследованиями: в пос. Шуя выявлено некоторое снижение обилия фитопаразитов, тогда как в пос. Эссойла, напротив, его увеличение; при этом процент группы в сообществах в почве под борщевиком сохраняется на довольно высоком уровне (12–18%). Так, можно заключить, что типичные для региона таксоны фитопаразитических нематод, имеющие высокую встречаемость в луговых почвах Карелии (например, pp. *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*), способны успешно питаться и поддерживать свою численность на борщевике, чужеродном виде растения.

В целом трофическими группами, обилие

которых статистически значимо изменилось под влиянием растительной инвазии, являются бактериотрофы, микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, причём данные закономерности зафиксированы только в одной исследованной нами локации. Многие авторы отмечают, что реакцию педобионтов на вторжение чужеродного растения определяет не только сам факт инвазии, но и характеристики исходного местообитания [Renčo et al., 2019; De Almeida et al., 2022]. Предполагают, что инвазивные растения скорее не прямо влияют на почвенную фауну, а через модификацию параметров окружающей среды, которые могут изменяться или не изменяться в зависимости от типа местообитания [De Almeida et al., 2022]. Например, изучение почвенных химических показателей в местах внедрения семи разных видов растений показало влияние инвазии, специфичное для конкретного места: концентрации элементов питания увеличивались на участках с изначально низким их уровнем и уменьшались при противоположных условиях; закономерность была значимой для калия, магния, фосфора, марганца и азота [Dassonville et al., 2008].

В данном исследовании статистически значимые закономерности получены между рядом нематологических параметров и следующими экологическими факторами – кислотность почвы, содержание углерода и азота. В целом кислотность, а также обеспеченность азотом и углеродом относятся к наиболее важным факторам, действующим в почве, они незаменимы для функционирования всех организмов [Федорец, Бахмет, 2003]. Установленная нами достоверная связь между содержанием углерода и разнообразием нематод (по индексу Маргалефа) подтверждается литературными данными, полученными для различных типов биоценозов [Gutiérrez et al., 2016; Liu et al., 2016; Renčo et al., 2020]. Количество и качество органического вещества почвы определяют её формирование и, как следствие, влияют на состав и структуру растительного, бактериального, грибного и других компонентов. Повышение содержания органики в почве обеспечивает богатую и разнообразную пищевую базу, что способ-

ствует разнообразию и обилию почвенной биоты. Кроме того, согласно полученным данным, нематоды низких трофических уровней (бактериотрофы, микотрофы) оказались более чувствительны к кислотности почвы, и, несмотря на важную опосредованную роль достаточной обогащённости почв органическим веществом, это не является единственным ключевым фактором для нематод. Кислая среда может приводить к снижению биологической активности почв, подавлять размножение бактерий и снижать их вовлечённость в процессы разложения органики, тем самым лимитируя пищевые ресурсы для бактериотрофов [Robson, Abbott, 1989].

В то же время бактериотрофы, обладая высокой устойчивостью к различным изменениям среды, способны адаптироваться к снижению количества органического вещества в почве, что объясняет установленную для группы отрицательную связь с С и N. В целом величины почвенных параметров, изученных в ходе исследования, были наибольшими в пос. Шуя, там же отмечена более высокая доля паразитов растений и хищников в сообществах нематод. Вторая локация (пос. Эссойла) характеризовалась более бедными почвами (содержание С, N снижается) и полным отсутствием хищников в сообществе, а также меньшей долей паразитов растений. Эти особенности местообитаний, по-видимому, определили выявленную связь между обилием нематод высоких трофических уровней (хищники, паразиты растений) с содержанием азота и углерода в почве. Зависимость паразитов растений от содержания азота, отмеченная в данном исследовании, согласуется с результатами, которые были получены нами при изучении сообществ нематод в почве древесных интродуцентов [Калинкина и др., 2024], но также противоречит некоторым другим результатам [Wasilewska, Bieńkowski, 1985].

Исходя из полученных данных, можно предположить, что именно местоположение исследованного биоценоза в большей степени, чем фактор инвазии, оказывает влияние на почвенные характеристики, а впоследствии и на сообщества нематод. Таким образом, конкретные абиотические и биотические факто-

ры среды, а также их сочетания, действующие в локальных местообитаниях нематод, могут приводить к неожиданным корреляционным взаимосвязям, кроме того, обуславливают необходимость проводить комплексную оценку действующих на организмы экологических факторов.

Заключение

Таким образом, предложенная к рассмотрению гипотеза о том, что в почвах в местах инвазии борщевика Сосновского в луговые экосистемы под влиянием обеднения разнообразия растительности формируются сообщества нематод с низким уровнем разнообразия, численности, доминированием нематод с низкими значениями по *c-p*-шкале (или *r*-стратегов) и с изменением соотношения трофических групп, подтвердилась только отчасти. Установлено, что внедрение нового для региона вида растения в природные сообщества не приводит к значительному снижению численности и разнообразия фауны почвенных нематод, как можно было ожидать в условиях монодоминантных растительных группировок. В условиях преобладания борщевика в структуре сообществ нематод доминировали бактериотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, то есть высокое обилие имели трофические группы нематод с широким спектром питания. С другой стороны, трофическими группами, обилие которых статистически значимо изменилось под влиянием инвазии (в сравнении с лугом), являлись бактериотрофы, микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, причём данные закономерности зафиксированы только в одной исследованной локации. Кроме того, в местах произрастания борщевика в пос. Эссойла высокое обилие имели бактериотрофы родов *Rhabditis* и *Anaplectus*, имеющие значения 1, 2 по *c-p*-шкале Бонгера и считающиеся *r*-стратегами. Несмотря на это, можно заключить, что сформулированная гипотеза о доминировании *r*-стратегов в местах внедрения борщевика не подтвердилась, так как закономерность была выявлена только в одном локальном местообитании. Установлено, что процент группы нематод-паразитов растений в сообществах

в почве под борщевиком сохраняется на довольно высоком уровне, а значит, типичные для региона таксоны фитопаразитов (например, *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*) способны успешно питаться и поддерживать свою численность на чужеродном виде растения. В целом отсутствие значимых различий многих нематологических параметров при сравнении монодоминантных сообществ с борщевиком и контрольных лугов указывает на то, что почвенные нематоды в исследованных нами растительных сообществах являются относительно толерантными и экологически гибкими к воздействию фактора растительной инвазии. Однако из-за широкой распространённости *H. sosnowskyi* в Карелии и большого диапазона заселяемых местообитаний обобщения о влиянии растения на почвенных нематод следует делать с осторожностью, поскольку к настоящему времени были изучены только две локации сплошных зарослей борщевика в одной местности, и далее исследования будут продолжены.

Финансирование

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-00512, <https://rscf.ru/project/24-24-00512/>.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература

- Антипина Г.С., Шуйская Е.А. Семенная продуктивность инвазионного вида борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Южной Карелии // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2009. № 5 (99). С. 23–25.
- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 488 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гольке Г.А., Далькэ И.В., Захожий И.Г. Трансформация растительного покрова залежей при вторжении *Heracleum sosnowskyi* Manden. (на примере Республики Коми) // Биологические и географические аспекты экологии человека: сб. докладов Всероссийской конференции с международным участием им. В.А. Витязевой (12 марта 2021 г., г. Сыктывкар). Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина, 2021. С. 45–49.

- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.
- Инвазивные растения и животные Карелии. Петрозаводск: ПИН: Марков Н.А., 2021. 223 с.
- Калинкина Д.С., Сушук А.А., Матвеева Е.М. Изменяются ли сообщества почвенных нематод в результате интродукции и длительного культивирования древесных растений на территории Субарктики? // Сибирский экологический журнал. 2024. № 4. С. 584–603. DOI: 10.15372/SEJ20240406_
- Кудрин А.А., Сушук А.А. Методы исследования сообществ почвенных нематод // Russ. J. of Ecosystem Ecology. 2022. Vol. 7 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-2-5>
- Лаптева Е.М., Захожий И.Г., Далькэ И.В., Смотрина Ю.А., Генрих Э.А. Влияние инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на плодородие постагрогенных почв Европейского Северо-Востока // Теоретическая и прикладная экология, 2021. № 3. С. 66–73. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073
- Одум Ю. Основы экологии / пер. с англ. М.: Мир, 1975. С. 186–187.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
- van Bezooijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 pp.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 14–19.
- Bongers T., Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring // Trends in Ecology & Evolution. 1999. Vol. 14, no. 6. P. 224–228.
- Brousseau P.-M., Chauvat M., De Almeida T., Forey E. Invasive knotweed modifies predator-prey interactions in the soil food web // Biological Invasions. 2021. Vol. 23. P. 1987–2002. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02485-9>
- Čerevková A., Ivashchenko K., Miklisová D., Ananyeva N., Renčo M. Influence of invasion by Sosnowsky's hogweed on nematode communities and microbial activity in forest and grassland ecosystems // Global Ecology and Conservation. 2020. No. 21. P. 1–11.
- Chen H., Li B., Fang C., Chen J., Wu J. Exotic plant influences soil nematode communities through litter input // Soil Biology and Biochemistry. 2007. Vol. 39. P. 1782–1793. DOI: 10.1016/j.soilbio.2007.02.011
- Dassonville N., Vanderhoeven S., Vanparys V., Hayez M., Gruber W., Meerts P. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe // Oecologia. 2008. Vol. 157, no. 1. P. 131–140. DOI: 10.1007/s00442-008-1054-6
- De Almeida T., Forey E., Chauvat M. Alien invasive plant effect on soil fauna is habitat dependent // Diversity. 2022. Vol. 14, issue 2. P. 61. <https://doi.org/10.3390/d14020061>
- Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. 2001. Vol. 18. P. 13–29.
- Fitoussi N., Pen-Mouratov S., Steinberger Y. Soil free-living nematodes as bio-indicators for assaying the invasive effect of the alien plant *Heterotheca subaxillaris* in a coastal dune ecosystem // Applied Soil Ecology. 2016. Vol. 102. P. 1–9. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.02.005>
- Gaggini L., Rusterholz H.P., Baur B. The invasive plant *Impatiens glandulifera* affects soil fungal diversity and the bacterial community in forests // Applied Soil Ecology. 2018. Vol. 124. P. 335–343.
- Gaggini L., Rusterholz H.P., Baur B. The annual invasive plant *Impatiens glandulifera* reduces hyphal biomass of soil fungi in deciduous forests // Fungal Ecology. 2019. Vol. 39. P. 242–249.
- Glushakova A.M., Kachalkin A., Chernov I. Soil yeast communities under the aggressive invasion of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) // Eurasian Soil Science. 2015. Vol. 48. P. 201–207.
- Gutiérrez C., Fernández C., Escuer M., Campos-Herrera R., Rodríguez M. B., Carbonell G., Rodríguez Martín J. Effect of soil properties, heavy metals and emerging contaminants in the soil nematodes diversity // Environmental Pollution. 2016. Vol. 213. P. 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.02.012>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontological Electronica. 2001. 4 (1). 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Jandová K., Klinerová T., Müllerová J., Pyšek P., Pergl J., Cajthaml T., Dostál P. Long-term impact of *Heracleum mantegazzianum* invasion on soil chemical and biological characteristics // Soil Biology and Biochemistry. 2014. V. 68. P. 270–278. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.10.014
- Liu T., Chen X., Hu F., Ran W., Shen Q., Li H., Whalen J. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: Evidence from a meta-analysis of nematode communities // Agriculture, ecosystems and environment. 2016. Vol. 232. P. 199–207.
- Lozzaro L., Mazza G., d'Errico G., Fabiani A., Giuliani C., Inghilesi A.F., Lagomarsino A., Landi S., Lastrucci L., Pastorelli R., Roversi P.F., Torrini G., Tricarico E., Foggi B. How ecosystems change following invasion by *Robinia pseudoacacia*: insights from soil chemical properties and soil microbial, nematode, microarthropod and plant communities // Science of the Total Environment. 2018. Vol. 622–623. P. 1509–1518. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.017>
- Matveeva E.M., Sushchuk A.A., Kalinkina D.S. Soil Nematodes of Northern Meadows and Agrocoenoses as Bioindicators of the Transformation Degree in Soil Ecosystems // Russian Journal of Ecology. 2023. Vol. 54 (4). P. 311–321. <https://doi.org/10.1134/S1067413623040070>
- Morriën E., Duyts H., Van der Putten W. H. Effects of native and exotic range-expanding plant species on taxonomic and functional composition of nematodes in the soil food web // Oikos. 2012. Vol. 121, no. 2. P. 181–190. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19773.x
- Muschiol D., Traunspurger W. Life at the extreme: meiofauna from three unexplored lakes in the caldera of the Cerro Azul volcano, Galápagos Islands, Ecuador

- // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. P. 235–248. DOI: 10.1007/s10452-008-9202-y
- Okada H., Harada H. Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field // Applied Soil Ecology. 2007. No. 35. P. 582–598.
- Porazinska D.L., Pratt P.D., Giblin-Davis R.M. Consequences of *Melaleuca quinquenervia* invasion on soil nematodes in the Florida Everglades // J. Nematol. 2007. Vol. 39, no. 4. P. 305–312.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing [сайт]. Vienna, Austria, 2020. <http://www.r-project.org/index.html>
- Renčo M., Baležentienė L. An analysis of soil free-living and plant-parasitic nematode communities in three habitats invaded by *Heracleum sosnowskyi* in central Lithuania // Biol. Invasions. 2015. No. 17. P. 1025–1039.
- Renčo M., Kornobis F.W., Domaradzki K., Jakubska-Busse A., Jurová J., Homolová Z. How does an invasive *Heracleum sosnowskyi* affect soil nematode communities in natural conditions? // Nematology. 2019. Vol. 21, issue 1. P. 71–89. DOI: <https://doi.org/10.1163/15685411-00003196>
- Renčo M., Gömöryová E., Čerevková A. The effect of soil type and ecosystems on the soil nematode and microbial communities // Helminthologia. 2020. Vol. 57, no. 2. P. 129–144. <https://doi.org/10.2478/helm-2020-0014>
- Renčo M., Jurová J., Gömöryová E., Čerevková A. Long-term Giant hogweed invasion contributes to the structural changes of soil nematofauna // Plants. 2021. Vol. 10, issue 10. P. 2103. <https://doi.org/10.3390/plants10102103>
- Robson A.D., Abbott L.K. The effect of soil acidity on microbial activity in soils // Soil Acidity and Plant Growth / A.D. Robson (ed.). Sydney: Academic Press, 1989. P. 139–165.
- Rusterholz H.P., Salamon J.A., Ruckli R., Baur B. Effects of the annual invasive plant *Impatiens glandulifera* on the Collembola and Acari communities in a deciduous forest // Pedobiologia. 2014. Vol. 57. P. 285–291.
- Tanner R.A., Varia S., Eschen R., Wood S., Murphy S.T., Gange A.C. Impacts of an invasive non-native annual weed, *Impatiens glandulifera*, on above- and below-ground invertebrate communities in the United Kingdom // PLoS One. 2013. Vol. 8. P. e67271.
- Wasilewska L., Bieńkowski P. Experimental study on the occurrence and activity of soil nematodes in decomposition of plant material // Pedobiologia. 1985. Vol. 28, no. 1. P. 41–57.
- Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // Journal of Nematology. 1993a. Vol. 25, no. 3. P. 315–331.
- Yeates G.W., Wardle D.A., Watson R.N. Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems // Soil biology and biochemistry. 1993b. Vol. 25, no. 7. P. 869–876.
- Yeates G. W., Williams P. A. Influence of three invasive weeds and site factors on soil microfauna in New Zealand // Pedobiologia. 2001. Vol. 45. P. 367–383.

HOW DOES THE INVASION OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* (UMBELLIFERAE) AFFECT SOIL NEMATODE COMMUNITIES IN MEADOW ECOSYSTEMS?

Sushchuk A.A.*, Kalinkina D.S., Matveeva E.M.

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910, Russia
e-mail: *anna_sushchuk@mail.ru

For the first time, data on the fauna of soil nematodes and the structure of their communities under the invasion of Sosnowsky's hogweed *Heracleum sosnowskyi* Manden. into northern meadow ecosystems have been obtained. The study was conducted in the Republic of Karelia in the locations where some of the most extensive densities of hogweed growth currently exist (Essoila village, Pryazhinsky district; Shuya village, Prionezhsky district). The study showed that the abundance and taxonomic diversity of soil nematodes in the hogweed habitats varied greatly. Bacterial feeders, omnivorous and plant-associated nematodes dominated in the community structure, meaning that eco-trophic groups of nematodes with a wide range of nutrition were highly abundant. Based on a comparative analysis of data obtained from two model sites – a monodominant plant community formed by hogweed and a meadow biocenose – the changes in main characteristics of nematode communities occurring upon hogweed introduction into meadow ecosystems were identified. It was found that under hogweed invasion, dominant nematode genera and the ratio of eco-trophic groups changed. However, the total number of identified nematode taxa remained almost the same. Thus, the introduction of a new alien plant species into natural communities does not lead to a significant decrease in the nematode fauna diversity. Regression analysis revealed statistically significant patterns between a number of parameters characterizing soil nematode communities (total nematode number, Margalef's richness index, relative abundances of some eco-trophic groups) and the following environmental factors – soil acidity, total carbon and nitrogen content. Thus, the conducted investigations also allowed assessment of the role of soil conditions as factors in the formation of soil nematode communities under *H. sosnowskyi* invasion into meadow ecosystems.

Keywords: plant invasions, soil nematodes, taxonomic diversity, community structure, abiotic factors, northern ecosystems.

ИНВАЗИЯ *CENCHRUS LONGISPINUS* (POACEAE) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ: РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ

© 2025 Шанцер И.А.*¹, Кулакова Ю.Ю.², Галкина М.А.¹, Разумова О.В.^{1,3},
Дьяченко Е.А.⁴, Кочиева Е.З.⁴

¹ Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Россия, 127276 Москва, Ботаническая ул. 4

² Всероссийский центр карантина растений (ВНИИКР), Россия, 140150, Московская область,
г. о. Раменский, р. п. Быково, ул. Пограничная, д. 32

³ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии,
ул. Тимирязевская 42, Москва, Россия, 127550

⁴ Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН,
119071 Россия, г. Москва, Ленинский проспект, дом 33, строение 2
e-mail: *ischanzer@gmail.com

Поступила в редакцию 21.11.2024. После доработки 14.07.2025. Принята к публикации 14.08.2025

Представлены результаты популяционно-генетического исследования карантинного инвазионного сорняка *Cenchrus longispinus* на юге европейской части России и Украины. Установлено, что, по данным AFLP-маркирования, во всех изученных локальных популяциях наблюдается исключительно низкий уровень генетической изменчивости при полном отсутствии различий в последовательно-стях ДНК ядерных ITS и пяти пластидных регионов. Вероятно, это связано с эффектом основателя и единичностью первоначальной инвазии, произошедшей, скорее всего, во время Великой Отечественной войны. Несмотря на это, все популяции можно разделить на две почти не смешивающиеся между собой группы, различающиеся географическим распространением и векторами расселения. В популяциях вероятно присутствие факультативного апомиксиса и самоопыления, представляющих основные стратегии размножения этого вида.

Ключевые слова: инвазия, *Cenchrus longispinus*, AFLP, популяции, генетическая изменчивость, кластерный анализ.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-188-205

Введение

Ценхрус длинноколючковый (*Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald) – однолетний североамериканский злак, распространившийся в XX–XXI вв. по Южной и Восточной Европе, Среднему Востоку, Северной Африке, Южной Америке и Юго-Восточной Австралии [Greuter, Raus, 2005; Szigetvári, 2008; Făgăraș, 2018; *Cenchrus longispinus*..., 2024]. Во второй половине XX в. этот вид начал распространяться и по территории юга европейской части СССР [Ларіонов, 1951; Протопопова, 1973; Маслова, 1992; Мосякін, 1995; Тохтарь, Фомина, 2010; Schanzer et al., 2013; Есипенко, Саламатин, 2013; Муртазалиев, Мухумаева, 2023]. В систематике рода *Cenchrus* L. до последнего времени наблюдался ряд противоречий, вследствие кото-

рых растение было известно под несколькими названиями, такими как *C. pauciflorus* Benth., *C. incertus* M.A. Curtis и *C. tribuloides* L. Позднее было показано, что правильным и приоритетным названием этого расселившегося в Южной и Восточной Европе вида следует считать *C. longispinus* [Мосякін, 1995; Verloove, Sánchez Gullón, 2012; Кулаков, Кулакова, 2014].

Cenchrus longispinus представляет потенциальную, а местами уже и реальную, опасность для сельского хозяйства юга России и Украины. В связи с этим он включён в перечень карантинных объектов РФ (Приложение к приказу Минсельхоза России от 15 декабря 2014 г. № 501). Опасность этого инвазионного сорняка определяется рядом особенностей его морфологии и экологии. Соцве-

тие у видов ценхруса представляет собой видоизмененную метёлку [Doust, Kellogg, 2002]. Двухцветковые колоски в парциальных соцветиях собраны по два-три и окружены крайне твёрдой колючей шаровидной обёрткой, образованной видоизмененными осями метёлки, в англоязычной литературе называемой специальным термином «bug». Колючки чрезвычайно острые и могут серьёзно ранить людей и домашний скот, особенно опасны они для овец и крупного рогатого скота, у которых при поедании они способны вызвать изъязвления губ, ротовой полости и пищеварительного тракта [Knight, Walter, 2001; Тохтарь, Фомина, 2010]. Эти колючие парциальные соцветия после созревания семян легко обламываются и служат единицами диссеминации. Они легко цепляются не только к одежде людей и шерсти животных, но даже к автомобильным шинам и могут расселяться как путём зоохории, так и путём анемо- и гидрохории [Făgăraş, 2018]. Благодаря этому злак может быстро расселяться по различным местообитаниям с песчаной почвой, в том числе как сорняк пропашных культур, таких как картофель, сорго, арбузы, дыни и кукуруза [Tanji, 2020], снижая урожай за счёт корневой конкуренции и аллелопатического воздействия на культурные растения [Roder et al., 1988; Настуева, 2011], а при массовом разрастании затрудняя или делая вовсе невозможной прополку [Тохтарь, Фомина, 2010]. Семена, находящиеся в твёрдой колючей обёртке, могут прорасти на следующий год после посева или впасть в состояние покоя, оставаясь жизнеспособными в течение последующих 3–5 лет [Тохтарь, Фомина, 2010] или даже больше. По крайней мере, в наших экспериментах семена, полученные из гербарных образцов собранных 10 лет назад, легко и дружно проросли. Перечисленные особенности морфологии и биологии делают *C. longispinus* опасным сорняком, способным причинить значительный экономический ущерб в случае широкой натурализации.

