

ISSN 1996–1499

2026 №1



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

<i>Адамова В.В., Кустова М.И.</i> НАЗЕМНЫЕ МОЛЛЮСКИ БИОТОПОВ ВДОЛЬ ДОРОГ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА: ТРАНСПОРТНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИЙ В ДРУГИЕ РЕГИОНЫ	2
<i>Афанасьева М.С., Симакова У.В., Тимофеев В.А.</i> НОВЫЙ ВИД ГРЯЗЕВОГО КРАБА <i>EURYRANOPEUS DEPRESSUS</i> (SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ	13
<i>Виноградова Ю.К., Сенатор С.А.</i> КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ ИНВАЗИОННОЙ ФЛОРЫ РОССИИ	33
<i>Ивичева К.Н., Солдатенко Е.В., Бесаева Е.А.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА <i>OBESOGAMMARUS CRASSUS</i> (G.O. SARS, 1894) (AMPHIRODA) В ОЗЕРЕ ИЛЬМЕНЬ	56
<i>Кулиш А.В., Саенко Е.М.</i> КРЕВЕТКА <i>PALAEOMON MACRODACTYLUS</i> – НОВЫЙ ВИД ФАУНЫ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ В АКВАТОРИЯХ С ПОВЫШЕННОЙ СОЛЁНОСТЬЮ	67
<i>Лопатина С.В., Бабюк Р.С.</i> РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ИНВАЗИИ ЗЕРНОВКИ <i>ACANTHOSCELIDES PALLIDIPENNIS</i> (MOTSCHULSKY, 1874)(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: BRUCHINAE) В КЫРГЫЗСТАН	76
<i>Садыкова Г.А., Алиев Х.У.</i> <i>LAMPRODILA FESTIVA</i> (LINNAEUS, 1767)(COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В МОЖЖЕВЕЛОВЫХ РЕДКОЛЕСЬЯХ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА РЕГИОНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ «ИСТИСУ-КАКА» (РЕСПУБЛИКА ДАГЕСТАН)	80
<i>Сидорова А.И.</i> ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ЧУЖЕРОДНОЙ АМФИПОДЫ <i>GMELINOIDES FASCIATUS</i> (CRUSTACEA: AMPHIRODA) В ВЫГОЗЕРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ВОДОСБОРЕ БЕЛОМОРСКО-БАЛТИЙСКОГО КАНАЛА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)	89
<i>Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р., Пазылбеков М.Ж.</i> ИХТИОФАУНА АЛАКОЛЬСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЁР И ПУТИ ЕЁ ФОРМИРОВАНИЯ: ОБЗОР	97
<i>Тютин А.В., Шляпкин И.В., Базаров М.И., Морозова Д.А., Медянцева Е.Н., Тютин В.А.</i> РОЛЬ РАЗНЫХ ВИДОВ РЫБ В ПОДДЕРЖАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ГЕМИПОПУЛЯЦИЙ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ <i>APORHALLUS DONICUS</i> (SKRJAVIN ET LINDTROP, 1919) В ЭКОСИСТЕМАХ РЫБИНСКОГО И ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)	116
<i>Филипенко С.И., Мустя М.В.</i> ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ВЕРМИКУЛИРОВАННОГО ПАРУСНОГО СОМА <i>PTERYGOPLICHTHYS</i> <i>DISJUNCTIVUS</i> (WEBER, 1991)(ACTINOPTERYGII: SILURIFORMES: LORICARIIDAE) В БАССЕЙНЕ ДНЕСТРА	131
<i>Чимитов Д.Г., Борисова Н.Г., Старков А.И.</i> НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ-ВСЕЛЕНЦЕВ В РЕСПУБЛИКЕ БУРЯТИЯ	137
<i>Baturina M.A., Ivicheva K.N., Golubev M.A., Filonenko I.V., Velegzhaninov I.O.</i> THE INVASION OF <i>BRANCHIURA SOWERBYI</i> BEDDARD, 1892 (OLIGOCHAETA) OCCURS BY ONE GENETIC GROUP OF THE SPECIES	154
<i>Glagoleva N.S., Volkova P.A., Medvedev A.A., Yavorskiy M.R.</i> HOW DO INFLORESCENCES OF <i>LUPINUS POLYPHYLLUS</i> (FABACEAE) RE-ESTABLISH THEIR POSITION AFTER ARTIFICIAL BENDING?	157
<i>Wu B.D., Qi Y., Chen Z.Y., He Z.Q., Wang C.Y., Liu L.Y.</i> THE INVASION OF <i>ERIGERON CANADENSIS</i> L. (ASTERACEAE: ASTEREAE): A SUBSTANTIAL THREAT TO PLANT DIVERSITY AND COMMUNITY STABILITY IN NATURALLY RESTORED SECONDARY BARE LANDS	159