При этом ценхрус длинноколючковый до сих пор остаётся малоизученным видом. Основная масса публикаций, прямо или косвенно затрагивающих различные аспекты изучения ценхруса, посвящена либо указани-

ям на новые местонахождения этого вида во вторичном ареале и на его участие в составе группировок растительности, фенологии и экологии [Настуева, 2011], либо его характеристике как опасного сорняка и методам борьбы с ним, обычно в совокупности с другими сорно-полевыми видами [Даниленкова, 2012]. Сведения по биологии этого вида крайне скудны. Известно, что большинство видов рода *Cenchrus* диплоидны. Основным хромосомным числом для азиатских и африканских видов рода *Cenchrus* считается $n = 9$, а для всех американских видов, в том числе *C. longispinus*, характерно основное число хромосом $n = 17$ [Donadio et al., 2009]. Содержание ДНК в ядрах клеток у североамериканских представителей этого вида составляет $2C = 3,9$ пг [Bai et al., 2012].

Молекулярно-генетические исследования представителей рода *Cenchrus* также ограничены. Монофилия рода была показана в филогенетическом исследовании трибы Paniceae [Doust et al., 2007]. Однако позднее, в специальном исследовании филогении близких родов *Cenchrus* и *Pennisetum*, было показано, что они не вполне монофилетичны, так как ряд видов *Pennisetum* оказываются включёнными в кладу *Cenchrus* [Donadio et al., 2009]. Также была определена последовательность пластидного генома *C. longispinus* и *C. echinatus* и на основе сравнительного анализа разработаны видоспецифичные маркеры [Hyun et al., 2019]. Молекулярно-генетические данные подтвердили наличие факультативного апомиксиса (апоспории) у африканского вида *C. ciliaris* L., широко используемого в Африке и на Ближнем Востоке как фуражная культура (буфельская трава), а также у близкородственных родов трибы Paniceae, в первую очередь видов рода *Pennisetum* [Roche et al., 1999]. Установлено, что апоспория у этих видов контролируется гемизиготной наследуемой группой тесно сцепленных генов [Goel et al., 2003]. Для выявления этого региона у *C. ciliaris* был разработан набор SCAR-маркеров [Ozias-Akins et al., 1998].

Вместе с тем исследований, посвященных структуре и генетике популяций *C. longispinus* или каких-либо иных видов этого рода, до настоящего времени нигде не проводилось.

Целью нашей работы стали оценка внутри- и межпопуляционной изменчивости *C. longispinus* на юге России и Украине, а также вероятные источники, число и время вселений. Так как в силу ряда причин работа над данной статьей заняла очень длительное время, на картах государственные границы показаны так, как они проходили в 2012–2013 гг., когда была собрана основная масса материала. Однако с учётом вхождения в последние годы ряда инфицированных *C. longispinus* территорий юга Украины в состав РФ актуальность нашего исследования за это время только возросла.

Материал и методы

Материал для исследования был собран в 2012–2013 гг. из большого числа локальных популяций на юге России, на Украине, а также в Венгрии и на севере Италии. Как правило,

мы собирали из каждой локальной популяции от 5 до 10 растений (гербарий и высушенные в силикагеле листья), чтобы учесть возможность внутривидовой изменчивости. Для целей дальнейшего анализа некоторые близко расположенные локальные популяции в дальнейшем рассматривались как одна. Так, мы сгруппировали образцы из близко расположенных локальных популяций в 12 условных популяций. Локальной популяцией мы считали любой конкретный пространственно ограниченный участок, на котором были встречены растения *C. longispinus*. Как правило, такие участки не превышали по площади нескольких десятков квадратных метров. В условную популяцию группировались растения из локальных популяций, расположенных на расстоянии от нескольких сот метров до 4–5 км друг от друга. Изученные образцы и популяции перечислены в таблице 1.

Таблица 1. Изученные образцы *Cenchrus* для AFLP-анализа и проверки на вероятность присутствия апомиксиса с использованием SCAR-маркеров

Вид	Популяция-образец (AFLP)	Образец (SCAR)	Гербарная этикетка и полевой номер образца или [условный номер]	Гербарий*
<i>C. longispinus</i>	1-1		Италия, пров. Венеция, Лидо-ди-Йезоло, 500 м к ЮЗ от устья р. Пьяве. Шанцер, Григорьева. 25.07.2013. IEM04	МНА
—"		5	—" IEM06	МНА
—"	2-1	8	Венгрия, Кишкуншаг нац. парк, пишаний степ, стешки. Мойсиенко. 16.08.2012. KNP01	МНА
—"	2-2		—" KNP02	МНА
—"	2-3		—" KNP03	МНА
—"	2-4		—" KNP03	МНА
—"	2-5		Венгрия, ок. 8 км к З от г. Кечкемет, 1 км к ЮВ от дер. Фулопхаза, распаханное песчаное поле по краю виноградника. Шанцер, Григорьева. 24.07.2013. HF04	МНА
—"		6	—" HF01	МНА
—"		7	Венгрия, ок. 40 км к ЮЮВ от Будапешта, в окраине дер. Кунбаракс, на рыхлом песке по меже среди посадок Robinia. Шанцер, Григорьева. 24.07.2013. НК10	МНА
—"	3-1		Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, окр. пос. Голая Пристань, Черноморский заповедник, Солёноозерный участок, близ Сторожевого кордона. Шанцер, Кулакова, Уманец. 18.07.2012. S2-03	МНА
—"	3-2		Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, окр. пос. Голая Пристань, Черноморский заповедник, Ивано-Рыбальчанский участок, близ Рыбальчанского кордона. Шанцер, Кулакова, Уманец. 18.07.2012. R5-08	МНА
—"	3-3	13	Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, окр. пос. Голая Пристань, Черноморский заповедник, Ивано-Рыбальчанский участок, близ Ивановского кордона Шанцер, Кулакова, Уманец. 18.07.2012. R7-01	МНА

Таблица 1. Продолжение

-''-	3-4		-''- R7-03	МНА
-''-	3-5		-''- R7-04	МНА
-''-	4-1	12	Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, пос. Голая Пристань, под забором частного дома. Шанцер, Кулакова, Уманец. 17.07.2012. GP2-03	МНА
-''-	4-2		Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, окр. пос. Голая Пристань, у забора мукомольного комбината, на песке. Шанцер, Кулакова, Уманец. 18.07.2012. GP3-10	МНА
-''-	4-3		Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, пос. Голая Пристань, поле стадиона Детской спортивной школы, разбитые участки, песок. Шанцер, Кулакова. 19.07.2012. GP4-02	МНА
-''-	4-4		Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, пос. Голая Пристань, парк, на песке. Шанцер, Кулакова. 19.07.2012. GP5-01	МНА
-''-	4-5		-''- GP5-04	МНА
-''-	5-1		Украина, Херсонская обл., окр. г. Херсон, лев. берег Днепра, песчаная дорога по дамбе около дач. Шанцер, Кулакова. 21.07.2012. HR1-03	МНА
-''-	5-2		Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, 1 км к С от пос. Труд, на кукурузном поле. Шанцер, Кулакова, Мойсиенко. 21.07.2012. HR2-05	МНА
-''-		10	Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, 2 км к ЮЗ от с. Проминь, на разбитом песке. Шанцер, Кулакова, Мойсиенко. 21.07.2012. HR4-05	МНА
-''-	5-3	9	Украина, Херсонская обл., Скадовский р-н, с. Проминь, обочина песчаной дороги. Шанцер, Кулакова, Мойсиенко. 21.07.2012. HR5-05	МНА
-''-	6-1		Украина, Николаевская о., Октябрьский р-н, окр. Николаевского глиноземного завода. Обочина дороги. Шанцер, Кулакова, Мойсиенко. 22.07.2012. N5-01	МНА
-''-		11	Украина, Херсонская обл., ж.-д. вокзал г. Херсон. На путях и гранитном щебне между путями. Шанцер, Кулакова. 23.07.2012. N9-04	МНА
-''-	7-1		Украина, г. Киев, Броварской просп., между ст. метро «Левобережная» и «Дарница», на рыхлом песке вдоль ж.-д. полотна. Шанцер, Кулакова. 15.07.2012. LD6-01	МНА
-''-	7-2	15	Украина, г. Киев, Броварской просп., между ст. метро «Левобережная» и «Дарница», на рыхлом песке вдоль ж.-д. полотна. Шанцер, Кулакова. 15.07.2012. LD7-01	МНА
-''-	7-3		Украина, г. Киев, Броварской просп., между ст. метро «Левобережная» и «Дарница», на рыхлом песке вдоль ж.-д. полотна. Шанцер, Кулакова. 15.07.2012. LD8-01	МНА
-''-	8-1		Украина, г. Киев, ул. Героев Днепра. На песке у тротуара. Шанцер, Кулакова. 14.07.2012. GD1-01	МНА
-''-	8-2		-''- GD1-02	МНА
-''-	8-3	14	-''- GD1-03	МНА
-''-	9-1		Украина, Крым, близ сортировочного узла ж.-д. ст. в г. Инкерман. Кулакова, Кулаков. 07.2013. I-02	ВНИИКР
-''-	9-2		-''- I-03	ВНИИКР
-''-	9-3		-''- I-04	ВНИИКР
-''-	10-1		[Россия], г. Ростов-на-Дону, ЮВ окр. ботанического сада, ж.-д. насыпь. Куропятников. 13.09.2004. Rost1	RWBG
-''-	10-2		[Россия], Ростов-на-Дону, ж.-д. ст. Кизитеринка. Кулакова, Кулаков. 08.2012. CR3-1	ВНИИКР

-''-	10-3	21	-''- CR3-2	ВНИИКР
-''-	10-4		-''- CR3-4	ВНИИКР
-''-	11-1	20	[Россия], Краснодар, кольцо трамвая. Кулакова, Кулаков. 08.2012. CKR-1	ВНИИКР
-''-	11-2		[Россия], Краснодарский край, ж.-д. ст. Горячий Ключ. Кулакова, Кулаков. 08.2012. GQ-1	ВНИИКР
-''-	11-3		[Россия], Краснодарский край, г. Новороссийск, ж.-д. пути в районе порта. Кулакова, Кулаков. 08.2012. Nov-2	ВНИИКР
-''-	11-4		[Россия], Краснодарский край, Порт Кавказ, вблизи паромной переправы в Крым, по ж.-д. путям. Кулакова, Кулаков. 08.2012. Port10	ВНИИКР
-''-	11-5		[Россия], Краснодарский край, Горячий Ключ, ж.-д. ст. Саратовская. Кулакова, Кулаков. 08.2012. Sar7	ВНИИКР
-''-	12-1	23	Россия, Волгоградская обл., Ворошиловский р-н г. Волгоград. Трамвайные пути в окрестностях остановки «Ул. Ростовская». На супесчаной почве и отсыпке путей. Чиркина. 12.08.2002. VL02-5	МНА
-''-	12-2		Россия, Волгоградская обл., г. Волгоград. Пойма р. Царица близ устья. На песке. Кулакова. 07.08.2012. Volg8	МНА
-''-	12-3	22	Россия, Волгоградская обл., г. Волгоград. Пойма р. Царица близ устья. На песке. Кулакова. 07.08.2012. CV12	МНА
-''-	12-4		Россия, Волгоградская обл., г. Волгоград, автопарковка близ ост. трамвая «Моздокская» на ул. Кулакова. 21.09.2012. CV6/1 (Volg7)	МНА
-''-		16	[Россия], 1 км юго-восточнее ж.-д. вокзала г. Астрахань, на песке у ж.-д. насыпи. Лактионов, Юрцева. 18.08.2003. [MW2]	MW
-''-		17	[Украина], Крым, Симферополь, 9 км N ст. Битумная, на отвалах песка. Ена 7.10.2003 [MW6]	MW
-''-		18	[УССР], Донецкая обл., ж.-д. ст. Дебальцево, на рельсах ж.-д. Тохтарь. 06.10.1990 [МНА1]	МНА
-''-		19	[Россия], Белгородская обл., г. Белгород. Рядом с ж.-д. полотном в 300 м южнее здания ж.-д. вокзала Белгорода. Тохтарь, Фомина. 23.07.2009 [МНА3]	МНА
<i>C. echinatus</i>	ech1		Egypt, Southern Sinai, Sharm el Sheik. J. Rybensky. no. 2007-219 15.04.2002. Ce-219	PRC
<i>C. echinatus</i>	ech2		[USA]: Florida, Alachua County, Morningside Nature Center, disturbed garden. Kabat 55 16.05.2001. Flg01	FLAS
<i>C. spinifex</i>	spi1		SE USA, N Carolina, Carteret Co., Beaufort, Pivers Island, near the bridge. Sandy places. J. Kirschner no. 889 26.09.2008. CsK889	PRA
<i>C. spinifex</i>	spi2		SE USA, N Carolina, Carteret Co., Beaufort, Pivers Island, near the bridge. Sandy places. J. Kirschner no. 890 26.09.2008. CsK890	PRA
<i>C. ciliaris</i>	cil1		Марокко, Рабат, во дворе университета. Шанцер и др. 09.09.2013. RV2b	МНА
<i>C. ciliaris</i>	cil2		-''- RV2f	МНА
<i>C. ciliaris</i>		1, 2, 3, 4	-''- RV1, RV2c, RV2d, RV2e	МНА

* Акронимы гербарных хранилищ приведены по Index Herbariorum (<https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>), кроме Гербария Всероссийского центра карантина растений (ВНИИКР), который не имеет акронима.

В работе были также использованы материалы гербариев Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Ботанического сада Южного федерального университета (RWBG), Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW), Херсонского государственного университета (KHER), Флоридского музея естественной истории (FLAS), Карлова университета в Праге (PRC), Института ботаники Чешской академии наук в Пругонице (PRA) и Всероссийского центра карантина растений (ВНИИКР). В том числе был изучен ряд образцов близких видов (*C. echinatus* L. и *C. spinifex* Cav.), использованных в качестве внешней группы, в которую также были включены образцы *C. ciliaris*, собранные нами в Марокко в 2013 г.

Выделение ДНК и проведение ПЦР

Все наши попытки получить ДНК хорошего качества из листьев гербарных или высушенных в силикагеле образцов оказались безуспешными. Поэтому в дальнейшем для извлечения ДНК использовались только свежие листья проростков. Семена извлекали из колючих соплодий и в дальнейшем проращивали на смоченной водой фильтровальной бумаге в чашках Петри в темноте при комнатной температуре. Всхожесть семян варьировала от 50 до 100%. ДНК выделяли из листьев 3–5 дневных проростков СТАВ методом [Doyle, Doyle, 1987].

Маркеры пластидного и ядерного геномов. Для оценки изменчивости различных потенциальных маркеров ДНК у *C. longispinus* были использованы праймеры для некодирующих пластидных (*psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *trnQ-rps16*, *rpl32-trnL*, интрон гена *rps16*) и ядерных (внутренний транскрибируемый спейсер рибосомального оперона (ITS)) участков, ранее успешно применённых другими авторами в филогеографических и популяционно-генетических исследованиях различных групп растений [Taberlet et al., 1991; Wen, Zimmer, 1996; Shaw et al., 2005, 2007]. Для тестирования образцов *C. longispinus* на возможное присутствие апомиксиса исполь-

зовали набор праймеров, опубликованных в работе [Ozias-Akins et al., 1998]. Условия ПЦР были те же, что в упомянутой работе. Визуализацию продуктов ПЦР проводили электрофорезом в 1,5% агарозном геле в 0,5 × TBE (pH = 8,3) буфере с окрашиванием бромидом этидия (0,5 мкг/мл) при 125 В и фотографировали с использованием гель-документирующей системы GelDoc-It (UVP, США). Контролем служили образцы *C. ciliaris* из Марокко. Во всех случаях была использована ДНК, извлечённая из проростков, полученных из семян, собранных с гербарных образцов.

Фрагментный анализ ДНК (AFLP). AFLP-анализ проводили по стандартной методике [Vos et al., 1995]. В AFLP-анализ брали 300 мкг ДНК каждого образца, гидролизовали рестриктазами *EcoRI* и *TruI* по 3 часа при температуре 37 и 65 °С соответственно, лигировали с соответствующими адаптерами и подвергали двум последовательным раундам селективной амплификации. В первом раунде амплификации были использованы стандартные адаптерные праймеры *Eco+1* и *Tru+1* с одним селективным нуклеотидом на 3'-конце каждого праймера. Для второго раунда амплификации были использованы различные сочетания *EcoRI/TruI* праймеров с двумя или тремя селективными нуклеотидами 3'-конца каждого праймера.

Полученные ПЦР фрагменты разделяли в 6%-м денатурирующем полиакриламидном геле. Электрофорез проводили с помощью гель-анализатора LiCOR 4300 по стандартной методике (LiCOR operator manual). В анализ были включены 40 образцов *C. longispinus* из 12 популяций, в том числе один образец из популяции на севере Италии и 5 образцов из двух локальных популяций в Венгрии (см. табл. 1). В анализ были также включены 6 образцов внешней группы: по 2 образца *C. echinatus*, *C. spinifex* и *C. ciliaris*.

Анализ полученных AFLP-фрагментов проводили в полуавтоматическом режиме с использованием программы CrossChecker [Buntjer, 1999]. Учитывались только чёткие фрагменты. Полученная в результате бинарная матрица (0/1) была проанализирована методами главных координат (PCoA) и кластерного (UPGMA) анализа в программе

PAST 4.11 [Hammer et al., 2001], а также методом байесовской кластеризации в программе STRUCTURE 2.3.4. [Pritchard et al., 2000]. В последнем случае использовалась модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей (allele frequencies correlated). Анализ проводили в течение 600 000 итераций марковской цепи в шести повторностях для $K = 1-7$, период burn-in во всех случаях составлял 100 000 итераций. Результаты анализа в программе STRUCTURE были интерпретированы с использованием ресурсов STRUCTURE Harvester [Evanno et al., 2005; Earl & Holdt, 2012] и CLUMPack [Kopelman et al., 2015]. Популяционно-генетические параметры выборов рассчитывали в программе PopGene 1.32 [Yeh et al., 1999]. Иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) проводили в программе Arlequin 3.5.2.2 [Excoffier et al., 2007]. Для оценки дифференциации локальных популяций также рассчитывали статистику D Джоста [Jost, 2008; Jost et al., 2018; Кузнецов, 2021], характеризующую «истинную дифференциацию», по формуле $D = [(H_T - H_S) / (1 - H_S)] \times [k / (k - 1)]$, где H_T – средняя ожидаемая гетерозиготность для популяции, H_S – средняя ожидаемая гетерозиготность для субпопуляции, k – число субпопуляций.

Определение чисел хромосом и оценка плоидности. Для определения числа хромосом проращивали семена, собранные с образцов HF05 (Венгрия, ок. 8 км к З от г. Кечкемет, 1 км к ЮВ от дер. Фулопхаза, распаханное песчаное поле по краю виноградника. Шанцер, Григорьева 24.07.2013) и VL02 (Россия, Волгоградская обл., Ворошиловский р-н г. Волгоград. Трамвайные пути в окрестностях остановки «Ул. Ростовская». На супесчаной почве и отсыпке путей. Чиркина 12.08.2002), хранящихся в Гербарии ГБС РАН (МНА). Препараты хромосом готовили из молодых, активно растущих корней проростков методом SteamDrope [Kirov et al., 2014] с небольшими модификациями. Предфиксационную обработку проводили в 2 мМ растворе 8-гидроксихинолина при комнатной температуре в течение 4 часов. Фиксацию производили уксусным алкоголем (3 части 96%-го этанола и одна часть ледяной уксусной кислоты), за-

фиксированный материал хранили при -20°C . Полученные постоянные препараты анализировали с использованием фазово-контрастного конденсора. Далее наиболее удачные окрашивали DAPI (4',6-диамидино-2-фенилиндол) в растворе 2xSSC в течение 10 минут и фотографировали на максимальном увеличении (объектив 100x, масляная иммерсия) на флуоресцентном микроскопе Leica DM6 B камерой DFC 9000 GTC (Leica) с использованием программного обеспечения LAS X.

Плоидность растений определяли методом проточной цитометрии на анализаторе плоидности Partec Flo Max в лаборатории Института Ботаники АН Чехии (Пругонице, Чешская Республика) согласно протоколу, описанному в публикациях [Suda, Trávníček, 2006; Doležel et al., 2007]. Были исследованы 7 образцов *C. longispinus* из разных популяций с территории Украины (GD1-02, GP2-02, GP2-03, LD7-01, R7-04) и Венгрии (KNP01, KNP03) (см. табл. 1). Были исследованы высушенные листья гербарных образцов, в качестве внутреннего стандарта использовались листья *Pisum sativum* сорта 'Ctirad'.

Результаты

Анализ фрагментов пластидного и ядерного геномов *C. longispinus*. Мы успешно амплифицировали и секвенировали пластидные межгенные спейсеры *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *trnQ-rps16*, *rpl32-trnL*, интрон гена *rps16*, а также ядерный внутренний транскрибируемый спейсер рибосомального оперона (ITS). Для предварительной оценки внутривидового полиморфизма этих участков использовали ограниченный, от 9 до 12, набор образцов из географически удалённых местонахождений, а также несколько образцов других видов (*C. echinatus*, *C. spinifex* и *C. ciliaris*) в качестве внешней группы. В результате для каждого из 9–12 образцов *Cenchrus* было суммарно проанализировано 2040 н.п. пластидного и 630 н.п. ядерного генома. Однако, несмотря на то что выбранные участки считаются наиболее полиморфными у большинства растений, ни в одном из пяти пластидных участков у *C. longispinus* не удалось выявить внутривидовой изменчивости; последовательности всех образцов оказались

идентичными. Единичные замены и/или индели были выявлены только для образцов внешней группы. Также никакой изменчивости не удалось выявить в последовательностях ядерного внутреннего транскрибируемого спейсера ITS, единичные замены или индели здесь также наблюдались только в сравнении с образцами внешней группы. Это говорит о достаточно высоком внутривидовом консерватизме как *C. longispinus*, так и, вероятно, всего рода. Так как проведённые исследования не выявили полиморфизма у образцов наиболее отдалённых популяций, анализ этих фрагментов на всем массиве образцов не проводили.

AFLP-анализ образцов *C. longispinus*. В AFLP-анализ было взято 50 образцов: 42 образца из локальных популяций *C. longispinus* из России, Украины, Италии и Венгрии и по 2 образца *C. spinifex*, *C. echinatus* и *C. ciliaris* в качестве внешней группы. Для анализа было взято семь AFLP-праймеров с различным сочетанием двух или трёх селективных нуклеотидов на 3'-конце (Е-ACA/М-CGA, Е-ACA/М-CTG, Е-AGG/М-CGA, Е-ACA/М-CCC,

Е-AC/М-CCG, Е-AC/М-CTG, Е-AC/М-CC). Всего было получено 257 AFLP-маркеров, из которых 221 был полиморфным с учётом внешней группы, 52 были полиморфными в пределах исследуемой группы *C. longispinus* с учётом образцов из Италии и Венгрии, 48 – без учёта образца из Италии и только 34 – были полиморфными для образцов ценьхруса длинноколючкового из России и Украины. Таким образом, проведённый AFLP-анализ выявил достаточно низкий уровень генетического разнообразия.

Проведённый кластерный анализ (UPGMA, дистанция Жаккара) чётко отделил 42 образца *C. longispinus* от шести образцов родственных видов с высокими (79–100%) бутстреп-поддержками (рис. 1). Наиболее генетически далёкими от остальных видов, как и ожидалось, оказались два образца *C. ciliaris* из Марокко. Также на дендрограмме в отдельный кластер выделяются два образца *C. echinatus* из США и Египта. Наиболее близкий к *C. longispinus* кластер образуют два образца *C. spinifex* из Флориды (США). Тем не менее дистанция между ними и кластером

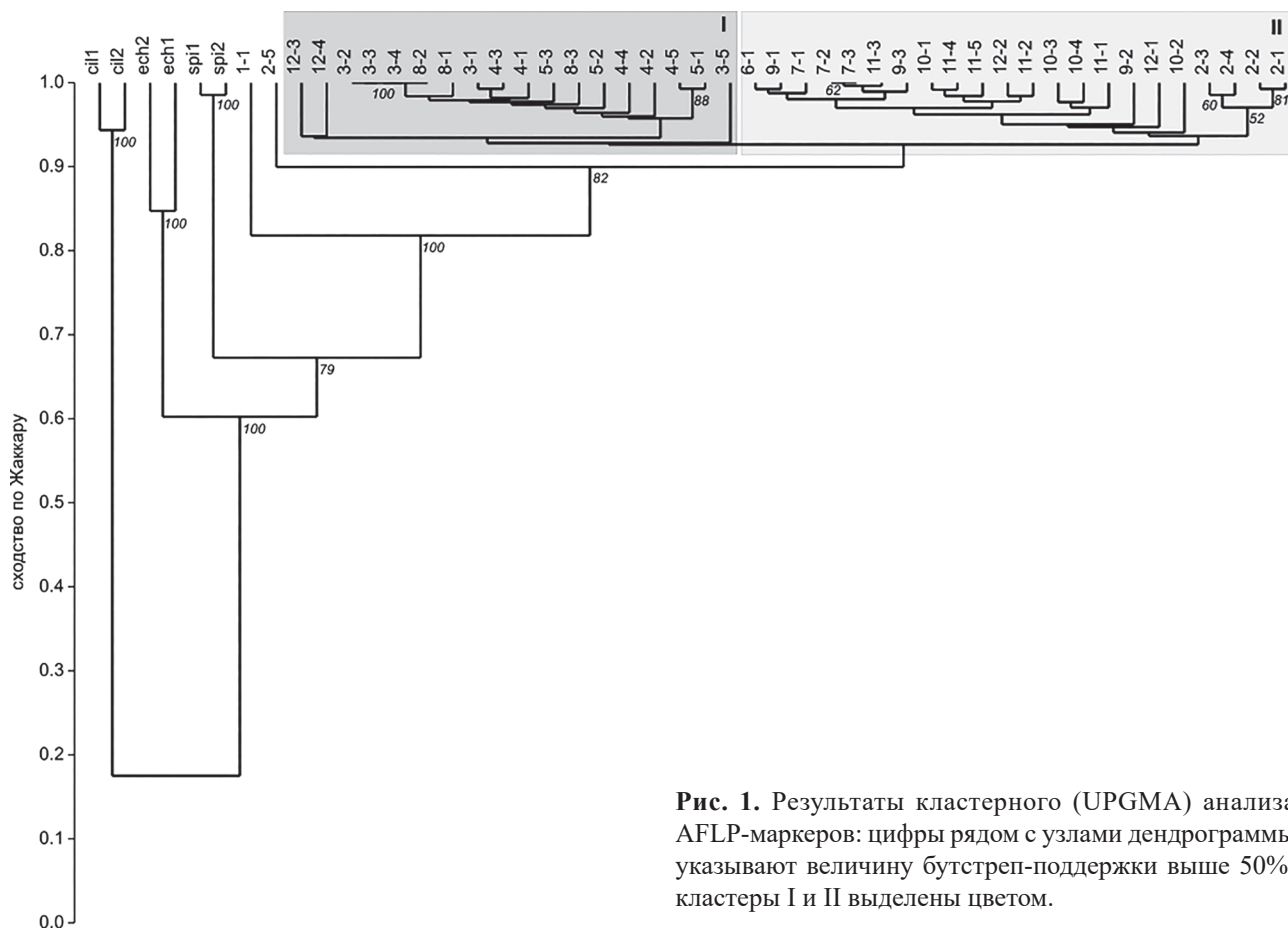


Рис. 1. Результаты кластерного (UPGMA) анализа AFLP-маркеров: цифры рядом с узлами дендрограммы указывают величину бутстреп-поддержки выше 50%; кластеры I и II выделены цветом.

C. longispinus выше, чем между образцами в пределах последнего, что подтверждает правильность определения образцов этих двух морфологически очень сходных видов.

Кластер *C. longispinus* распадается на несколько субкластеров с разной степенью сходства. В пределах исследуемой группы наиболее генетически отличным от остальных оказывается образец из Италии (1-1), образовавший самостоятельный кластер, сестринский по отношению ко всем остальным. Вторым по удалённости оказался образец из Венгрии из окрестностей с. Фулопхаза (2-5), в то время как остальные четыре образца из Венгрии (2-1, 2-2, 2-3, 2-4), хоть и сгруппировались вместе, но кластеризовались с образцами из России и Украины (см. рис. 1).

Остальные 36 образцов *C. longispinus* разделились на два генетически очень близких субкластера I и II, в которых оказались отчасти перемешаны образцы из разных локальных популяций. В I субкластер попали все популяции с территории Херсонской обл. и правобережной части Киева (3, 4, 5 и 8). Во II субкластер оказались объединены образец из окрестностей Николаева (6), образцы с ж.-д. путей в левобережной части Киева (7), образцы из Крыма (9), Ростова-на-Дону (10) и Краснодарского края (11), а также 4 образца из национального парка Кишкуншаг в Венгрии, образовавшие самостоятельный субкластер с низкой поддержкой (2). Образцы из Волгограда (12) попали в оба кластера.

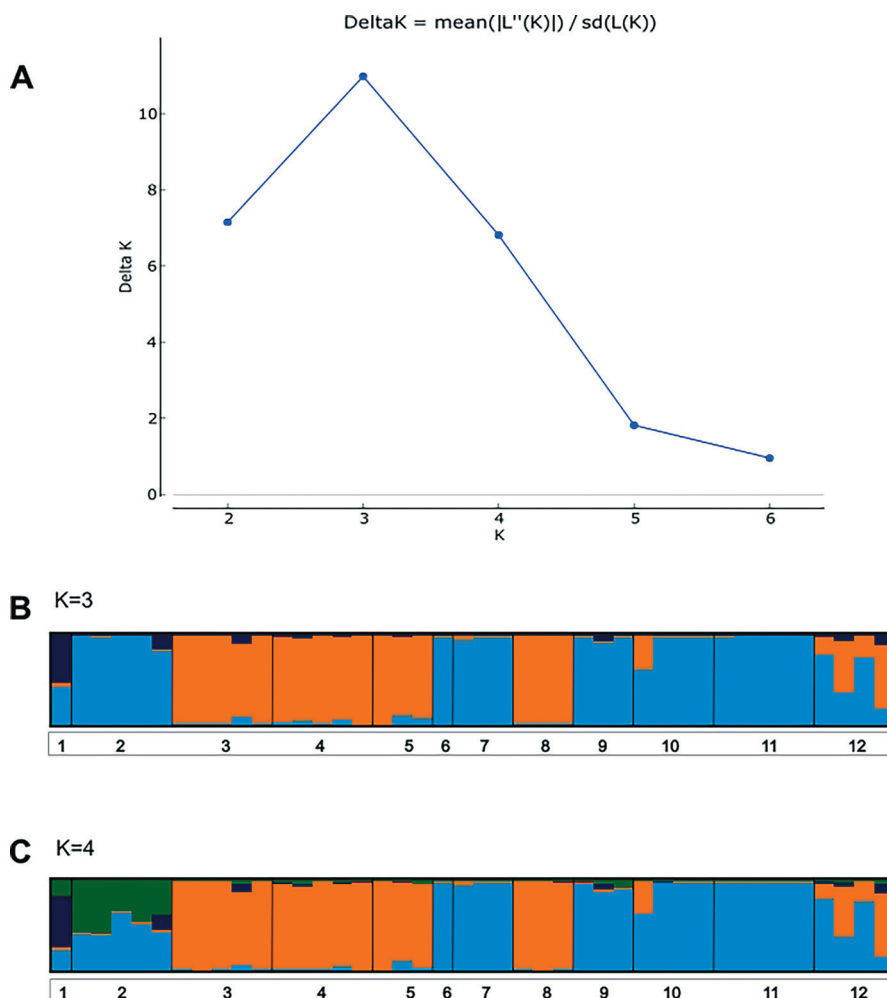


Рис. 2. Результаты анализа в программе STRUCTURE: А – график изменения величины ΔK ; по вертикальной оси указаны значения ΔK , по горизонтальной – число кластеров; В – столбчатая диаграмма распределения апостериорных вероятностей отнесения исследованных образцов к одному из трёх кластеров ($K = 3$); С – столбчатая диаграмма распределения апостериорных вероятностей отнесения исследованных образцов к одному из четырёх кластеров ($K = 4$); кластеры показаны разным цветом: фиолетовый – кластер 0; оранжевый – кластер 1; голубой – кластер 2; зелёный – кластер 3; популяции на столбчатых диаграммах разделены вертикальными линиями, их номера (см. табл. 1) указаны под столбчатыми диаграммами.

Байесовский анализ 42 образцов *C. longispinus* в программе STRUCTURE определил оптимальное число генетических групп в выборке равным трём в соответствии с методом ΔK (рис. 2, А, В). Группа 0 представлена единственным образцом из Италии, который оказался генетически смешанным (admixed) с группой 2 в соотношении примерно 1:1. Остальные образцы всех популяций распределились между группами 1 и 2, в большинстве случаев с низкой степенью генетического смешения. Группа 1, как и в случае иерархического кластерного анализа, включила популяции 3, 4, 5 и 8 (юг Херсонской обл. и правобережье Днепра в Киеве). Для всех образцов группы 1 примесь генетического материала из других групп оказалась крайне низкой.

В группу 2 вошли образцы из популяций 2 (Венгрия), 6 (Николаев), 7 (с ж.-д. путей в левобережной части Киева), 9 (Крым), 10 (Ростов-на-Дону), 11 (Краснодарский край) и 12 (Волгоград). Три образца из Ростова-на-Дону (10-1) и два из Волгограда (12-2, 12-4) оказались значительно генетически смешанными с группой 1. Один образец из Венгрии оказался генетически смешанным с группой 0. При субоптимальном разделении выборки на 4 группы ($K = 4$: рис. 2, С) все образцы из Венгрии выделяются в четвёртую

группу (группа 3), генетически смешанную с группой 2. При этом состав и степень генетического смешения образцов из групп 1 и 2 остаются неизменными по сравнению с $K = 3$. Географическое распространение групп (для $K = 4$) показано на рис. 3. Как видно из рис. 3, образцы и популяции, отнесённые к группе 1, имеют локальное распространение на юге Херсонской обл. и на правобережье Днепра в Киеве. Отдельные генетически смешанные образцы из популяций группы 2 встречены в Ростове-на-Дону и Волгограде. Популяции группы 2 распространены наиболее широко и всегда географически отдельно от популяций группы 1, за исключением отдельных генетически смешанных образцов (10-1; популяция 12).

При этом необходимо также отметить, что в двух из шести запусков программа STRUCTURE не смогла найти оптимального разделения выборки на генетические группы, объединяя все образцы в один кластер при любом заданном числе групп K .

Популяционно-генетический анализ. Анализ изменчивости AFLP-маркеров в программе PopGen проводили, исключив популяцию 1 из Италии, так как она была представлена единственным образцом, наиболее сильно генетически отличающимся от остальных и

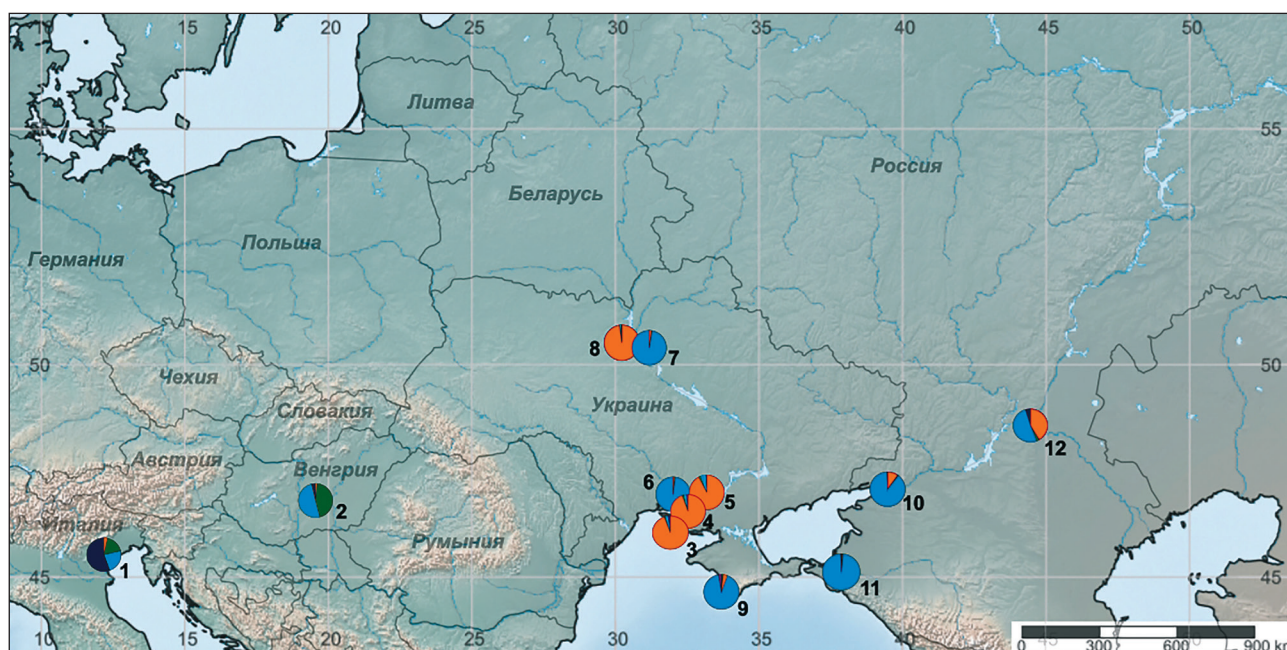


Рис. 3. Географическое распространение кластеров, выявленных в программе STRUCTURE ($K = 4$) в популяциях *Cenchrus longispinus*: номера популяций соответствуют значениям табл. 1; цвета, обозначающие кластеры, соответствуют столбчатой диаграмме на рис. 2, В: 0 – фиолетовый, 1 – оранжевый, 2 – голубой, 3 – зелёный.

Таблица 2. Генетическое разнообразие в популяциях *C. longispinus*

Локальная популяция	N*	na**	ne***	h****	I*****	Число полиморфных локусов	% полиморфных локусов
2	5	1.05±0.21	1.02±0.12	0.02±0.07	0.02±0.11	12	4.67
3	5	1.03±0.16	1.02±0.11	0.01±0.06	0.01±0.09	7	2.72
4	5	1.05±0.22	1.02±0.10	0.01±0.06	0.02±0.09	13	5.06
5	3	1.03±0.16	1.02±0.11	0.01±0.06	0.02±0.09	7	2.72
6	1	—	—	—	—	—	—
7	3	1.00±0.06	1.00±0.06	0.00±0.03	0.00±0.04	1	0.39
8	3	1.02±0.12	1.01±0.09	0.01±0.05	0.01±0.07	4	1.56
9	3	1.03±0.16	1.02±0.10	0.01±0.06	0.02±0.09	7	2.72
10	4	1.05±0.21	1.02±0.12	0.02±0.07	0.02±0.11	12	4.67
11	5	1.03±0.16	1.02±0.11	0.01±0.06	0.01±0.09	7	2.72
12	4	1.06±0.23	1.03±0.14	0.02±0.08	0.03±0.12	14	5.45
Группа 1: 3+4+5+8	15	1.08±0.28	1.02±0.10	0.02±0.06	0.03±0.10	21	8.17
Группа 2: 2+6+7+9+ 10+11+12	24	1.14±0.34	1.04±0.13	0.02±0.08	0.04±0.12	35	13.62
Всего	40	1.19±0.39	1.05±0.17	0.03±0.10	0.05±0.14	48	18.68

* N = число исследованных образцов; ** na = среднее число аллелей; *** ne = эффективное число аллелей; **** h = генетическое разнообразие по Нею; ***** I = информационный индекс Шеннона.

образовавшим самостоятельную, хотя и генетически смешанную, группу 0. Анализ выявил крайне низкое генетическое разнообразие для всех локальных популяций (табл. 2).

Только в двух локальных популяциях (города Волгоград и Херсон) доля полиморфных локусов оказалась чуть выше 5%, в остальных она существенно ниже. Индекс генетического разнообразия Нея (h) для всех локальных популяций оказался близким по величине и не превышающим 0,02 (0,03 для всех популяций в целом). Для двух выявленных кластеров доля полиморфных локусов оказалась 8,17 и 13,62% соответственно, а генетическое разнообразие Нея $h = 0,02$ для обоих. Средняя ожидаемая гетерозиготность для обоих кластеров оказалась крайне низкой, а оценка дифференциации локальных популяций противоречивой: если значения G_{st} в обоих случаях достаточно высоки, то величина D близка к нулю (табл. 3).

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) показал, что 64,07% дисперсии приходится на изменчивость внутри локальных популяций, 23,0% – на изменчивость внутри групп популяций и только 12,93% – на изменчивость между группами. Все индексы фиксации оказались статистически достоверными ($p \ll 0,01$) и равными $F_{sc} = 0.264$ для популяций и $F_{st} = 0.359$ для двух групп.

Числа хромосом и уровень пloidности. Прямой подсчёт чисел хромосом был произведён в корешках проростков из семян двух образцов (из г. Волгоград и Венгрии). В обоих случаях было установлено $2n = 34$ (рис. 4). Из литературы известно, что для американских видов *Cenchrus* характерно основное число хромосом $x = 17$ [Donadío et al., 2009], так что наши растения следует считать диплоидами. Дополнительно мы исследовали ещё 12 образцов методом проточной цитометрии, которые показали одинаковый уровень

Таблица 3. Генетическая дифференциация групп популяций *C. longispinus*

Группа	H_T^*	H_S^{**}	G_{st}	Nm^{***}	D^{****}
1	0,0148±0,0037	0,0095±0.0015	0,3615	0,8832	0,004
2	0,0190±0,0053	0,0098±0.0010	0,4841	0.5327	0,008

* H_T – средняя ожидаемая гетерозиготность для кластера; ** H_S – средняя ожидаемая гетерозиготность для локальной популяции; *** Nm – оценка величины потока генов (число мигрантов на поколение), рассчитанная из G_{st} : $Nm = 0,5(1 - G_{st}) / G_{st}$ [McDermott & McDonald, 1993]; **** D – статистика Джоста.