НАЗЕМНЫЕ МОЛЛЮСКИ БИОТОПОВ ВДОЛЬ ДОРОГ ЗАПАДНОГО КAVKAZA: ТРАНСПОРТНЫЙ ВЕКТОР ИНВАЗИЙ В ДРУГИЕ РЕГИОНЫ

© 2025 Адамова В.В.*, Кустова М.И.**

Белгородский государственный национальный исследовательский университет
e-mail: *valeriavladislavna@gmail.com; **kustovami@mail.ru

Поступила в редакцию 02.10.2025. После доработки 04.02.2026. Принята к публикации 13.02.2026

Расселение чужеродных видов нередко происходит посредством автомобильного и железнодорожного транспорта. Среди видов, способных пережить такую транспортировку, довольно много наземных моллюсков, благодаря чему такие маломобильные животные могут преодолевать огромные расстояния. На европейской территории России и сопредельных территориях одним из донорных регионов наземных моллюсков-вселенцев является Кавказ не только ввиду богатейшего биоразнообразия, но и благодаря развитой транспортной сети. В представленной работе были обследованы биотопы вдоль железных и автомобильных дорог в Республике Адыгея и Краснодарском крае, оценено разнообразие исследованных сообществ наземных моллюсков. Как вдоль автомобильных, так и вдоль железных дорог было обнаружено 6 видов наземных моллюсков, при том что число особей на одном участке могло достигать 110/м². Наиболее многочисленным оказался степной вид *Xeropicta derbentina*. Наземные моллюски в 1,84 раза чаще обнаруживаются вдоль железных дорог, нежели вдоль автомобильных дорог, что подтверждает регрессионный анализ ($p = 0.001$). Полученные результаты подтверждают приуроченность ряда кавказских видов наземных моллюсков к биотопам дорожной инфраструктуры.

Ключевые слова: распространение видов, антропогенные биотопы, малакофауна.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-02-12

Введение

Перенос видов за пределы нативных ареалов является одним из первых и необходимых этапов биологических инвазий, ключевое значение для которого имеют транспортные векторы. Даже маломобильные животные, такие как моллюски, могут преодолевать большие расстояния посредством разнообразных векторов инвазий [Cowie, Robinson, 2003]. Такие виды также называют «путешествующими» (travelling species), а для наземных моллюсков известно название «улитки-туристы» (tourist snails) [Robinson, 1999]. Нередко их расселение происходит так же, как и у чужеродных растений, причём можно наблюдать контаминацию наземных моллюсков и растений [Bergey et al, 2014, Шиков, 2016]. Векторы инвазий наземных моллюсков разнообразны, среди них сельскохозяйственная продукция (семенной материал, саженцы, готовая продукция), грунт, транспорт и транспортная инфраструктура [Cowie, Robinson, 2003]. По всей видимости, развитая инфраструктура и

интенсивный товарооборот обуславливают распространение ряда чужеродных видов наземных моллюсков из Кавказского региона в более северные регионы России и на сопредельные территории. При этом Кавказ – территория с высоким уровнем биологического разнообразия и сложной мозаикой местообитаний. В его пределах обитает множество видов наземных моллюсков, для которых Кавказ является нативным ареалом [Кантор, Сысоев, 2005; Магомедова, 2017]. Расселение наземных моллюсков отсюда, как правило, происходит вследствие антропогенных факторов, включая урбанизацию и транспортную деятельность [Keller et al., 2011; Гураль-Сверлова и Гураль, 2017]. Одним из наименее исследованных, но потенциально значимых факторов выступают линейные объекты – автомобильные и железные дороги, способствующие расселению видов вдоль транспортных коридоров [Balbi et al., 2018]. Для понимания процесса распространения кавказских наземных моллюсков за пределы нативного ареала

необходимо оценить распространение этих видов вдоль транспортной инфраструктуры в пределах естественного ареала и на прилегающей к нему территории, что и являлось целью представленного исследования.