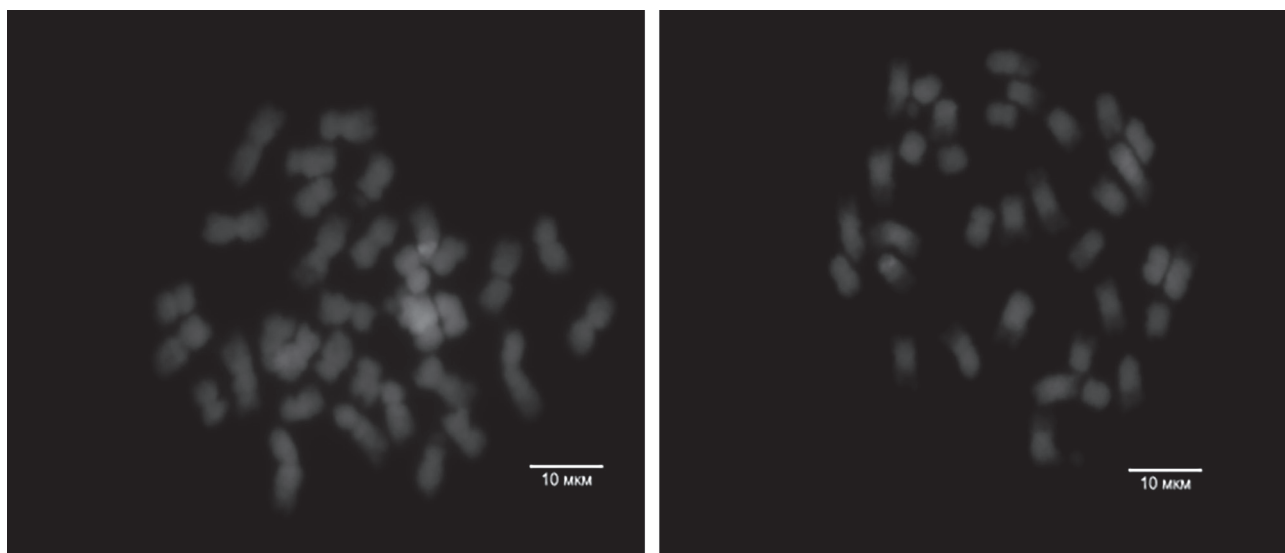


Рис. 4. Метафазные пластинки образцов *C. longispinus* HF05 (слева) и VL02 (справа).

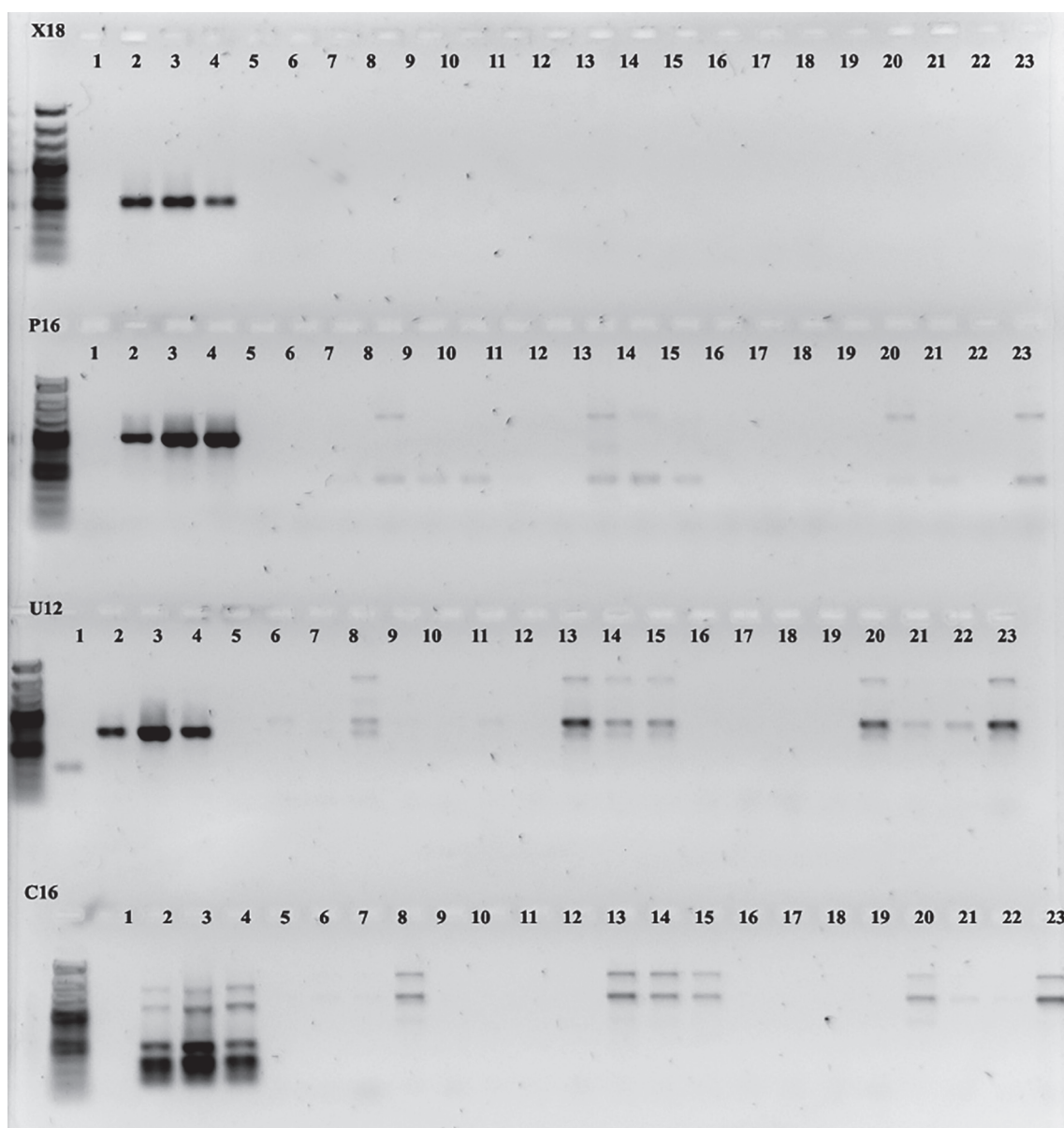


Рис. 5. Результаты электрофореза продуктов ПЦР SCAR-маркеров на гены, контролирующие апоспорию у *C. ciliaris* (1–4) и *C. longispinus* (5–23).

плоидности, у всех образцов было определено количество ДНК 2С около 3,9 пг, что полностью соответствует литературным данным для североамериканских представителей этого вида [Bai et al., 2012].

Апомиксис. Для выявления генов, контролирующих апоспорию у анализируемых образцов *Cenchrus*, было использовано четыре SCAR-маркера (X18, P16, U12, C16). В результате они были выявлены у трёх образцов *C. ciliaris* из четырёх изученных (см. табл. 1; рис. 5). Так, положительный результат дали растения (2–4), выращенные из семян образца RV2, однако у растения (1), полученного из семени образца RV1, маркеров апоспории выявлено не было.

При анализе образцов *C. longispinus* с использованием этих же SCAR-маркеров результат оказался ещё более неоднозначным: удалось амплифицировать только часть маркеров и не у всех образцов. Так, маркер X18 не удалось амплифицировать ни у одного образца. Маркеры P16, U12 и C16 были амплифицированы у образцов 8, 13 (Краснодар), а также 20 и 23 (Волгоград) (рис. 6). У образцов из Киева (14, 15), как с право-, так и с левобережья Днепра, удалось амплифицировать только маркеры U12 и C16, а у образцов 21 и 22, с ж.-д. путей в Ростове-на-Дону и из

устья р. Царица в Волгограде соответственно, был амплифицирован только маркер U12. Не удалось выявить маркеры апомиксиса у образцов 5 (Италия), 6 и 7, собранных в агроценозах в окрестностях деревень Фулопхаза и Кунбаракс в Венгрии; у образцов 9 и 10 из окрестностей с. Проминь в Херсонской обл., образцов 11 с ж.-д. путей в г. Херсон и 12 из пос. Голая Пристань Херсонской обл. Также ни один из маркеров не был выявлен у образцов 16 (Астрахань), 17 (Крым), 18 (Донецкая обл., Дебальцево) и 19 (Белгород) во всех случаях собранных на железнодорожных путях.

Обсуждение

Наше исследование выявило удивительно низкий уровень генетического разнообразия в популяциях *C. longispinus* на территории России и Украины. Оценка уровня генетической дифференциации популяций оказалась неоднозначной. Несмотря на довольно высокие значения индексов G_{ST} , F_{ST} и F_{SC} , значение статистики D , оценивающей «истинный» уровень дифференциации [Jost et al., 2018; Кузнецов, 2021], оказалось близко к нулю. При этом иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) показал, что на межгрупповые различия приходится только 12,93% общей изменчивости, хотя различия

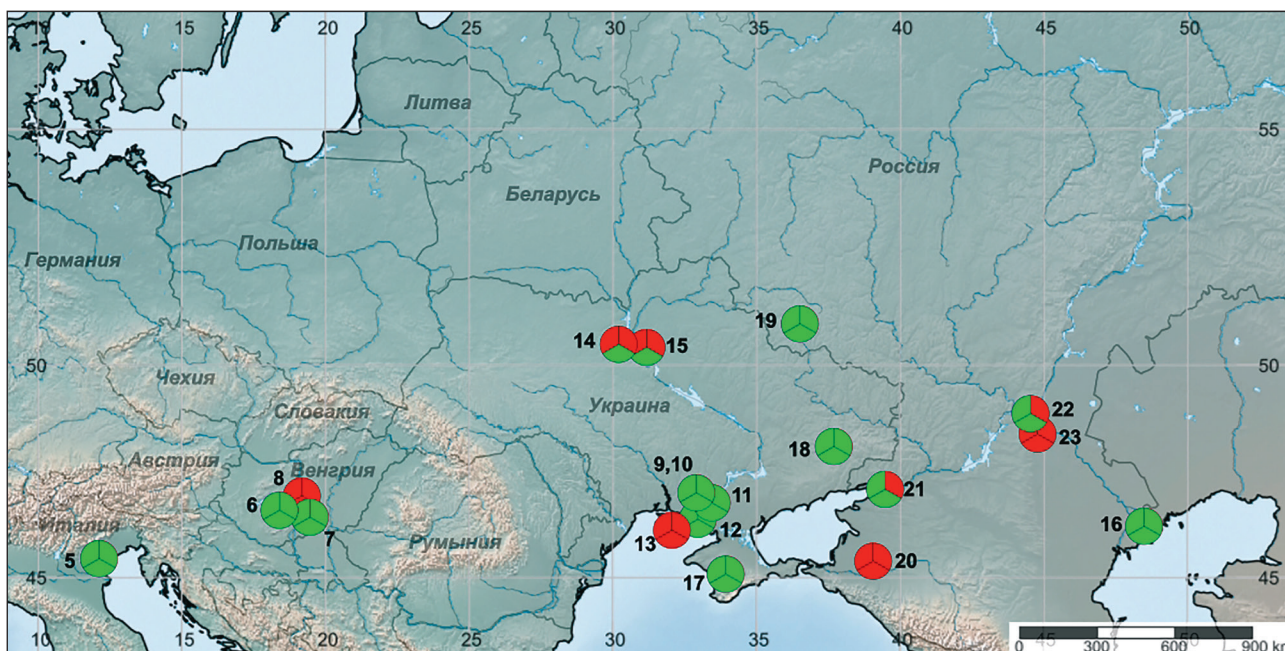


Рис. 6. Географическое распространение образцов *Cenchrus longispinus*, исследованных с помощью SCAR-маркеров P16, U12, C16 на присутствие генов контроля апоспории: номера образцов соответствуют значениям табл. 1; цвета обозначают присутствие (красный) или отсутствие (зелёный) каждого из трёх маркеров.

двух групп популяций достоверны и достаточно значительны ($F_{ST} = 0.359$).

Мы связываем такой результат с общим низким уровнем генетического разнообразия изученных популяций, на что косвенно указывают и упомянутые выше неудачные запуски Байесовского анализа в программе STRUCTURE, не выявившие в выборке различных генетических групп. При этом, несмотря на низкий уровень генетической изменчивости, анализ AFLP-маркеров все же позволил разделить эти популяции на две почти не смешивающиеся друг с другом группы.

Первая группа (субкластер/группа 1) географически приурочена к югу Херсонской обл. и включает в себя в том числе образцы (5-2, 5-3) из окрестностей с. Проминь, где вид *C. longispinus* был впервые обнаружен в 1950 г. (Ларионов, 07.1950, KW!). К этой же группе относятся все образцы из правобережной части Киева. Так же, как и в Херсонской обл., они чаще всего приурочены к приречным и приморским пескам и, как мы предполагаем, могли быть случайно интродуцированы в Киев речным транспортом по Днепру, вероятно, с песчаным грузом.

Вторая генетическая группа (субкластер/группа 2) представлена образцами из Николаева, левобережной части Киева, а также из всех локальных популяций из России, включая Крым и Краснодарский край. Данные популяции чаще всего приурочены к ж.-д. путям с песчаным или мелкогравийным субстратом на путях и насыпях. Таким образом, вторая группа оказалась распространяемой преимущественно ж.-д. транспортом. В популяциях из городов Ростов-на-Дону (10) и Волгоград (12) были обнаружены генетически смешанные образцы с достаточно высокими апостериорными вероятностями отнесения их к обоим кластерам. При этом если в Ростове-на-Дону растения *C. longispinus* были встречены только на ж.-д. путях, то в Волгограде они встречаются как на ж.-д., так и на трамвайных путях, а также на песчаных пустырях близ берега Волги.

Следует отметить, что в этих локальных популяциях генетически смешанными во всех случаях оказались отдельные конкрет-

ные растения. Если в ростовской (10) популяции генетически смешанным оказалось одно растение, а другие три с почти 100%-й вероятностью можно отнести к кластеру II, то в волгоградской популяции (12) генетически смешанными оказались все четыре изученных растения, собранные в разных частях города. Во всех же остальных изученных популяциях практически никакого генетического смешения не наблюдалось. Так как рассматриваемый вид представляет собой однолетник, размножающийся исключительно семенами, подобный характер изменчивости, скорее всего, может говорить о преобладании у него самоопыления, вероятно, в сочетании с факультативным апомиксисом. Последнее отчасти подтверждается нашими результатами, указывающими на присутствие генов комплекса, контролирующего апоспорию, у ряда изученных образцов *C. longispinus*. В сочетании с вероятными различиями в предпочтительных путях проникновения семян обеих групп на новые территории это приводит к поддержанию некоторой изолированности этих групп друг от друга. Мы предполагаем, что в Волгоград представители обоих кластеров были интродуцированы разными путями: по железной дороге и с речным транспортом через Волго-Донской канал. Это впоследствии обеспечило возможность гибридизации между ними и образования генетически смешанной популяции.

Характер генетической изменчивости указывает также на то, что проникновение *C. longispinus* на территорию СССР произошло скорее всего дважды, с последующим расселением этого вида из первоначального места инвазии в Херсонской обл. Наличие только двух генетических групп на территории бывшего СССР говорит о двух вселениях, которые, однако, могли быть и одновременно. Предположения Кухарской и Мырзы [1989], а также Протопоповой [1973] о том, что ценхрус был вселён в Херсонскую обл. ещё до Великой Отечественной войны или даже до революции 1917 г. вместе с семеном или семенами, полученными по почте из США, не имеют никаких документальных подтверждений. Скорее можно согласиться с неизвестным нам (подпись на этикет-

ке неразборчива) коллектором, собравшим *C. longispinus* на виноградниках в Скадовском районе Херсонской обл. 01.06.1951 (образец в Гербарии KW!): «Рослина занесена під час війни».

К сожалению, нам не удалось получить пригодного для выделения ДНК материала *C. longispinus* из Северной Америки, чтобы оценить генетическую близость нашего материала к образцам из естественного ареала. Однако оказалось, что образцы из России и Украины генетически очень сходны с образцами из Венгрии и Северной Италии, где *C. longispinus* появился в 20–30-х годах XX века [Szigetvári, 2008; Făgăraș, 2018]. Это позволяет предполагать, что именно с этих территорий он мог быть вселён на юг Украины во время войны немецкими или венгерскими войсками. Наличие только двух крайне близких генетических групп, вероятно, свидетельствует о единичности первоначального вселения *C. longispinus* в Херсонскую обл. из, вероятнее всего, общего источника. Скорее, именно со случайностью этого вселения и малочисленностью исходных популяций, т.е. эффектом основателя, а также преобладания самоопыления и/или факультативного апомиксиса, связано низкое генетическое разнообразие инвазионных популяций ценхруса.

В инвазионных популяциях филогенетически близкого облигатно апомиктического злака *Pennisetum setaceum* (Forsk.) Chiov. в Аризоне, Калифорнии и на Гавайских островах с помощью ISSR-маркеров вообще не удалось выявить никакой изменчивости [Poulin et al., 2005]. Успешность расселения при низкой генетической изменчивости, возможно, также связана с наличием факультативного апомиксиса и/или самоопыления, обеспечивающего высокую семенную продуктивность: во всех исследованных нами колючих обёртках *C. longispinus* присутствовало по 2–3 хорошо развитых зерновки по числу колосков. При этом ограничение перекрёстного опыления у ценхруса никак не связано с полиплоидизацией или изменениями в содержании ДНК у растений в инвазионных популяциях. Примеры генетически дифференцированных популяций, обладающих крайне низким генетическим разнообразием, известны во вторичных

частях ареала у ряда других инвазионных злаков, таких как однолетние средиземноморский *Aegilops triuncialis* L. в Калифорнии [Meimberg et al., 2006], евроазиатский *Bromus tectorum* L. в Канаде [Valliant et al., 2007] или многолетняя южноамериканская *Cortaderia selloana* (Schult. & Schult.f.) Asch. & Graebn. в Новой Зеландии [Houliston, Goeke, 2017]. Как правило, подобные ситуации интерпретируются, как возникающие вследствие сочетания эффекта основателя и ограниченной способности вида к перекрёстному опылению, т.е. характерны для самоопылителей и апомиктов. При этом, как показано в упомянутых работах, повышенная инвазионная активность отдельных генотипов или их групп часто оказывается никак не связанной с общим уровнем генетического разнообразия популяций.

Вероятно, в случае с *C. longispinus* мы имеем дело с подобной ситуацией. Генетическая структура изученных популяций *C. longispinus* свидетельствует об отсутствии более поздних вселений. С другой стороны, тот факт, что расширение вторичного ареала этого вида на территории России происходит почти исключительно за счёт представителей второго генетического кластера, говорит о его большей способности к расселению на новые территории. Судя по всему, расселение его происходит преимущественно путём случайной интродукции с ж.-д. транспортом.

Благодарности

Мы благодарны проф. И.И. Мойсиенко (Херсонский государственный университет) за помощь в проведении полевых исследований в 2012 г. и за передачу материала из национального парка Кишкуншаг (Венгрия); директору Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины акад. С.Л. Мосякину и кураторам гербариев KW, KHER, FLAS, PRC, PRA за возможность работать с их коллекциями и разрешения на деструктивный отбор образцов фрагментов листьев и семян для молекулярно-генетического анализа.

Финансирование работы

В статье приведены результаты исследований, выполненных в рамках государствен-

ного задания ГБС РАН № 122042600141-3 и 122042700002-6 и ФИЦ «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН № 122040800167-7.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Даниленкова Г.Н. Ситуация с ценхрусом малоцветковым близка к чрезвычайной // Защита и карантин растений. 2012. № 11. С. 35–36.
- Есипенко Л.П., Саламатин В.Н. Новая находка ценхруса малоцветкового в Краснодарском крае // Защита и карантин растений. 2013. № 7. С. 35–36.
- Кузнецов В.М. Оценка генетической дифференциации популяций молекулярным дисперсионным анализом (аналитический обзор) // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2021. Т. 22 (2). С. 67–187. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.2.167-187>
- Кулаков В.Г., Кулакова Ю.Ю. Современная номенклатура и таксономия карантинного для России вида ценхруса // Карантин растений. Наука и практика. 2014. № 7. С. 11–19.
- Кухарская Л.Г., Мырза М.В. *Cenchrus pauciflorus* Benth. – новое в Молдавии адвентивное растение // Флора и растительность. Ботанические исследования. Вып. 5. Кишинев: Штиинца, 1989. С. 112–115.
- Ларіонов Д.К. Ценхрус якорцевий (*Cenchrus tribuloides* L.) на Україні // Ботанічний журнал. 1951. Т. 8, № 3. С. 78–79.
- Маслова И.И. Находка *Cenchrus pauciflorus* (Poaceae) в Крыму // Ботан. журн. 1992. Т. 77 (7). С. 118–119.
- Мосякін С.Л. Рід *Cenchrus* L. (Poaceae) в Україні: огляд номенклатури, систематики та сучасного поширення // Укр. бот. журн. 1995. Т. 52 (1). С. 120–126.
- Муртазалиев Р.А., Мухумаева П.О. О находках некоторых чужеродных видов семейства Роасеае в Дагестане // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 126–130. DOI:10.35885/1996-1499-16-3-126-130
- Настуева Л.А. Особенности развития и вредоносность ценхруса малоцветкового // Защита и карантин растений. 2011. № 6. С. 36.
- Протопопова В.В. Адвентивні рослини лісостепу І степу України. Киев: Наукова думка, 1973. С. 141–142.
- Тохтарь В.К., Фомина О.В. Ценхрус длинноколочковый – ещё один американский «гость» Центрального Черноземья // Защита и карантин растений. 2010. № 12. С. 26–27.
- Bai C., Alverson W.S., Follansbee A., Waller D.M. New reports of nuclear DNA content for 407 U.S. plant species // Annals of Botany. 2012. Vol. 110 (8). P. 1623–1629. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs222>
- Buntjer J.B. Cross Checker v. 2.91. Laboratory of Plant Breeding, Wageningen Agricultural University, Netherlands, 1999.
- Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald in GBIF Secretariat (2021). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei> Accessed via <https://www.gbif.org/species/5289731> (дата обращения 1.11.2024).
- Doležel J., Greilhuber J., Suda J. Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry // Nat. Protoc. 2007. No 2. P. 2233–2244. <https://doi.org/10.1038/nprot.2007.310>
- Donadio S., Giussani L.M., Kellogg E.A., Zuolaga F.O., Morrone O. A preliminary molecular phylogeny of *Pennisetum* and *Cenchrus* (Poaceae-Panicaceae) based on the *trnL-F*, *rpl16* chloroplast markers // Taxon. 2009. Vol. 58 (2). P. 392–404. <https://doi.org/10.1002/tax.582007>
- Doust A.N., Kellogg E.A. Inflorescence diversification in the panicoid “bristle grass” clade (Panicaceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology // Am. J. Bot. 2002. Vol. 89 (8). P. 1203–22. DOI: 10.3732/ajb.89.8.1203
- Doust A.N., Penly A.M., Jacobs S.W.L., Kellogg E.A. Congruence, conflict, and polyploidization shown by nuclear and chloroplast markers in the monophyletic “Bristle Clade” (Panicaceae, Panicoideae, Poaceae) // Systematic Botany. 2007. Vol. 32 (3). P. 531–544. DOI: <http://dx.doi.org/10.1600/036364407782250670>
- Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. 1987. Vol. 19. P. 11–15.
- Earl D., von Holdt B. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conserv. Genet. Resour. 2012. Vol. 4. P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14, No 8. P. 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. Evolutionary Bioinformatics Online. 2007. Vol. 1. P. 47–50. PMID: 19325852; PMCID: PMC2658868.
- Făgăraș M. *Cenchrus longispinus* (Hack) Fernald, one of the most aggressive alien plants on the Romanian Black Sea coast // Diversity in Coastal Marine Sciences. Coastal Research Library. Eds. C.W. Finkl, C. Makowski Vol. 23. P. 383–395. Springer International Publishing AG, 2018. DOI 10.1007/978-3-319-57577-3_1
- Goel S., Chen Z., Conner J.A., Akiyama Y., Hanna W.W., Ozias-Akins P. Delineation by fluorescence in situ hybridization of a single hemizygous chromosomal region associated with aposporous embryo sac formation in *Pennisetum squamulatum* and *Cenchrus ciliaris* // Genetics. 2003. Vol. 163 (3). P. 1069–1082. DOI: 10.1093/genetics/163.3.1069.

- Greuter W., Raus Th. (eds.) Med-Checklist Notulae, 23. // Willdenowia. 2005. Vol. 35. P. 55–64. DOI:10.3372/wi.35.35103
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Houlston G.J., Goeke D.F. *Cortaderia* spp. in New Zealand: patterns of genetic variation in two widespread invasive species // New Zealand Journal of Ecology. 2017. Vol. 41 (1). P. 107–112. DOI: 10.20417/nzjecol.41.13
- Hyun J., Do H.D.K., Jung J., Kim J.-H. Development of molecular markers for invasive alien plants in Korea: a case study of a noxious weed, *Cenchrus longispinus* L., based on next generation sequencing data // PeerJ. 2019. 7:e7965. DOI: 10.7717/peerj.7965
- Jost L. Gst and its relatives do not measure differentiation // Mol. Ecol. 2008. Vol. 17 (18). P. 4015–4026. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x>
- Jost L., Archer F., Flanagan S., Gaggiotti O., Hoban S., Latch E. Differentiation measures for conservation genetics // Evol. Appl. 2018. Vol. 11. P. 1139–1148. <https://doi.org/10.1111/eva.12590>
- Kirov I., Divashuk M., Van Laere K., Soloviev A., Khrustaleva L. An easy “SteamDrop” method for high quality plant chromosome preparation // Mol. Cytogenet. 2014. Vol. 7 (1). P. 1–10. <https://doi.org/10.1186/1755-8166-7-21>
- Knight A.P., Walter R.G. Plants affecting the digestive system / A guide to plant poisoning of animals in North America, 1st ed. Eds. Knight A.P., Walter R.G. Teton NewMedia: Jackson, WY, USA. 2001. 367 p.
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // Mol. Ecol. Resour. 2015. No 15. P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- McDermott J.M., McDonald B.A. Gene flow in plant pathosystems // Ann. Rev. Phytopathol. 1993. Vol. 31. P. 353–373. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.31.090193.002033>
- Meimberg H., Hammond J.I., Jorgensen C.M., Park T.W., Gerlach J.D., Rice K.J., McKay J.K. Molecular evidence for an extreme genetic bottleneck during introduction of an invading grass to California // Biological Invasions. 2006. Vol. 8. P. 1355–1366. DOI: 10.1007/s10530-005-2463-7
- Ozias-Akins P., Roche D., Hanna W.W. Tight clustering and hemizygoty of apomixis-linked molecular markers in *Pennisetum squamulatum* implies genetic control of apospory by a divergent locus that may have no allelic form in sexual genotypes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. Vol. 95 (9). 5127–32. DOI: 10.1073/pnas.95.9.5127
- Poulin J., Weller S.G., Sakai A.K. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // Diversity and Distributions. 2005. Vol. 11. P. 241–247. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2005.00136.x
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945–959.
- Roche D., Cong P., Chen Z., Hanna W.W., Gustine D.L., Sherwood R.T., Ozias-Akins P. An apospory-specific genomic region is conserved between Buffelgrass (*Cenchrus ciliaris* L.) and *Pennisetum squamulatum* Fresen // Plant J. 1999. Vol. 19 (2). P. 203–208. DOI: 10.1046/j.1365-313x.1999.00514.x
- Roder W., Waller S.S., Stubbendieck J.L. Allelopathic effects of sandbur leachate on switchgrass germination: observations // J. of range management. 1988. Vol. 41 (1). P. 86–87.
- Schanzer I., Kochieva E.Z., Kulakova Y.Y. *Cenchrus longispinus* invasion in Russia and Ukraine: a preliminary analysis of molecular data. The IV International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic”: Programme and book of abstracts. 2013. September, 22–28 th, Borok, Russia. Yaroslavl: Publisher’s Bureau Filigran. P. 155.
- Shaw J., Lickey E.B., Beck J.T., Farmer S.B., Liu W., Miller J., Siripun K.C., Winder C.T., Schilling E.E., Small R.L. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis // Am. J. Bot. 2005. Vol. 92 (1). P. 142–166. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.1.142>
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94 (3). P. 275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>
- Suda J., Trávníček P. Estimation of relative nuclear DNA content in dehydrated plant tissues by flow cytometry // Current Protocols in Cytometry. 2006. Vol. 38. P. 7.30.1–7.30.14. <https://doi.org/10.1002/0471142956.cy0730s38>
- Szigetvári C. Coast sandspur (*Cenchrus incertus* M. A. Curtis) // The most important invasive plants in Hungary. Eds. Botta-Dukát Z., Balogh L. Institute of Ecology and Botany Hungarian Academy of Sciences: Vácrátót, Hungary, 2008. P. 9–12.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // Plant Mol. Biol. 1991. Vol. 17 (5). P. 1105–1109. <https://doi.org/10.1007/BF00037152>
- Tanji A. Notes about two summer annual grass weeds in Morocco: *Dinebra retroflexa* and *Cenchrus longispinus* (Poaceae). Fl. Medit. 2020. Vol. 30. P. 113–119. <https://doi.org/10.7320/FIMedit30.113>
- Valliant M.T., Mack R.N., Novak S.J. Introduction history and population genetics of the invasive grass *Bromus tectorum* (Poaceae) in Canada // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94 (7). P. 1156–1169. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.7.1156>
- Verloove F., Sánchez Gullón E. A taxonomic revision of non-native *Cenchrus* s.str. (*Panicaceae*, *Poaceae*) in the Mediterranean area // Willdenowia. 2012. Vol. 42. P. 67–75. <http://dx.doi.org/10.3372/wi.42.42107>
- Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijans M., van de Lee T., Hornes M., Friters A., Pot J., Paleman J., Kuiper M., Zabeau M. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting // Nucleic Acids Research. 1995. Vol. 23, No 21. P. 4407–4414. <https://doi.org/10.1093/nar/23.21.4407>

Wen J., Zimmer E. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): Inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Molec. Phylogen. Evol. 1996. No 6. P. 167–177. DOI: 10.1006/mpev.1996.0069

Yeh F.C., Yang R.C., Boyle T. POPGENE Version 1.32: Microsoft Window-Based Freeware for Population Genetics Analysis. 1999. University of Alberta, Edmonton.

AN INVASION OF *CENCHRUS LONGISPINUS* (POACEAE) IN EASTERN EUROPE: RESULTS OF MOLECULAR GENETIC ANALYSES

Schanzer I.A.¹, Kulakova Y.Y.², Galkina M.A.¹, Razumova O.V.^{1,3}, Dyachenko E.A.⁴, Kochieva E.Z.⁴

¹ Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya Ul. 4, Moscow, Russia, 127276

² All-Russian Plant Quarantine Center (VNIKR), Pogradichnaya ul. 32, Bykovo, Ramenskiy distr., Moscow prov., Russia, 140150

³ All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Timiryazevskaya ul. 42, Moscow, Russia, 127550

⁴ Federal Research Center “Fundamentals of Biotechnology”, Leninskiy pr. 33, 2, Moscow, Russia, 119071
e-mail: [*ischanzer@gmail.com](mailto:ischanzer@gmail.com)

Here we present the results of population genetic study of a quarantine invasion weed *Cenchrus longispinus* in the south of European Russia and Ukraine. AFLP analyses revealed an extremely low genetic variability in all the populations studied. The DNA sequences of nuclear ITS and five plastid regions appeared to be identical in all the samples of *C. longispinus*. We suppose this is due to the founder effect and singularity of the introduction event, probably occurred during the World War II. Despite this low genetic variability, all the populations in Russia and Ukraine can be divided into two almost not mixing groups differing from each other by geographic distribution and vectors of spreading. It seems highly probable that self-fertilization and facultative apomixis are the main breeding strategies of *C. longispinus*.

Keywords: invasion, *Cenchrus longispinus*, AFLP, populations, genetic variability, cluster analysis.

FIRST RECORD OF COLONIAL BREEDING OF THE CATTLE EGRET (*BUBULCUS IBIS*) IN THE DEMOCRATIC PEOPLE'S REPUBLIC OF KOREA

Ji-Hyang Yun, Kwang-Il An *, Song-Guk Kim, Yong-Min Ri, Po-Un Choe,
Nam-Hyok Kim, Chol-Il Yun

Faculty of Forest Science, Kim Il Sung University, Pyongyang, DPR Korea

*Corresponding author (K.I. An):

e-mail: ki.an1223@ryongnamsan.edu.kp

Received March 17, 2025; revised August 23, 2025; accepted August 31, 2025

This study provides new information on the first colonial breeding of an alien species, the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) in Mangyongdae-dong, Mangyongdae district, Pyongyang, DPR Korea. Mangyongdae forest with a total vegetation area of 112 hectares has been used as a breeding habitat for ardeid species (Black-crowned Night-heron *Nycticorax nycticorax*, Great Egret *Ardea modesta*, Intermediate Egret *Egretta intermedia*, Little Egret *Egretta garzetta*, and Grey Heron *Ardea cinerea*) since the 1990s. In 2024, we first found the breeding population of Cattle Egret *Bubulcus ibis* in a subplot of the forest in Mangyongdae. Reproductive behavior was observed from mid-May to mid-September. Nests were found in 101 trees of 16 different species. The average height of nesting trees was 11.1 ± 2.9 m. The total number of active nests was 907 and the density of nests per tree was $8.98 \text{ nests tree}^{-1}$. Mean clutch size was 2.89 ± 0.94 eggs per nest ($n=84$), and the most common clutch size was three (50%). Mean hatch success was 2.77 ± 0.81 hatched eggs per nest ($n=52$). This finding suggests a possibility of expansion of Cattle Egrets' breeding area in the future in DPR Korea therefore a potential habitat management strategy should be developed.

Keywords: Cattle Egret; alien species; *Bubulcus ibis*; breeding site; DPR Korea

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-206-207

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

References

- Ayaş, Z., Nest site characteristics and nest densities of Ardeids (Night Heron: *Nycticorax nycticorax*, Grey Heron: *Ardea cinerea*, and Little Egret: *Egretta garzetta*) in the Nallihan Bird Sanctuary (Sariyar Reservoir, Ankara, Turkey), Turkish Journal of Zoology, 2008, vol. 32, pp. 167–174.
- Brazil, M., Birds of east Asia, Christopher helm, London: 2009.
- Charalambidou, I., and Gucel, S., First Record of Mixed-species Heron Colony: Cattle Egret (*Bubulcus ibis*), Squacco Heron (*Ardeola ralloides*) and Little Egret (*Egretta garzetta*) Breeding at Famagusta Freshwater Lake in Cyprus, *Sains Malaysiana*, 2013, vol. 42, pp. 1425–1430.
- Dragonetti, M., and Giovacchini, P., Aspects of breeding biology of Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) in a Grosseto province colony (Tuscany, central Italy), *Avocetta*, 2009, vol. 33, pp. 99–204.
- Dusi, J.L., Impact of egrets on an upland colony area, Proceedings of the Colonial Waterbird Group, 1977, vol. 1, pp. 128–130.
- Dusi, J.L., Heron colony effects on man, Proceedings of the Colonial Waterbird Group, 1979, vol. 3, pp. 143–144.
- Etezadifar, F., and Barati, A., Nest-site selection of Western Reef Heron (*Egretta gularis*) in relation to mangrove (*Avicennia marina*) structure in the Persian Gulf: implication for management, *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 310, pp. 74–79.
- Farinha, J.C., and Leita, D., The size of heron colonies in Portugal in relation to foraging habitat, *Colonial Waterbirds*, 1996, vol. 19, pp. 108–114.
- Firdausy, M.S., Mardiatuti, A., and Mulyani, Y.A., The Community of Ardeidae Family and Distribution of Nest Trees in Pulau Rambut Wildlife Sanctuary, Jakarta Bay, Indonesia, *Advances in Biological Sciences Research*, 2021, vol. 11, pp. 242–245.
- Grant, K.R., and Watson, J., (1995) Controlling nuisance egret and heron rookeries in Oklahoma, Great Plains Wildlife Damage Control Workshop Proceedings, vol. 435, pp. 32–33.
- Hafner, H., Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de hérons (*Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop., *Ardeola i. ibis* L., *Nycticorax n. nycticorax*

- L.) pendant leurnidification en Camargue, PhD thesis, Université Paul Sabatier, France: 1977.
- Hafner, H., Le succès de la reproduction de quatre espèces d'Ardéidés *Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop., *Ardeola i. ibis* L., *Nycticorax n. nycticorax* L. en Camargue, *La Terre et la Vie*, 1978, vol. 32, pp. 279–289.
- Jackson, J.A., Bock, W.J., and Olendorf, D., Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd ed, vol. 8, Birds I. Gale, London: 2003.
- Joshi, P., and Srivastava, V.K., Breeding biology and nest site selection of Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) in Tawa reservoir and surrounding area of Hoshangabad district (M.P), *Asian Journal of Experimental Biological Sciences*, 2012, vol. 3, pp. 525–530.
- Kour, D.N., and Sahi, D.N., Studies on the community ecology of cattle egrets *Bubulcus ibis coromandus* (Boddaert) in Jammu (Jammu and Kashmir), India, *African Journal of Ecology and Ecosystems*, 2021, vol. 8, pp. 1–7.
- Kushlan, J.A., and Hafner, H., Heron Conservation, Academic Press, London; 2000.
- Manisha, V.E., and Dwivedi, A., Reproductive behavior and habitat use of cattle egret (*Bubulcus ibis*) in Lucknow, Uttar Pradesh. *CIBTech Journal of Zoology*, 2020, vol. 9, pp. 21–29.
- McDonald, K.W., McClure, C.J.W., Rolek, B.W., and Hill, G.E., Diversity of birds in eastern North America shifts north with global warming, *Ecology and Evolution*, 2012, vol. 2, pp. 3052–3060.
- Mora, M., and Miller, J.M., Foraging flights, reproductive success, and organochlorine contaminants in cattle egrets nesting in a residential area of Bryan, Texas, *Texas Journal of Science*, 1998, vol. 50, pp. 205–214.
- Prosper, J., and Hafner, H., Breeding aspects of the colonial Ardeidae in the Albufera de Valencia, Spain: Population changes, phenology, and reproductive success of the three most abundant species, *Colonial Waterbirds*, 1996, vol. 19, pp. 98–107.
- Samraoui, F., Menai, R., and Samraoui, B., Reproductive ecology of the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) at Sidi Achour, north-eastern Algeria, *Ostrich*, 2007, vol. 78, pp. 481–487. <https://doi.org/10.2989/OSTRICH.2007.78.2.58.172>
- Sbiki, M., Chenchouni, H., and Si Bachir, A., Population increase and nest-site selection of Cattle Egrets *Bubulcus ibis* at a new colony in drylands of north-east Algeria, *Ostrich*, 2015, vol. 2015, pp. 1–7. <http://dx.doi.org/10.2989/00306525.2015.1067931>
- Si Bachir, A., Ecologie du Héron garde-bœufs, *Bubulcus ibis* (Linné, 1758), dans la région de Bejaia (Kabylie de la Soummam, Algérie) et son expansion en Algérie, PhD thesis, Université Paul Sabatier, France: 2005.
- Si Bachir, A., Barbraud, C., Doumandji, S., and Hafner, H., Nest site selection and breeding success in an expanding species, the Cattle Egret *Bubulcus ibis*, *Ardea*, 2008, vol. 96, pp. 99–107.
- Si Bachir, A., Ferrah, F., Barbraud, C., Céréghino, R., and Santoul, F., The recent expansion of an avian invasive species (the Cattle Egret *Ardea ibis*) in Algeria, *Journal of Arid Environments*, 2011, vol. 75, pp. 1232–1236. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.021>
- Şekercioğlu, Ç.H., Primack, R.B., and Wormworth, J., The effects of climate change on tropical birds, *Biological conservation*, 2012, vol. 148, pp. 1–18.
- Telfair, R.C., II, Thompson, B.C., and Tshirhart, L., Nuisance heronries in Texas: characteristics and management, Texas Parks and Wildlife Department, Austin, Texas: 2000.
- Van Der Bosh, F., Hengeveld, R., and Metz, J.A.J., Analysing the velocity of animal range expansion. *Journal of Biogeography*, 1992, vol. 19, pp. 135–150.
- Yuan, H., Shao, X., Zhao, Y., Xiong, J., and Wu, M., Long-term egret (*Egretta garzetta*) habitation alters topsoil and subsoil phosphorus fractions and bacterial communities in coastal wetlands, *Biology and Fertility of Soils*, 2023, vol. 59, pp. 179–190.

A RETROSPECTIVE ON THE ENVIROMENTAL AND SOCIO-ECONOMIC IMPACTS ASSOCIATED WITH REGULATED INVASIVE MAMMAL SPECIES IN SOUTH AFRICA

Moleseng C. Moshobane^{1,2*}, Fortune Ravhuanzwo¹, Lisa Tedeschi^{3,4},
Ndivhuwo Shivambu^{5, 2}, Tinyiko C. Shivambu⁶, Takalani Nelufule⁶

¹South African National Biodiversity Institute, Pretoria National Botanical Garden, 2 Cussonia Avenue, Brummeria, Silverton, 0184, South Africa

²Department of Biology and Environmental Sciences, Sefako Makgatho Health Sciences University, Ga-Rankuwa, South Africa

³Global Mammal Assessment Programme, Department of Biology and Biotechnologies, Sapienza University of Rome, Viale dell'Università 32, 00185 Rome, Italy

⁴BioInvasions, Global Change, Macroecology-Group, Department of Botany and Biodiversity Research, University of Vienna, Rennweg 14, Vienna 1030, Austria.

⁵Department of Nature Conservation, Tshwane University of Technology, Private Bag X680, Pretoria West 0001, South Africa

⁶Department of Environmental Sciences, University of South Africa, Private Bag X6, Florida Science, Campus, 1710, South Africa

* Corresponding author: Moleseng C. Moshobane

e-mail: moshobanemc@gmail.com

Received November 26, 2024; revised July 14, 2025; accepted August 31, 2025

On a global scale, invasive alien species (IAS) pose major negative threats to biodiversity and human socio-economic affairs. The degree of invasiveness and associated impacts vary significantly between species. Legal regulations relating to the management of IAS require evidence-based scientific research regarding their impacts. Therefore, the assessment of the IAS impact is a critical component of their effective management. In this study, the Generic Impact Scoring System (GISS) was used to assess the Environmental and Socioeconomic impacts of regulated mammal taxa of South Africa. In total, 45 regulated invasive mammal taxa were identified and 34 were assessed for both environmental and socio-economic impacts. The species scoring the highest environmental impact was the Red deer (*Cervus elaphus*), followed by the Axis deer (*Axis axis*), while the species scoring the highest socio-economic impacts was the Sika deer (*Cervus Nippon*). There was no statistically significant difference between overall environmental and socio-economic impact scores ($V = 17$, $P = 0.173$). Order Artiodactyla had the overall highest environmental impact score, followed by Rodentia. There was a significant difference between the levels of mechanisms for both environmental and socio-economic impact categories ($P < 0.05$). Our findings reaffirm the significant impacts associated with invasive mammal species. The outcomes of this study contribute to the management, particularly the regulation and the listing processes, of regulated alien mammal species. Due to competing interests for limited resources and a large number of IAS, biodiversity managers require process and evidence-based analytical tools to manage and mitigate the impacts of invasive species. We, therefore, call for a frequent assessment of the regulated species.

Keywords: biodiversity management, invasive alien species, mammal species, management prioritization, policy and regulation

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-208-211

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

References

- Allen T., Murray K.A., Zambrana-Torrel C., Morse S.S., Rondinini C., Di Marco M., Breit N., Olival K.J., Daszak P. Global hotspots and correlates of emerging zoonotic diseases, Nat. Commun., 2017, vol. 8, p. 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00923-8>.
- Banks P.B. Hughes N.K. A review of the evidence for potential impacts of black rats (*Rattus rattus*) on wildlife and humans in Australia, Wildl. Res., 2012, vol. 39, p. 78. <https://doi.org/10.1071/WR11086>.
- Barrios-Garcia M.N., Ballari S.A. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review, Biol.