Материалы и методы

Территория исследования имеет транспортные коридоры для расселения кавказских видов в северном и западном направлении. Здесь проходят железнодорожные ветки с Черноморского побережья Кавказа (через ж/д ст. «Белореченская», «Армавир-Туапсинский»), с северокавказского направления (через ж/д ст. «Армавир-Ростовский»). Здесь же развита сеть автомобильных дорог, которые соединяют федеральные трассы «Кавказ» и «Дон» (рис. 1).

Полевые исследования проводились в Республике Адыгея и Краснодарском крае в период с июля по октябрь 2024 г. Было обследовано 65 участков, расположенных вдоль железных и автомобильных дорог (Приложение: табл. П1 и П2).

Расстояние между соседними участками составляло не менее 1 км. На каждом участке закладывались 3 пробные площадки размером 1 м², расположенные на расстоянии 10–15 м друг от друга.

На площадках осуществлялся ручной сбор моллюсков и пустых раковин с поверхности почвы, растительности и подстилки. Камеральная обработка проводилась с использованием стереомикроскопа МБС-10.

Для двух типов сообществ моллюсков (а/д и ж/д) были рассчитаны индексы Шеннона и Симпсона с использованием стандартных формул. Для анализа различий между двумя типами сообществ были рассчитаны расстояния Жаккарда и проведён анализ сходства сообществ (ANOSIM) с использованием матриц расстояний Жаккарда в пакете R vegan [Oksanen et al., 2022]. Под «сообществами» моллюсков в данном исследовании мы подразумеваем малакофауну в конкретном обследованном биотопе.

Сравнение численности отдельных видов в двух типах сообществ проводилось с

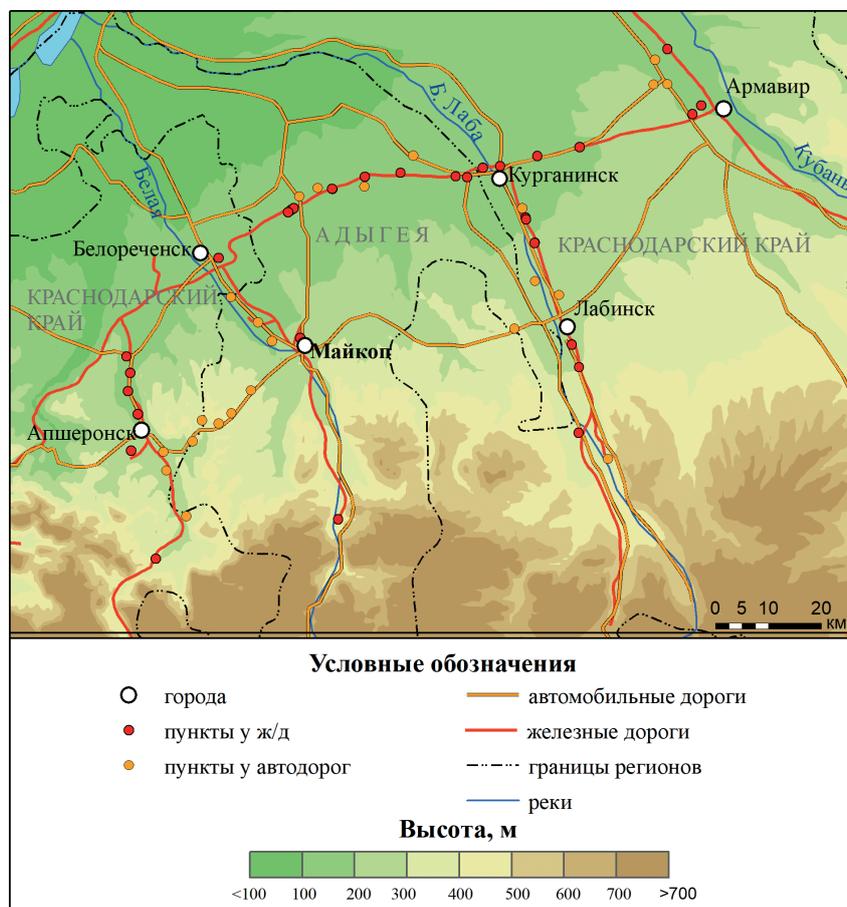


Рис. 1. Район исследования и обследованные пункты.