- Invasions, 2012, vol. 14, pp. 2283–2300. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0229-6>.
- Borroto-Páez R., Mancina C.A. Biodiversity and conservation of Cuban mammals: past, present, and invasive species, *J. Mammal.*, 2017, vol. 98, pp. 964–985. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx017>.
- Chinchio E., Romeo C., Crotta M., Ferrari N. Knowledge gaps in invasive species infections: Alien mammals of European Union concern as a case study, *Sci. Total Environ.*, 2022, vol. 846, p. 157448. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157448>.
- Cramer M.D., Mazel A.D. The past distribution of giraffe in KwaZulu-Natal South, *Afr. J. Wildl. Res.*, 2007, vol. 37, pp. 197–201.
- Cripps J.K., Pacioni C., Scroggie M.P., Woolnough A.P., Ramsey D.S. Introduced deer and their potential role in disease transmission to livestock in Australia, *Mamm. Rev.*, 2019, vol. 49, pp. 60–77. <https://doi.org/10.1111/mam.12142>.
- Cuthbert R.N., Pattison Z., Taylor N.G., Verbrugge L., Diagne C., Ahmed D.A., Leroy B., Angulo E., Briski E., Capinha C., Catford J.A. Global economic costs of aquatic invasive alien species, *Sci. Total Environ.*, 2021, vol. 775, p. 145238. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145238>.
- Davis N.E., Bennett A., Forsyth D.M., Bowman D.M., Lefroy E.C., Wood S.W., Woolnough A.P., West P., Hampton J.O., Johnson C.N. A systematic review of the impacts and management of introduced deer (family Cervidae) in Australia, *Wildl. Res.*, 2016, vol. 43, pp. 515–532. <https://doi.org/10.1071/WR16148>.
- de la Cruz-Hernández N., López-Acevedo E., Torres-Rodríguez L., Aguirre-Guzmán G. Fatal parasitosis in blackbucks (*Antilope cervicapra*): A possible factor risk in hunting units, *Rev. MVZ Cordoba*, 2015, vol. 20, pp. 5046–5052. <https://doi.org/10.21897/rmvz.18>.
- Diagne C., Leroy B., Vaissière A.C., Gozlan R.E., Roiz D., Jarić I., Salles J.M., Bradshaw C.J., Courchamp F. High and rising economic costs of biological invasions worldwide, *Nature*, 2021, vol. 592, pp. 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>.
- Essl F., Lenzner B., Bacher S., Bailey S., Capinha C., Dae- hler C., Dullinger S., Genovesi P., Hui C., Hulme P.E., Jeschke J.M. Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment, *Glob. Chang. Biol.*, 2020, vol. 26, pp. 4880–4893. <https://doi.org/10.1111/gcb.15199>.
- Giménez L., Exton M., Spitzner F., Meth R., Ecker U., Jung- blut S., Harzsch S., Saborowski R., Torres G. Exploring larval phenology as predictor for range expansion in an invasive species, *Ecography (Cop.)*, 2020, vol. 43, pp. 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/ecog.04725>.
- Glover B., Macfarlane M., Bengis R., O'Dell J., Steyl J., van Heerden H., Abernethy D. Investigation of *Brucella melitensis* in Sable Antelope (*Hippotragus niger*) in South Africa, *Microorganisms*, 2020, vol. 8, p. 1494. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8101494>.
- Gren I.-M., Isacs L., Carlsson M. Costs of alien invasive species in Sweden, *Ambio J. Hum. Environ.*, 2009, vol. 38, pp. 135–140. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-38.3.135>.
- Hagen B.L., Kumschick S. The relevance of using various scoring schemes revealed by an impact assessment of feral mammals, *NeoBiota*, 2018, vol. 75, pp. 37–75. <https://doi.org/10.3897/neobiota.38.23509>.
- Hegel C.G.Z., Marini M.Â. Impact of the European wild boar, *Sus scrofa*, in a fragment of the Brazilian Atlantic Forest, *Neotrop. Biol. Conserv.*, 2013, vol. 8, pp. 17–24. <https://doi.org/10.4013/nbc.2013.81.03>.
- Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G., Dukes J.S. Five potential consequences of climate change for invasive species, *Conserv. Biol.*, 2008, vol. 22, pp. 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>.
- Hernández F.A., Parker B.M., Pylant C.L., Smyser T.J., Piaggio A.J., Lance S.L., Milleson M.P., Austin J.D., Wisely S.M. Invasion ecology of wild pigs (*Sus scrofa*) in Florida, USA: The role of humans in the expansion and colonization of an invasive wild ungulate, *Biol. Invasions*, 2018, vol. 20, pp. 1865–1880. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1667-6>.
- Hickisch R., Hodgetts T., Johnson P.J., Sillero-Zubiri C., Tockner K., Macdonald D.W. Effects of publication bias on conservation planning, *Conserv. Biol.*, 2019, vol. 33, pp. 1151–1163. <https://doi.org/10.1111/cobi.13326>.
- Jeschke J.M., Keesing F., Ostfeld R.S. Novel organisms: Comparing invasive species, GMOs, and emerging pathogens, *Ambio*, 2013, vol. 42, pp. 541–548. <https://doi.org/10.1007/s13280-013-0387-5>.
- Kosoy M., Khlyap L., Cosson J.-F., Morand S. Aboriginal and invasive rats of genus *Rattus* as hosts of infectious agents, *Vector-Borne Zoonotic Dis.*, 2015, vol. 15, pp. 3–12. <https://doi.org/10.1089/vbz.2014.1629>.
- Kuebbing S.E., Nuñez M.A. Current understanding of invasive species impacts cannot be ignored: Potential publication biases do not invalidate findings, *Biodivers. Conserv.*, 2018, vol. 27, pp. 1545–1548. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1527-9>.
- Kumschick S., Bacher S., Evans T., Markova Z., Pergl J., Pyšek P., Vaes-Petignat S., van der Veer G., Vilà M., Nentwig W. Comparing impacts of alien plants and animals in Europe using a standard scoring system, *J. Appl. Ecol.*, 2015, vol. 52, pp. 552–561. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12427>.
- Lack J.B., Greene D.U., Conroy C.J., Hamilton M.J., Braun J.K., Mares M.A., Van Den Bussche R.A. Invasion facilitates hybridization with introgression in the *Rattus rattus* species complex, *Mol. Ecol.*, 2012, vol. 21, pp. 3545–3561. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05620.x>.
- Laubser J.G. Meat quality characteristics of male and female common eland (*Tragelaphus oryx*), Doctoral dissertation, Stellenbosch University, South Africa, 2018.
- Lavery C., Nentwig W., Dick J.T.A., Lucy F.E. Alien aquatics in Europe: Assessing the relative environmental and socio-economic impacts of invasive aquatic macroinvertebrates and other taxa, *Manag. Biol. Invasions*, 2015, vol. 6, pp. 341–350. <https://doi.org/10.3391/mbi.2015.6.4.03>.
- Mack R., Smith M., Invasive plants as catalysts for the spread of human parasites, *NeoBiota*, 2011, vol. 9, pp. 13–29. <https://doi.org/10.3897/neobiota.9.1156>.

- Massei G., Genov P. The environmental impact of wild boar, Galemys, 2004, vol. 16, pp. 135–145.
- Mazza G., Tricarico E., Genovesi P., Gherardi F., Biological invaders are threats to human health: An overview, Ethol. Ecol. Evol., 2014, vol. 26, pp. 112–129. <https://doi.org/10.1080/03949370.2013.863225>.
- Measey G.J., Vimercati G., De Villiers F.A., Mokhatla M., Davies S.J., Thorp C.J., Rebelo A.D., Kumschick S., A global assessment of alien amphibian impacts in a formal framework, Divers. Distrib., 2016, vol. 22, pp. 970–981. <https://doi.org/10.1111/ddi.12462>.
- Morand S., Bordes F., Chen H.W., Claude J., Cosson J.F., Galan M., Czirjak G.A., Greenwood A.D., Latinne A., Michaux J., Ribas A., Global parasite and Rattus rodent invasions: The consequences for rodent-borne diseases, Integr. Zool., 2015, vol. 10, pp. 409–423. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12143>.
- 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, vol. 49, pp. 1–12. <https://doi.org/10.4102/abc.v49i1.2361>.
- Murphy M.J., Inman-Narahari F., Ostertag R., Litton C.M., Invasive feral pigs impact native tree ferns and woody seedlings in Hawaiian forest, Biol. Invasions, 2014, vol. 16, pp. 63–71. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0503-2>.
- Ndawula J., Tweheyo M., Tumusiime D.M., Eilu G., Understanding sitatunga (*Tragelaphus spekii*) habitats through diet analysis in Rushebeya-Kanyabaha wetland, Uganda, Afr. J. Ecol., 2011, vol. 49, pp. 481–489. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2011.01282.x>.
- Nentwig W., Bacher S., Pyšek P., Vilà M., Kumschick S., The generic impact scoring system (GISS): a standardized tool to quantify the impacts of alien species, Environ. Monit. Assess., 2016, vol. 188, p. 315. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5321-4>.
- Nentwig W., Kühnneil E., and Bacher S., A generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe, Conserv. Biol., 2010, vol. 24, pp. 302–311. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01289.x>.
- Nkuna K.V., Visser V., Wilson J.R.U., Kumschick S., Global environmental and socio-economic impacts of selected alien grasses as a basis for ranking threats to South Africa, NeoBiota, 2018, vol. 41, pp. 19–65. <https://doi.org/10.3897/neobiota.41.26599>.
- Orfinger A.B., Goodding D.D., The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts, Zool. Stud., 2018, vol. 57, e7. <https://doi.org/10.6620/ZS.2018.57-07>.
- Parker D.M., Bernard R.T.F., The diet and ecological role of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) introduced to the Eastern Cape, South Africa, J. Zool., 2005, vol. 267, p. 203. <https://doi.org/10.1017/S0952836905007399>.
- Richter R., Berger U.E., Dullinger S., Essl F., Leitner M., Smith M., Vogl G., Spread of invasive ragweed: climate change, management and how to reduce allergy costs, J. Appl. Ecol., 2013, vol. 50, pp. 1422–1430. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12156>.
- Rumlerová Z., Vilà M., Pergl J., Nentwig W., Pyšek P., Scoring environmental and socio-economic impacts of alien plants invasive in Europe, Biol. Invasions, 2016, vol. 18, pp. 3697–3711. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1259-2>.
- Saatoglu D., Niskanen A.K., Kuismin M., Ranke P.S., Hagen I.J., Araya-Ajoy Y.G., Kvalnes T., Pärn H., Rønning B., Ringsby T.H., Sæther B.E., Dispersal in a house sparrow metapopulation: an integrative case study of genetic assignment calibrated with ecological data and pedigree information, Mol. Ecol., 2021, vol. 30, pp. 4740–4756. <https://doi.org/10.1111/mec.16083>.
- Schindler S., Staska B., Adam M., Rabitsch W., Essl F., Alien species and public health impacts in Europe: a literature review, NeoBiota, 2015, vol. 27, pp. 1–23. <https://doi.org/10.3897/neobiota.27.5007>.
- Seebens H., Bacher S., Blackburn T.M., Capinha C., Dawson W., Dullinger S., Genovesi P., Hulme P.E., van Kleunen M., Kühn I., Jeschke J.M., Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050, Glob. Chang. Biol., 2021a, vol. 27, pp. 970–982. <https://doi.org/10.1111/gcb.15333>.
- Seebens H., Blackburn T.M., Hulme P.E., van Kleunen M., Liebhold A.M., Orlova-Bienkowskaja M., Pyšek P., Schindler S., Essl F., Around the world in 500 years: inter-regional spread of alien species over recent centuries, Glob. Ecol. Biogeogr., 2021b, vol. 30, pp. 1621–1632. <https://doi.org/10.1111/geb.13325>.
- Shiels A.B., Pitt W.C., Sugihara R.T., Witmer G.W., Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 11. *Rattus rattus*, the black rat (Rodentia: Muridae), Pac. Sci., 2014, vol. 68, pp. 145–184. <https://doi.org/10.2984/68.2.1>.
- Shivambu N., Shivambu T.C., Downs C.T., Assessing the potential impacts of non-native small mammals in the South African pet trade, NeoBiota, 2020, vol. 60, pp. 1–18. <https://doi.org/10.3897/neobiota.60.52871>.
- Shivambu N., Shivambu T.C., Downs C.T., Non-native small mammal species in the South African pet trade, Manag. Biol. Invasions, 2021, vol. 12, pp. 294–312. <https://doi.org/10.3391/mbi.2021.12.2.06>.
- Simberloff D., Martin J.L., Genovesi P., Maris V., Wardle D.A., Aronson J., Courchamp F., Galil B., García-Berthou E., Pascal M., Pyšek P., Impacts of biological invasions: what's what and the way forward, Trends Ecol. Evol., 2013, vol. 28, pp. 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>.
- Sohrabi S., Pergl J., Pyšek P., Foxcroft L.C., Gherekhloo J., Quantifying the potential impact of alien plants of Iran using the Generic Impact Scoring System (GISS) and Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT), Biol. Invasions, 2021, vol. 23, pp. 2435–2449. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02515-6>.
- Sutherland W.J., Aveling R., Brooks T.M., Clout M., Dicks L.V., Fellman L., Fleishman E., Gibbons D.W., Keim B., Lickorish F., Monk K.A., A horizon scan of global conservation issues for 2014, Trends Ecol. Evol., 2014, vol. 29, pp. 15–22. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.11.004>.
- Tedeschi L., Biancolini D., Capinha C., Rondinini C., Essl F., Introduction, spread, and impacts of invasive alien mammal species in Europe, Mamm. Rev., 2021. <https://doi.org/10.1111/mam.12277>.

- Turner R.M., Brockerhoff E.G., Bertelsmeier C., Blake R.E., Caton B., James A., MacLeod A., Nahrung H.F., Pawson S.M., Plank M.J., Pureswaran D.S., Worldwide border interceptions provide a window into human-mediated global insect movement, *Ecol. Appl.*, 2021. <https://doi.org/10.1002/eap.2412>.
- Vaes-Petignat S., Nentwig W., Environmental and economic impact of alien terrestrial arthropods in Europe, *NeoBiota*, 2014, vol. 22, pp. 23–42. <https://doi.org/10.3897/neobiota.22.6620>.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P.E., How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment, *Front. Ecol. Environ.*, 2010, vol. 8, pp. 135–144. <https://doi.org/10.1890/080083>.
- Vilà M., Dunn A.M., Essl F., Gómez-Díaz E., Hulme P.E., Jeschke J.M., Núñez M.A., Ostfeld R.S., Pauchard A., Ricciardi A., Gallardo B., Viewing emerging human infectious epidemics through the lens of invasion biology, *Bioscience*, 2021, vol. 71, pp. 722–740. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab047>.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P., Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems, *Ecol. Lett.*, 2011, vol. 14, pp. 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>.
- Walter W.D., Lavelle M.J., Fischer J.W., Johnson T.L., Hygnstrom S.E., VerCauteren K.C., Management of damage by elk (*Cervus elaphus*) in North America: a review, *Wildl. Res.*, 2010, vol. 37, p. 630. <https://doi.org/10.1071/WR10021>.
- Walther G.R., Roques A., Hulme P.E., Sykes M.T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M., Bacher S., Botta-Dukát Z., Bugmann H., Czúcz B., Alien species in a warmer world: risks and opportunities, *Trends Ecol. Evol.*, 2009, vol. 24, pp. 686–693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>.
- Wehr N.H., Hess S.C., Litton C.M., Biology and impacts of Pacific Islands invasive species. 14. *Sus scrofa*, the feral pig (*Artiodactyla: Suidae*), *Pac. Sci.*, 2018, vol. 72, pp. 177–198. <https://doi.org/10.2984/72.2.1>.
- Wohlgend M.R., Craven D., Weigelt P., Seebens H., Winter M., Kreft H., Zurell D., Sarmiento Cabral J., Essl F., van Kleunen M., Pergl J., Anthropogenic and environmental drivers shape diversity of naturalized plants across the Pacific, *Divers. Distrib.*, 2021, vol. 27, pp. 1120–1133. <https://doi.org/10.1111/ddi.13260>.
- Yazlık A., Pergl J., Pyšek P., Impact of alien plants in Turkey assessed by the Generic Impact Scoring System, *NeoBiota*, 2018, vol. 39, pp. 31–51. <https://doi.org/10.3897/neobiota.39.23598>.
- Yen S.C., Lin C.Y., Hew S.W., Yang S.Y., Yeh C.F., Weng G.J., Characterization of debarking behavior by sambar deer (*Rusa unicolor*) in Taiwan, *Mamm. Study*, 2015, vol. 40, pp. 167–179. <https://doi.org/10.3106/041.040.0304>.
- Yunita M.N., Agustono B., Purnama M.T.E., Molecular identification of pathogenic leptospirosis with zoonotic potential in urban rats (*Rattus rattus*) in Banyuwangi District, *Bantara J. Anim. Sci.*, 2020, vol. 2, pp. 31–35. <https://doi.org/10.32585/bjas.v2i1.639>.

DNA BARCODING REVEALS A SINGLE GENETIC LINEAGE OF THE PEREGRINE EARTHWORM *LUMBRICUS RUBELLUS* (ANNELIDA, LUMBRICIDAE) IN THE NORTHEASTERN PALEARCTIC

Poluboyarova T.V. (<https://orcid.org/0000-0002-5652-0553>)^a,
 Shekhovtsov S.V. (<https://orcid.org/0000-0001-5604-5601>)^{a,b,*},
 Derzhinsky Ye.A. (<https://orcid.org/0000-0002-1341-585X>)^c,
 Golovanova E.V. (<https://orcid.org/0000-0003-0871-9274>)^d

^a Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

^b Institute of Biological Problems of the North of the Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

^c Vitebsk State University named after P.M. Masherov, Vitebsk, Belarus

^d Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia

*e-mail: shekhovtsov@bionet.nsc.ru

Received November 25, 2024; revised July 09, 2025; accepted September 1, 2025

Lumbricus rubellus, a peregrine earthworm, is believed to trace its origins to Western Europe, from where it has dispersed across the temperate regions of the Northern Hemisphere. It exhibits significant genetic variation, with at least eight recognized cryptic genetic lineages in Europe. This study aimed to assess whether populations from the Northeastern Palearctic possess genetic diversity comparable to that of Western Europe. Our findings revealed that only a single genetic lineage (2/A) colonized the vast territories from Belarus to Kamchatka. All studied populations contained closely related haplotypes, with no evident geographic subdivisions. Consequently, only a small fraction of the *L. rubellus* genetic pool was found outside Western Europe. This limited distribution may be attributed to the 2/A lineage's adaptation to local conditions or its enhanced dispersal capabilities. Alternatively, phylogeographic factors might play a role, suggesting that the ancestral region of this lineage was situated along suitable dispersal corridors.

Keywords: peregrine, *Lumbricus rubellus*, phylogeography, mitochondrial DNA, *coxI*, COI
 DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-212-214

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Admassu B., Juen A., Traugott M. Earthworm primers for DNA-based gut content analysis and their cross-reactivity in a multi-species system. *Soil Biol. Biochem.* 2006, vol. 38, pp 1308–1315. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.08.019>
- Anderson C., Cunha L., Sechi P., Kille P., Spurgeon D. Genetic variation in populations of the earthworm, *Lumbricus rubellus*, across contaminated mine sites. *BMC Genet.* 2017, vol. 18, no. 1, p. 97. <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0557-8>
- Andre J., King R.A., Stürzenbaum S.R., Kille P., Hodson M.E., Morgan A.J. Molecular genetic differentiation in earthworms inhabiting a heterogeneous Pb-polluted landscape. *Environ. Pollut.* 2010, vol. 158, pp. 883–890. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.09.021>
- Audusseau H., Vandenbulcke F., Dume C., Deschins V., Pauwels M., Gigon A., Bagard M., Dupont L. Impacts of metallic trace elements on an earthworm community in an urban wasteland: Emphasis on the bioaccumulation and genetic characteristics in *Lumbricus castaneus*. *Sci. Total Environ.* 2020, vol. 718, p. 137259. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137259>
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Shekhovtsov S.V. Cold Resistance and the Distribution of Genetic Lineages of the Earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Biol. Bull.* 2019, vol. 46, no. 5, pp. 430–437. <https://doi.org/10.1134/S1062359019050042>
- Bienert F., De Danieli S., Miquel C., Coissac E., Poillot C., Brun J., Taberlet P. Tracking earthworm communities from soil DNA. *Mol. Ecol.* 2012, vol. 21, no. 8, pp. 2017–2030. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05407.x>
- Blakemore R.J. Cosmopolitan earthworms—a global and historical perspective, in *Annelids Mod. Biol.* 2009, pp. 257–283.

- deWaard J.R., Ratnasingham S., Zakharov E.V., Borisenko A.V., Steinke D., Telfer A.C., Perez K.H.J., Sones J.E., Young M.R., Levesque-Beaudin V., Sobel C.N., Abrahamyan A., Bessonov K., Blagoev G., DeWaard S.L., Ho C., Ivanova N.V., Layton K.K.S., Lu L., Manjunath R., McKeown J.T.A., Milton M.A., Miskie R., Monkhouse N., Naik S., Nikolova N., Pentinsaari M., Prosser S.W.J., Radulovici A.E., Steinke C., Warne C.P., Hebert P.D.N. A reference library for Canadian invertebrates with 1.5 million barcodes, voucher specimens, and DNA samples. *Sci. Data*. 2019, vol. 6, no. 1, p. 308. <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0320-2>
- Donnelly R.K., Harper G.L., Morgan A.J., Orozco-Terwengel P., Pinto-Juma G.A., Bruford M.W. Nuclear DNA recapitulates the cryptic mitochondrial lineages of *Lumbricus rubellus* and suggests the existence of cryptic species in an ecotoxicological soil sentinel. *Biol. J. Linn. Soc.* 2013, vol. 110, no. 4, pp. 780–795. <https://doi.org/10.1111/bij.12171>
- Ermolov S.A., Shekhovtsov S.V., Geraskina A.P., Derzhinsky E.A., Kotsur V.M., Poluboyarova T.V., Peltek S.E. Morphological and genetic analysis of *Dendrodrilus rubidus* (*Bimastos rubidus*) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Russia and Belarus. *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* 2023, vol. 8, no. 1, pp. 15–27. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-1-2>
- Fernández R., Novo M., Marchán D.F., Díaz Cosín D.J. Diversification patterns in cosmopolitan earthworms, pp. similar mode but different tempo. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016, vol. 94, pp. 701–708. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.017>
- Folmer O., Hoeh W.R., Black M.B., Vrijenhoek R.C. Conserved primers for PCR amplification of mitochondrial DNA from different invertebrate phyla. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 1994, vol. 3, pp. 294–299.
- Giska I., Sechi P., Babik W. Deeply divergent sympatric mitochondrial lineages of the earthworm *Lumbricus rubellus* are not reproductively isolated. *BMC Evol. Biol.* 2015, vol. 15, no. 1, pp. 217. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0488-9>
- Hale C.M., Frelich L.E., Reich P.B. Exotic European earthworm invasion dynamics in northern hardwood forests of Minnesota, USA. *Ecol. Appl.* 2005, vol. 15, no. 3, pp. 848–860. <https://doi.org/10.1890/03-5345>
- Hendrix P.F., Baker G.H., Callahan M.A., Damoff G.A., Fragoso C., González G., James S.W., Lachnicht S.L., Winsome T., Zou X. Invasion of exotic earthworms into ecosystems inhabited by native earthworms, in *Biological Invasions Belowground: Earthworms as Invasive Species* Springer Netherlands: Dordrecht, 2006, pp. 87–100. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5429-7_9
- Hendrix P.F., Callahan M.A., Drake J.M., Huang C.-Y., James S.W., Snyder B.A., Zhang W. Pandora's Box Contained Bait: The Global Problem of Introduced Earthworms. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008, vol. 39, no. 1, pp. 593–613. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173426>
- Ikeda H., Callahan M.A., Shefferson R.P., Wenk E.S., Fragoso C. A comparison of latitudinal species diversity patterns between riverine and terrestrial earthworms from the North American temperate zone. *J. Biogeogr.* 2020, vol. 47, no. 6, pp. 1373–1382. <https://doi.org/10.1111/jbi.13826>
- James S.W., Hendrix P.F. Invasion of exotic earthworms into North America and other regions, in *Earthworm Ecology* CRC press, 2004, pp. 75–88.
- Jones G.L., Wills A., Morgan A.J., Thomas R.J., Kille P., Novo M. The worm has turned: Behavioural drivers of reproductive isolation between cryptic lineages. *Soil Biol. Biochem.* 2016, vol. 98, pp. 11–17. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.015>
- Kille P., Andre J., Anderson C., Ang H.N., Bruford M.W., Bundy J.G., Donnelly R., Hodson M.E., Juma G., Lahive E. DNA sequence variation and methylation in an arsenic tolerant earthworm population. *Soil Biol. Biochem.* 2013, vol. 57, pp. 524–532. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.014>
- King R.A., Tibble A.L., Symondson W.O.C. Opening a can of worms: Unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms. *Mol. Ecol.* 2008, vol. 17, no. 21, pp. 4684–4698. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03931.x>
- Klarica J., Kloss-Brandstätter A., Traugott M., Juen A. Comparing four mitochondrial genes in earthworms—implications for identification, phylogenetics, and discovery of cryptic species. *Soil Biol. Biochem.* 2012, vol. 45, pp. 23–30. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.018>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X – molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 2018, vol. 35, no. 6, pp. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Leigh J.W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods Ecol. Evol.* 2015, vol. 6, no. 9, pp. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Lund M.B., Davidson S.K., Holmstrup M., James S., Kjeldsen K.U., Stahl D.A., Schramm A. Diversity and host specificity of the Verminephrobacter – earthworm symbiosis. *Environ. Microbiol.* 2010, vol. 12, no. 8, pp. 2142–2151. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02084.x>
- Marchán D.F., Hedde M., Laped E., Maggia M.-E., Novo M., Domínguez J., Decaëns T. Contrasting phylogeographic patterns of earthworms (Crassicitellata, Lumbricidae) on near-shore mediterranean islands. *Eur. J. Soil Biol.* 2020, vol. 101, p. 103242. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103242>
- Marinissen J.C.Y., van den Bosch F. Colonization of new habitats by earthworms. *Oecologia*. 1992, vol. 91, no. 3, pp. 371–376. <https://doi.org/10.1007/BF00317626>
- Martinsson S., Erséus C. Cryptic speciation and limited hybridization within *Lumbricus* earthworms (Clitellata, Lumbricidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017, vol. 106, pp. 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.011>
- Michaelsen W. Die Lumbriciden-Fauna Eurasiens. *Annu. du Museum St.-Petersbg.* 1900, pp. 213–225.
- Minamiya Y., Yokoyama J., Fukuda T. A phylogeographic study of the Japanese earthworm, *Metaphire sieboldi* (Horst, 1883) (Oligochaeta, Megascolecidae), Inferences from mitochondrial DNA sequences. *Eur. J. Soil Biol.* 2009,

- vol. 45, no. 5–6, pp. 423–430. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.06.004>
- Pinadero S.J., Marchán D.F., Navarro A.M., Tilikj N., Novo M., Domínguez J., Díaz Cosín D.J., Trigo D. Comparative phylogeography and integrative systematic revision of Iberian endemic earthworms (Crassiclitellata, Lumbricidae). *Zool. Scr.* 2023, vol. 52, no. 4, pp. 345–357. <https://doi.org/10.1111/zsc.12586>
- Porco D., Decaëns T., Deharveng L., James S.W., Skarżyński D., Erséus C., Butt K.R., Richard B., Hebert P.D.N. Biological invasions in soil: DNA barcoding as a monitoring tool in a multiple taxa survey targeting European earthworms and springtails in North America. *Biol. Invasions.* 2013, vol. 15, no. 4, pp. 899–910. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0338-2>
- Richard B., Decaëns T., Rougerie R., James S.W., Porco D., Hebert P.D.N. Re-integrating earthworm juveniles into soil biodiversity studies: species identification through DNA barcoding. *Mol. Ecol. Resour.* 2010, vol. 10, no. 4, p. 606–614. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02822.x>
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3.2, efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 2012, vol. 61, no. 3, pp. 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rybak A.V., Belykh E.S., Maystrenko T.A., Shadrin D.M., Pylina Y.I., Chadin I.F., Velegzhaninov I.O. Genetic analysis in earthworm population from area contaminated with radionuclides and heavy metals. *Sci. Total Environ.* 2020, vol. 723, p. 137920. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137920>
- Shekhovtsov S.V., Ermolov S.A., Poluboyarova T.V., Kim-Kashmenskaya M.N., Derzhinsky Y.A., Peltek S.E. Morphological differences between genetic lineages of the peregrine earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826). *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae.* 2021, vol. 67, no. 3, pp. 235–246. <https://doi.org/10.17109/AZH.67.3.235.2021>
- Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Peltek S.E. Invasive lumbricid earthworms of Kamchatka (Oligochaeta). *Zool. Stud.* 2014a, vol. 53, no. 1, p. 52. <https://doi.org/10.1186/s40555-014-0052-0>
- Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Peltek S.E. Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida). *Pedobiologia*, 2014b, vol. 57, no. 4–6, pp. 245–250. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.09.002>
- Shekhovtsov S.V., Sundukov Y.N., Blakemore R.J., Gongalsky K.B., Peltek S.E. Identifying earthworms (Oligochaeta, Megadrili) of the Southern Kuril Islands using DNA barcodes. *Anim. Biodivers. Conserv.* 2018b, vol. 41, no. 1, pp. 9–17. <https://doi.org/10.32800/abc.2018.41.0009>
- Shekhovtsov S.V., Berman D.I., Bulakhova N.A., Makarova O.L., Peltek S.E. Phylogeography of earthworms from high latitudes of Eurasia. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae.* 2018a, vol. 64, no. 4, pp. 369–382. <https://doi.org/10.17109/AZH.64.4.369.2018>
- Shekhovtsov S.V., Derzhinsky Y.A., Poluboyarova T.V., Golovanova E.V., Peltek S.E. Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida). *Eur. J. Soil Biol.* 2020, vol. 99, p. 103191. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103191>
- Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Peltek S.E. Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic. *Biol. Invasions.* 2016, vol. 18, no. 3, pp. 751–761. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1045-6>
- Stamatakis A. RAxML version 8, a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics.* 2014, vol. 30, no. 9, pp. 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Vsevolodova-Perel T.S. The earthworms of the fauna of Russia, Nauka: Moscow, 1997.

FIRST DETECTION OF DANGEROUS FISH PATHOGEN CYPRINID HERPESVIRUS 2 (CyHV-2) IN RUSSIA

©2025 Reshetnikov A.N.^{a,*}, Akhatov E.A.^b

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

*e-mail: anreshetnikov@yandex.ru

^bunaffiliated, Moscow, Russia

Received February 16, 2025; revised July 14, 2025; accepted August 31, 2025

Since the beginning of the 21st century, the multiple cases of mass mortalities in populations of fish of *Carassius auratus* complex (Cyprinidae) have been noted from different regions of European part of Russia; however, the causes of those mortalities remained unexplained. We focused on mortality in a population of *C. auratus* complex in Kiovo Lake in the upper part of the Volga River basin. The presence of the emergent fish pathogen cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2) was confirmed by PCR in gill filament and muscle tissues of dead *C. auratus* complex individuals, but not in living conspecifics without clinical signs of diseases. This is the first detection of CyHV-2 in Russia. We encourage urgent investigations of possible links between the detected pathogen and mortality events in populations of *C. auratus* complex within Russia. Perspectives of using of CyHV-2 as a tool for biocontrol of *C. auratus* complex, one of the Top-100 invasive species in Russia, are discussed.

Keywords: Amur sleeper, fish diseases, *Carassius auratus*, *Carassius gibelio*, Kiovo Lake, mass mortality, *Perccottus glenii*

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-215-218

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

References

- Adamek, M., Hellmann, J., Jung-Schroers, V., Teitge, F., and Steinhagen D., CyHV-2 transmission in traded goldfish stocks in Germany - a case study. *Journal of Fish Diseases*, 2017, 41: 401–404.
- Altschul, S.F., Gish, W., Miller, W., Myers, E W., and Lipman, D J., Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 1990, 215: 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Boitard, PM, Baud, M, Labrut, S, de Boisseson, C, Jamin, M, and Bigarre, L., First detection of Cyprinid Herpesvirus 2 (CyHV-2) in goldfish (*Carassius auratus*) in France. *Journal of Fish Diseases*, 2016, 39: 673–680.
- Bykov, A.D., Brazhnik, S.Yu., Borkichev, V.S., Dynamics of industrial fish catch in inland waters of Russia for 2014–2023. *Proceedings of VNIRO*, 2024, 196: 74–106.
- Doszpoly, A, Benko, M, and Csaba, G., Introduction of the family Alloherpesviridae: the first molecular detection of herpesviruses of cyprinid fish in Hungary. *Magyar Allatorvosok Lapja*, 2011, 133: 174–181.
- Chai, W., Zhang, L., Qi, Y., Hong, M., Jin, L., Li, L., and Yuan J., Evaluation of Cyprinid Herpesvirus 2 Latency and Reactivation in *Carassius gibel*. *Microorganisms*, 2020, 8(3): 445. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030445>
- Chang, P.H., Lee, S.H., Chiang, H.C., and Jong, M.H., Epizootic of herpes-like virus infection in goldfish, *Carassius auratus*, in Taiwan. *Fish Pathology*, 1999, 34: 209–210.
- Cooke, B., Chudleigh, P., Simpson, S., and Saunders, G.R., The Economic Benefits of the Biological Control of Rabbits in Australia, 2013, 1950–2011. *Australian Economic History Review* 53: 91–107.
- Copp, G.H., Bianco, P.G. Bogutskaya, N.G. Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Frey-hof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peñaz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russel, I.C., Stakėnas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C., To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *J. Appl. Ichthyol.*, 2005, 34: 242–262.
- Danek, T., Kalous, L., Vesely, T., Krasova, E., Reschova, S., Rylkova, K., Kulich, P., Petrtyl, M., Pokorová, D., and Knytl, M., 2012. Massive mortality of Prussian carp *Carassius gibelio* in the upper Elbe basin associated with herpesviral hematopoietic necrosis (CyHV-2). *Diseases of Aquatic Organisms* 102: 87–95. <https://doi.org/10.3354/dao02535>
- Davison, A.J., Kurobe T., Gatherer D., Cunningham C., Korf I., Fukuda H., Hedrick R.P., and Waltzek T.B., Comparative genomics of carp herpesviruses. *Journal of Virology*, 2013, 87(5): 2908–2922. <https://doi.org/10.1128/jvi.03206-12>

- Fichi, G., Susini F., Cocumelli, C., Cersini, A., Salvadori, M., Guarducci, M., and Cardeti, G., New detection of Cyprinid herpesvirus 2 in mass mortality event of *Carassius carassius* (L.), in Italy. *Journal of Fish Diseases*, 2016, 39: 1523–1527. doi:10.1111/jfd.12495
- Fichi, G., Cardeti, G., Cocumelli, C., Vendramin, N., Toffan, A., Eleni, C., Siemoni, N., Fischetti, R., and Susini, F., Detection of Cyprinid herpesvirus 2 in association with an *Aeromonas sobria* infection of *Carassius carassius* (L.), in Italy. *Journal of Fish Diseases*, 2013, 36(10): 823–830. doi:10.1111/jfd.12048
- Giovannini, S., Bergmann, S.M., Keeling, C., Lany, C., Schutze, H., Schmidt-Posthaus, H., Herpesviral haematopoietic necrosis in goldfish in Switzerland: early lesions in clinically normal goldfish (*Carassius auratus*). *Veterinary Pathology*, 2016, 53: 847–852.
- Goodwin, A.E., Sadler, J., Merry, G.E., and Marecaux, E.N., Herpesviral haematopoietic necrosis virus (CyHV-2) infection: case studies from commercial goldfish farms. *Journal of Fish Diseases*, 2009, 32(3): 271–278. doi:10.1111/j.1365-2761.2008.00988.x
- Grabowska, J., Kotusz, J., Witkowski, A., Alien invasive fish species in Polish waters: an overview. *Folia Zool.*, 2010, 59(1): 73–85.
- Groff, J.M., LaPatra, S.E., Munn, R.J., and Zinkl, J.G., A viral epizootic in cultured populations of juvenile goldfish due to a putative herpesvirus etiology. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 1998, 10: 375–378.
- Gui, J.F., and Zhou, L., Genetic basis and breeding application on clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio*. *Science China Life Sciences*, 2010, 53: 409–415.
- ICTV (2018) ICTV Master Species List 2018b.v2". International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV). (2021, February 3). Retrieved from <https://ictv.global/taxonomy/>
- Ilouze, M., Davidovich, M., Diamant, A., Kotler, M., and Dishon A., The outbreak of carp disease caused by CyHV-3 as a model for new emerging viral diseases in aquaculture: a review. *Ecological Research*, 2011, 26: 885–892. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0694-2>
- Ito, T., Kurita, J., Ozaki, A., Sano, M., Fukuda, H., and Ototake, M., Growth of cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2) in cell culture and experimental infection of goldfish *Carassius auratus*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2013, 105: 192–202.
- Ito, T., Kurita, J., and Haenen, O., Importation of CyHV-2-infected goldfish into the Netherlands. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2017, 126: 51–62.
- Ito, T., and Maeno, Y., Susceptibility of Japanese Cyprininae fish species to cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2). *Veterinary Microbiology*, 2014, 169(3–4): 128–134. doi:10.1016/j.vetmic.2014.01.002
- Jeffery, K.R., Bateman, K., Bayley, A., Feist, S.W., Hulland, J., Longshaw, C., Stone, D., Woolford, G., and Way, K., Isolation of a cyprinid herpesvirus 2 from goldfish, *Carassius auratus* (L.), in the UK. *Journal of Fish Diseases*, 2007, 30: 649–656. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00847.x>
- Jung, S.J., and Miyazaki, T., Herpesviral haematopoietic necrosis of goldfish, *Carassius auratus* (L.). *Journal of Fish Diseases*, 1995, 18: 211–220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1995.tb00296.x>
- Kalayci, G., Ozkan, B., Pekmez, K., Kaplan, M., Mefut, A., and Anıl Cagırgan, A. First detection of Cyprinid herpesvirus-2 (CyHV-2) followed by screening and monitoring studies in Goldfish (*Carassius auratus*) in Turkey. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 2018, 38: 94–103.
- Kharitonov, S.P., Krasilnikov, Y.I., Zvonov, B.M., and Zolotarev, S.S., Restoration of a black-headed gull (*Larus ridibundus*) (Charadriiformes, Aves) colony: the role of releasers in the formation of a new bird colony. *Povolzhskii Ekologicheskii Zhurnal*, 2016, 4: 476–492. [In Russian] <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-4-476-492>
- Knytl, M., Forsythe, A., and Kalous, L., A fish of multiple faces, which show us enigmatic and incredible phenomena in nature: biology and cytogenetics of the genus *Carassius*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23: 8095.
- Kotob, M.H., Menanteau-Ledouble, S., Kumar, G., Abdelzaheer, M., and El-Matbouli, M., The impact of co-infections on fish: a review. *Veterinary Research*, 2017, 47: 98. <https://doi.org/10.1186/s13567-016-0383-4>
- Kumar, S., Stecher, G., and Tamura, K., MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(7): 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Kurobe, T., Kurita, J., Haenen, O., Voorbergen-Laarman, M., and Ito, T., Mass mortality events associated with cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2) infection in wild Prussian carp *Carassius gibelio* in the Netherlands, and molecular biology of virus strains. *Journal of Fish Diseases*, 2024, 47(1): e13868.
- Lisachova, L.S., Lisachov, A.P., Ermakov, O.A., Svinin, A.O., Chernigova, P.I., Lyapkov, S.M., Zamaletdinov, R.I., Pavlov, A.V., Zaks, S.S., Fayzulin, A.I., Korzikov, V.A., and Simonov, E., Continent-Wide Distribution of CMTV-Like Ranavirus, from the Urals to the Atlantic Ocean. *Ecohealth*, 2025, <https://doi.org/10.1007/s10393-025-01703-3>.
- Lusková, V., Lusk, S., Halačka, K., Vetešník, L., *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2010, 2: 24–28.
- McColl, K.A., and Sunarto, A., Biocontrol of the Common Carp (*Cyprinus carpio*) in Australia: A Review and Future Directions. *Fishes*, 2020, 5(17): 1–21. <https://doi.org/10.3390/fishes5020017>
- McGinness H.M., Paton A., Gawne B., King A.J., Kopf R.K., Mac Nally R., and McInerney P.J., Effects of fish kills on fish consumers and other water-dependent fauna: exploring the potential effect of mass mortality of carp in Australia. *Marine and Freshwater Research*, 2020, 71, 156–169.
- Mikheev, V.A., Contemporary status of populations of abundant species in Staromayn golf of Kuybyshev reservoir. In *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya*. Collection of arti-

- cles, 2017, Iss 18 (pp. 105–113). Ulyanovsk: Corporation of technologies of development. [In Russian]
- Mishanin, Y.F., Ichthyopathology and medical-sanitary expertise. 2012. Saint Petersburg: Lan.
- Mohammadisefat, P., Zorriehzahra, M. J., Adel, M., Allahbeygi Chamjangali, Z., Jabbari, M., Eftekhari, A., and Yousefian Jazi, S., Viral hemorrhagic septicemia virus (VHSV), past, present and future: a review. *International Aquatic Research*, 2023, 15(3): 191–203.
- Najberek, K., Olszańska, A., Tokarska-Guzik, B., Mazurska, K., Dajdok, Z., and Solarz, W. Invasive alien species as reservoirs for pathogens. *Ecological Indicators*, 2022, 139, 108879
- Olesen, N.J., and Skall, H.F., Viral haemorrhagic septicaemia virus. In: *Mononegaviruses of veterinary importance: Pathobiology and molecular diagnosis*, V. 1, Wallingford UK, 2013, pp. 323–336.
- Onxayvieng, K., Piria, M., Fuka, M.M., Gavrilović, A., Liang, X., Liu, L., Tang, R., Li, L., and Li, D., High stocking density alters growth performance, blood biochemical profiles, and hepatic antioxidative capacity in gibel carp (*Carassius gibelio*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 2021, 47: 203–212. <https://doi.org/10.1007/s10695-020-00905-6>
- Panicz, R., Sadowski, J., and Eljasik, P., Detection of cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2) in symptomatic ornamental types of goldfish (*Carassius auratus*) and asymptomatic common carp (*Cyprinus carpio*) reared in warm-water cage culture. *Aquaculture*, 2019, 504: 131–138. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.01.065>
- Radosavljevic, V., Adamek, M., Milicevic, V., Maksimovic-Zoric, J., and Steinhagen, D., Occurrence of two novel viral pathogens (CEV and CyHV-2) affecting Serbian cyprinid aquaculture and ichthyofauna. *Journal of Fish Diseases*, 2018, 3405: 1–4. <https://doi.org/10.1111/jfd.12789>
- Reshetnikov, A.N., Chestnut, T., Bruner, J., Charles, K., Nebergall, E., and Olson, D., Detection of the emerging amphibian pathogens *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus in Russia. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2014, 110(3): 235–240. <https://doi.org/10.3354/dao02757>
- Saunders, G., Cooke, B., McColl, K., Shine, R., and Peacock, T., Modern approaches for the biological control of vertebrate pests: an Australian perspective. *Biological Control*, 2010, 52: 288–295. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.06.014>
- Snow, M., Bain, N., Black, J., Taupin, V., Cunningham, C.O., King, J. A., Skall, H.F., and Raynard, R.S., Genetic population structure of marine viral haemorrhagic septicaemia virus (VHSV). *Diseases of Aquatic Organisms*, 2004, 61: 11–21. doi:10.3354/dao061011
- Stephens, F.J., Raidal, S.R., and Jones, B., Haematopoietic necrosis in a goldfish (*Carassius auratus*) associated with an agent morphologically similar to herpesvirus. *Australian Veterinary Journal*, 2004, 82: 167–169. <https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.2004.tb12650.x>
- Thangaraj, R.S., Nithianantham, S.R., Dharmaratnam, A., Kumar, R., Pradhan, R.K., Gopakumar, S.T., and Sood N., Cyprinid herpesvirus-2 (CyHV-2): a comprehensive review. *Reviews in Aquaculture*, 2021, 13(2): 796–821. <https://doi.org/10.1111/raq.12499>
- Veer, G., Nentwig, W., Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system. *Ecology of Freshwater Fish*, 2015, 24: 646–656.
- Vekhov, D.A., Naumenko, A.N., Gorelov, V.P., Golokolenova, T.B., and Shevlyakova, T.P., Contemporary status and using of aquatic resources of Tsimlyanskoe Reservoir (2009–2013). In *Rybovodnye issledovaniya vodoemov Evropeyskoy chasti Rossii*, 2014. (pp.116–145). Saint-Petersburg: GosNIORKh. [In Russian]
- Vekhov, D.A., Reshetnikov, A.N., and Dgebuadze, Y.Y., *Carassius auratus* complex. In Yu.Yu. Dgebuadze, V.G. Petrosyan, and L.A. Khlyap (Eds), *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (TOP-100) [Samye opasnye invazionnye vidy Rossii (Top-100)]* (pp. 528–537). 2018. Moscow: Tov. Nauchn. Izd. KMK. [In Russian]
- Vekhov, D.A., Prussian carp of M. Bloch, *Cyprinus gibelio* Bloch, 1783 is an oblong (low-bodied) form of the crucian carp *Carassius carassius* but not European variety of *Carassius auratus* complex. In: *Modern problems of ichthyology of continental water bodies : abstracts*. Yu. V. Gerasimov (ed.) All-Russian scientific conference with international participation (11-15 November, Borok, Russia), Yaroslavl: Filigran, 2024, 15–16.
- Wang, L., He, J., Liang, L., Xie, J., Liu, H., and Xu, P., Mass mortality caused by Cyprinid Herpesvirus 2 (CyHV-2) in Prussian carp (*Carassius gibelio*) in China. *Bulletin of European Association of Fish Pathologists*, 2012, 32: 164–173.
- Wang, Z.W., Zhu, H.P., Wang, D., Jiang, F.F., Guo, W., Zhou, L., and Gui J.F., A novel nucleo-cytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid Gibel carp. *BMC Research Notes*, 2011, 4: 82. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-4-82>
- Wei, C., Iida, H., Chuah, Q., Tanaka, M., Kato, G., and Sano, M., Persistence of cyprinid herpesvirus 2 in asymptomatic goldfish *Carassius auratus* (L.) that survived an experimental infection. *Journal of Fish Diseases*, 2019, 42: 913–921. <https://doi.org/10.1111/jfd.12996>
- Wei, C., Xu, C., Sun, Y., Li, J., Sano, M., and Li, Q., Investigation of the latency of Cyprinid herpesvirus 2 in apparently healthy farmed gibel carp, *Carassius auratus gibelio*. *Aquaculture*, 2023, 562: 738854. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738854>
- Woo, P.T.K., Leathelland, J.F., and Bruno, D.W. (Eds), *Fish diseases and Disorders*. V. 3: *Viral, Bacterial and Fungal infections* (2nd ed.). 2010. CABI Publishing.
- Wu, T., Ding, Z., Ren, M., An, L., Xiao, Z., Liu, P., and Wang, W., The histo- and ultra-pathological studies on a fatal disease of Prussian carp (*Carassius gibelio*) in mainland China associated with cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2). *Aquaculture*, 2013, 412–413: 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.07.004>
- Xu, J., Zeng, L., Zhang, H., Zhou, Y., Ma, J., and Fan, Y., Cyprinid herpesvirus 2 infection emerged in cultured gibel carp, *Carassius auratus gibelio* in China. *Veterinary Microbiology*, 2013, 166: 138–144. <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2013.05.025>

Zhu, M., Li, K., Xuan, Y., Sun, Z., Liu, B., Kumar, D.,
Jiang, M., Pan, Y., Zhang, Y., Gong, Y., Lu, X., Yu, D.,
Hu, X., Cao, G., and Xue, R., Host Range and Vertical

Transmission of Cyprinid herpesvirus 2. Turkish Journal
of Fisheries and Aquatic Sciences, 2018, 19: 645–652.
http://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_8_02.

MOVING UP THE MOUNTAINS: TWO NEW RECORDS OF INVASIVE ALIEN PLANT SPECIES FROM JAMMU, WESTERN HIMALAYA

Shabir A. Zargar^{1,2}, Anzar Ahmad Khuroo^{1,2}, Zafar A Reshi^{*1}, Aijaz H. Ganie³

¹Department of Botany, University of Kashmir, Srinagar-190006, J&K, India

²Centre for Biodiversity & Taxonomy, Department of Botany, University of Kashmir, Srinagar 190006, J&K, India

³Department of Botany, North campus, Delina, Baramulla, University of Kashmir, Srinagar, J&K, India

Received May 9, 2025; revised July 14, 2025; accepted August 31, 2025

Biological invasions are an increasingly significant component of global environmental change, posing substantial threats to local biodiversity. This study reports the naturalization of two alien plant species, *Verbesina encelioides* (Cavanilles) Benth. & Hook. f. ex A. Gray and *Calyptocarpus vialis* Less., in the Jammu region of India. These species, originally native to the American continents, have been documented for the first time to occur as self-sustaining natural population at several localities across this Himalayan region. Being globally known invasive species, detailed morphological features, habitat preferences, and community composition are provided to validate these new distribution records. Our results reveal a positive association between these alien species and other invasive species in the community that share similar traits, while interestingly showing a negative association with native species found within the same environment. Habitat characterization indicates that both species are thriving in disturbed areas, suggesting potential anthropogenic introduction pathways. This suggests the occurrence of invasion meltdown and habitat filtering among the alien species pool in the region. These findings contribute to the early detection of these invasive alien species and highlight the need for ongoing monitoring and management of non-native species in the area.

Keywords: Anthropogenic; biological invasion; climate change; ecological shift; invasion meltdown; tropicalisation

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-219-222

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Allen, W.J., Wainer, R., Tylianakis, J.M., Barratt, B.I., Shadbolt, M.R., Waller, L.P., and Dickie, I.A., Community-level direct and indirect impacts of an invasive plant favour exotic over native species, *J. Ecol.*, 2020, vol. 108, no. 6, pp. 2499–2510. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13478>
- Anees, M.M., Sharma, R., and Joshi, P.K., Urbanization in Himalaya—An interregional perspective to land use and urban growth dynamics, *Mountain Landscapes in Transition: Effects of Land Use and Climate Change*, 2022, pp. 517–538. https://doi.org/10.1007/978-3-030-70238-0_23
- Ansari, A., Zahoor, F., Rao, K.S., and Jain, A.K., Seismic hazard assessment studies based on deterministic and probabilistic approaches for the Jammu region, NW Himalayas, *Arab. J. Geosci.*, 2022, vol. 15, no. 11, art. 1081. <https://doi.org/10.1007/s12517-022-10157-y>
- Assessment, C., Fourth national climate assessment, US Global Change Research Program, Washington, DC, USA, 2018.
- Bridson, D., and Forman, L., *The herbarium handbook*, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, United Kingdom, 1998, 261 pp.
- Carter L, Terando A, Dow K, Hiers K, Kunkel KE, Lascrain A, Schramm P, Southeast. In: Reidmiller DR, Avery CW, Easterling DR, Kunkel KE, Lewis KLM, Maycock TK, Stewart BC (Eds.). *Impacts, risks, and adaptation in the United States: Fourth national climate assessment*, 2018, (Vol. II, pp. 743–808). U.S. Global Change Research Program.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., and Thomas, C.D., Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming, *Science*, 2011, vol. 333, no. 6045, pp. 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chen, Y., Shenkar, N., Ni, P., Lin, Y., Li, S., and Zhan, A., Rapid microevolution during recent range expansion to harsh environments. *BMC Evol Biol*, 2018, vol. 18, pp. 187. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1311-1>
- Christina, M., Limbada, F., and Atlan, A., Climatic niche shift of an invasive shrub (*Ulex europaeus*): a global scale comparison in native and introduced regions, *J. Plant Ecol.*, 2020, vol. 13, no. 5, pp. 42–50. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz029>
- Coleman, J.R., A taxonomic revision of Section *Sonoricola* of the genus *Verbesina* L. (Compositae), *Madroño*, 1996, vol. 18, pp. 129–137.

- Dar, G.H., and Khuroo, A.A., An introduction to biodiversity of the Himalaya: Jammu and Kashmir state, Biodiversity of the Himalaya: Jammu and Kashmir State, 2020, pp. 3–26. https://doi.org/10.1007/978-981-32-9174-4_1
- Dynesius, M., and Jansson, R., Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, vol. 97, pp. 9115–9120. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.16.9115>
- Feenstra, K.R., and Clements, D.R., Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 4. *Verbesina encelioides*, Golden Crownbeard (Magnoliopsida: Asteraceae), *Pac. Sci.*, 2008, vol. 62, pp. 161–176. [https://doi.org/10.2984/1534-6188\(2008\)62\[161:BAI-OPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2984/1534-6188(2008)62[161:BAI-OPI]2.0.CO;2)
- FoI, 2024, Flowers of India, *Flowers of India*, 2024. Online. Available from: <http://www.flowersofindia.net> (accessed on 8 Oct. 2024).
- Friedrich, T., and Timmermann, A., Using Late Pleistocene Sea surface temperature reconstructions to constrain future greenhouse warming, *Earth Planet. Sci. Lett.*, 2020, vol. 530, pp. 115911. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2019.115911>
- Galán Díaz, J., de La Riva, E.G., Funk, J.L., and Vilà, M., Functional segregation of resource-use strategies of native and invasive plants across Mediterranean biome communities, *Biol. Invasions*, 2021, vol. 23, pp. 253–266. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02331-y>
- GBIF.org, GBIF Occurrence Download, 25 July 2024. <https://doi.org/10.15468/dl.jf4em4>
- GBIF.org, GBIF Occurrence Download, 25 July 2024. <https://doi.org/10.15468/dl.suqahx>
- Griffith, D.M., Veech, J.A., and Marsh, C.J., Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R, *J. Stat. Softw.*, 2016, vol. 69, pp. 1–17. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.c02>
- Gulzar, R., Hamid, M., Hassan, T., Rashid, I., and Khuroo, A. A., Different sets of traits determine transition of alien species along the invasion continuum. *Sci. Total Environ.*, 2024, vol. 912, pp. 169137.
- Hernández-Lambrano, R.E., González-Moreno, P., and Sánchez-Agudo, J.Á., Towards the top: niche expansion of *Taraxacum officinale* and *Ulex europaeus* in mountain regions of South America, *Austral Ecol.*, 2017, vol. 42, pp. 577–589. <https://doi.org/10.1111/aec.12477>
- Hulme, P.E., Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options, *Biol. Rev.*, 2017, vol. 92, pp. 1297–1313. <https://doi.org/10.1111/brv.12282>
- Inderjit, Asakawa, C., and Dakshini, K.M.M., Allelopathic potential of *Verbesina encelioides* root leachate in soil, *Can. J. Bot.*, 2000, vol. 77, pp. 1419–1424. <https://doi.org/10.1139/b99-111>
- IPBES, Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control, Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P., et al. (Eds.), IPBES Secretariat, Bonn, Germany, 2023. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430692>
- IPCC, Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Pörtner, H.O., Roberts, D.C., Tignor, M., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., and Rama, B. (Eds.), Cambridge University Press, 2022. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Kaul, M.L.H., and Mangal, P.D., Phenology and germination of crownbeard (*Verbesina encelioides*), *Weed Sci.*, 1987, vol. 35, pp. 513–518. <https://doi.org/10.1017/S0043174500063760>
- Kaur, D., Tiwana, A.S., Kaur, S., and Gupta, S., Climate change: concerns and influences on biodiversity of the Indian Himalayas, in *Climate Change: Impacts, Responses and Sustainability in the Indian Himalaya*, Cham: Springer International Publishing, 2022, pp. 265–281. https://doi.org/10.1007/978-3-030-99441-8_15
- Kelly, A.E., and Goulden, M.L., Rapid shifts in plant distribution with recent climate change, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2008, vol. 105, pp. 11823–11826. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802891105>
- Khuroo, A.A., Rashid, I., Reshi, Z., Dar, G.H., and Wafai, B.A., The alien flora of Kashmir Himalaya, *Biol. Invasions*, 2007, vol. 9, no. 3, pp. 269–292. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9021-5>
- Khuroo, A.A., Reshi, Z.A., Malik, A.H., Weber, E., Rashid, I., and Dar, G.H., Alien flora of India: taxonomic composition, invasion status and biogeographic affiliations, *Biol. Invasions*, 2012, vol. 14, pp. 99–113. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9981-6>
- Khuroo, A.A., Reshi, Z., Rashid, I., Dar, G.H., and Khan, Z.S., Operational characterization of alien invasive flora and its management implications, *Biodivers. Conserv.*, 2008, vol. 17, no. 13, pp. 3181–3194. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9429-1>
- Lal, R., Kaur, A., Kaur, S., Batish, D.R., Singh, H.P., Sharma, M., and Kohli, R.K., Nature of phytotoxic interference of alien weed *Calyptracarpus vialis* against some crop plants, *Environ. Monit. Assess.*, 2021, vol. 193, art. 334. <https://doi.org/10.1007/s10661-021-09119-2>
- Lone, S.A., Ahmed, R., Rasray, B.A., Rashid, I., Nuñez, M.A., and Khuroo, A.A., Disentangling the impacts of plant co-invasions: additive, antagonistic and synergistic, *Biol. Invasions*, 2024, vol. 26, no. 11, pp. 3795–3809. <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03290-0>
- Mehal, K.K., Sharma, A., Kaur, A., Kalia, N., Kohli, R.K., Singh, H.P., and Batish, D.R., Modelling the ecological impact of invasive weed *Verbesina encelioides* on vegetation composition across dryland ecosystems of Punjab, northwestern India, *Environ. Monit. Assess.*, 2023, vol. 195, no. 6, pp. 725. <https://doi.org/10.1007/s10661-023-11733-7>
- Osland, M.J., Stevens, P.W., Lamont, M.M., Brusca, R.C., Hart, K.M., Waddle, J.H., et al., Tropicalization of temperate ecosystems in North America: The northward range expansion of tropical organisms in response to warming winter temperatures, *Global Change Biol.*, 2021, vol. 27, no. 15, pp. 3009–3034. <https://doi.org/10.1111/gcb.15677>
- Pathak, R., Negi, V.S., Rawal, R.S., and Bhatt, I.D., Alien plant invasion in the Indian Himalayan Region:

- state of knowledge and research priorities, *Biodivers. Conserv.*, 2019, vol. 28, no. 12, pp. 3073–3102. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01809-9>
- Peleg, O., Guy-Haim, T., Yeruham, E., Silverman, J., and Rilov, G., Tropicalization may invert trophic state and carbon budget of shallow temperate rocky reefs, *J. Ecol.*, 2020, vol. 108, no. 4, pp. 844–854. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13372>
- Peng, C.I., and Kao, M.T., *Calypotocarpus vialis* Less. (Asteraceae), a newly naturalized weed in Taiwan, *Bot. Bull. Acad. Sinica*, 1984, vol. 25, pp. 171–176. <https://doi.org/10.6201/0>
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., and Guisan, A., Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders, *Science*, 2012, vol. 335, no. 6074, pp. 1344–1348. <https://doi.org/10.1126/science.1218489>
- POWO, Plants of the World Online, Royal Botanic Gardens, Kew, 2024, Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (accessed on 7 June 2024).
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., et al., Scientists' warning on invasive alien species, *Biol. Rev.*, 2020, vol. 95, no. 6, pp. 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12647>
- Ramalho, Q., Vale, M. M., Manes, S., Diniz, P., Malecha, A., and Prevedello, J. A., Evidence of stronger range shift response to ongoing climate change by ectotherms and high-latitude species, *Biol. Conserv.*, 2023, vol. 279, 109911. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.109911>
- Rao, R. R., and Sagar, K., Invasive alien weeds of the Western Ghats: taxonomy and distribution, in *Invasive alien plants: An ecological appraisal for the Indian sub-continent*, Wallingford UK: CABI, 2012, pp. 139–161.
- Reshi, Z. A., and Khuroo, A. A., Alien plant invasions in India: Current status and management challenges, *Proc. Natl. Acad. Sci. India Sect. B Biol. Sci.*, 2012, vol. 82, pp. 305–312. <https://doi.org/10.1007/s40011-012-0042-1>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., and West, C. J., Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diver and distr.*, 2000, vol. 6, no. 2, pp. 93–107.
- Richardson, D. M., and Pyšek, P., Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns, *New Phytol.*, 2012, vol. 196, no. 2, pp. 383–396. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04237.x>
- Roy, A., and Rathore, P., Western Himalayan forests in climate change scenario, in *Remote Sensing of Northwest Himalayan Ecosystems*, 2019, pp. 265–283.
- Sagar, K., Quantitative estimation of total phenols in *Calypotocarpus vialis* — An emerging weed in Karnataka, *Indian J. Weed Sci.*, 2016, vol. 48, pp. 222–225.
- Sagar, K., and Rajanna, M. D., Impact of invasive weeds on soil attributes at invaded sites, *Indian J. Weed Sci.*, 2015, vol. 47, pp. 66–70.
- Scherrer, D., Bürgi, M., Gessler, A., Kessler, M., Nobis, M. P., and Wohlgemuth, T., Abundance changes of neophytes and native species indicate a thermophilisation and eutrophication of the Swiss flora during the 20th century, *Ecol. Indic.*, 2022, vol. 135, pp. 108558. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108558>
- Sharma, A., Kaur, A., Kaur, S., Kohli, R. K., and Batish, D. R., Plant Invasion and Climate Change: A Global Overview, in *Plant Invasions and Global Climate Change*, 2023, pp. 3–30. https://doi.org/10.1007/978-981-99-5910-5_1
- Shen, J. H., Hu, G. W., and Gao, T. G., *Calypotocarpus* (Asteraceae: Heliantheae: Ecliptinae), a newly naturalized genus in Tropical East Africa, *Phytotaxa*, 2020, vol. 441, pp. 69–77. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.441.1.6>
- Shluker, A., Harmful non-indigenous species (HNIS) report for *Verbesina encelioides*, Hawaiian Ecosystems at Risk Project, 2002.
- Shukla, A., and Ali, I., Major River systems of Jammu and Kashmir, in *The Indian Rivers: Scientific and Socio-economic Aspects*, 2018, pp. 383–411. https://doi.org/10.1007/978-981-10-2984-4_30
- Space, J. C., Imada, C. T., Report to the Republic of Kiribati on invasive plant species on the islands of Tarawa, Abemama, Butaritari and Maiana. 2004 U.S. Forest Service and Bishop Museum, Honolulu
- Thuiller, W., Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change, *Global Change Biol.*, 2004, vol. 10, pp. 2020–2027. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00859.x>
- Vaishya, J. K., Ansari, A. A., and Dubey, N. K., *Synedrella vialis* (Less.) A. Gray (Asteraceae) — A new record for Punjab, *J. Econ. Taxon. Bot.*, 2014, vol. 38, no. 38, pp. 352–354.
- Vergès, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G. B., Campbell, A. H., Ballesteros, E., et al., The tropicalization of temperate marine ecosystems: Climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts, *Proc. R. Soc. B*, 2014, vol. 281, no. 1789, pp. 20140846. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0846>
- Wahi, P., Dogra, V., Jandial, K., Bhagat, R., Gupta, R., Gupta, S., et al., Prevalence of gestational diabetes mellitus (GDM) and its outcomes in Jammu region, *J. Assoc. Physicians India*, 2011, vol. 59, pp. 227–230.
- Wani, S. A., Ahmad, R., Gulzar, R., Rashid, I., Malik, A. H., and Khuroo, A. A., Diversity, distribution and drivers of alien flora in the Indian Himalayan region. *Glob Ecol Conserv*, 2022, vol. 38, pp. e02246. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02246>
- Wani, S. A., Ahmad, R., Gulzar, R., Rashid, I., and Khuroo, A. A., Alien flora causes biotic homogenization in the biodiversity hotspot regions of India, *Sci. Total Environ.*, 2023, vol. 884, pp. 163856. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163856>
- Wani, S. A., Zargar, S. A., Dar, F. A., Khoja, A. A., Malik, A. H., Rashid, I., and Khuroo, A. A., Elevational patterns and drivers of taxonomic and phylogenetic diversity of pteridophytes: A case study from the Himalaya. *Flora*, 2025, vol. 323, pp. 152654. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152654>
- Yadav, R. R., Negi, P. S., and Singh, J., Climate change and plant biodiversity in Himalaya, India, *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.*, 2021, vol. 87, pp. 234–259.
- Yaduvanshi, A., Nkemelang, T., Bendapudi, R., and New, M., Temperature and rainfall extremes change under current and future global warming levels across Indian climate zones, *Weather Clim. Extremes*, 2021, vol. 31, 100291. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2021.100291>

- Zargar, S. A., Khuroo, A. A., Reshi, Z. A., and Ganie, A. H., Recent Species' Range Expansion in the Himalayan Highlands: New Distribution Records of Naturalized Alien Plants from Ladakh, India. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, no. 3, 576-585. <https://doi.org/10.1134/S1062359023606079>
- Zargar, S.A., Malik, R.A., Khuroo, A.A., Ganie, A.H. and Reshi, Z. A., Alien flora of the Himalayan highlands: naturalised and invasive plants in the Trans-Himalayan region of Ladakh, India, *Biol. Invasions*, 2025a, vol. 27, no. 4, pp. 113. <https://doi.org/10.1007/s10530-025-03562-z>
- Zargar, S. A., Gulzar, R., Khuroo, A. A., Reshi, Z. A., and Ganie, A. H. Naturalization of three alien plant species in Kashmir Himalaya: taxonomic and ecological aspects. *Plant Biosyst*, 2025b, vol. 159, no. 2, 347–355. <https://doi.org/10.1080/11263504.2025.2468717>
- Zargar, S. A., Reshi, Z. A., Ganie, A. H., Dutt, H. C., Shah, M. A., and Sharma, N. Local inventories for effective management of alien species: insights from the alien flora of Jammu, Kashmir, and Ladakh, India. *Environ Monit Assess*, 2025c, vol. 197, 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10661-024-13479-0>
- Zu, K., Wang, Z., Zhu, X., Lenoir, J., Shrestha, N., Lyu, T., et al., Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change, *Sci. Total Environ.*, 2021, vol. 783, 146896. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146896>