использованием критерия Вилкоксона. Во всех анализах мы учитывали любые находки моллюсков: не только живых особей, но и раковин, так как потенциальное расселение улиток посредством транспорта могло происходить раньше нашего обследования, а раковины моллюсков свидетельствуют об их присутствии в биотопе некоторое время назад.

Далее с помощью логистической регрессии было оценено влияние типа дороги (автомобильной или железной) на вероятность обнаружения наземных моллюсков в обследованных пунктах. Зависимая переменная (находка наземных моллюсков) имела бинарное распределение: «0» – моллюски не обнаружены, «1» – моллюски обнаружены. Для модели была рассчитана площадь под кривой (area under the receiver operating characteristic curve, AUC) с помощью пакета rROC [Robin et al., 2011].

Регрессионный анализ и тест Вилкоксона были выполнены в среде R версии 4.1.2 [R Core Team, 2021]. Карты подготовлены в программе ArcGIS версии 10.7.

Результаты

На обследованных участках нами были обнаружены следующие виды наземных моллюсков:

Helix lucorum (Linnaeus, 1758) сем. Helicidae;

Monacha cartusiana (Müller, 1774) сем. Hygromiidae;

Xeropicta derbentina (Krynicky, 1836) сем. Geomitridae;

Xeropicta krynickii (Krynicky, 1833) сем. Geomitridae;

Harmozica ravergiensis (Férussac, 1835) сем. Hygromiidae;

Caucasotachea atrolabiata (Krynicky, 1833) сем. Helicidae;

Chondrula tridens (Muller, 1774) сем. Enidae.

Кавказская улитка, *H. ravergiensis*, обнаружена только на железнодорожных участках, а находки раковин *Ch. tridens* отмечены только на автомобильном участке. Остальные виды присутствуют как вдоль железных, так и вдоль автомобильных дорог (рис. 2 и 3).

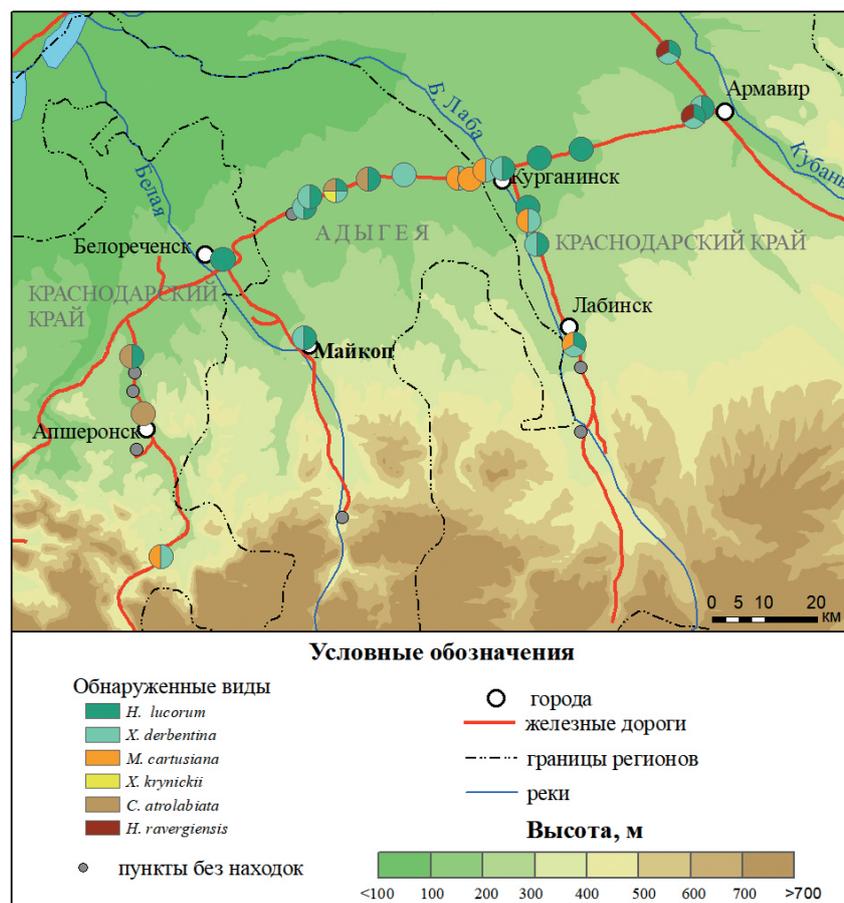


Рис. 2. Находки видов в обследованных пунктах вдоль железных дорог.

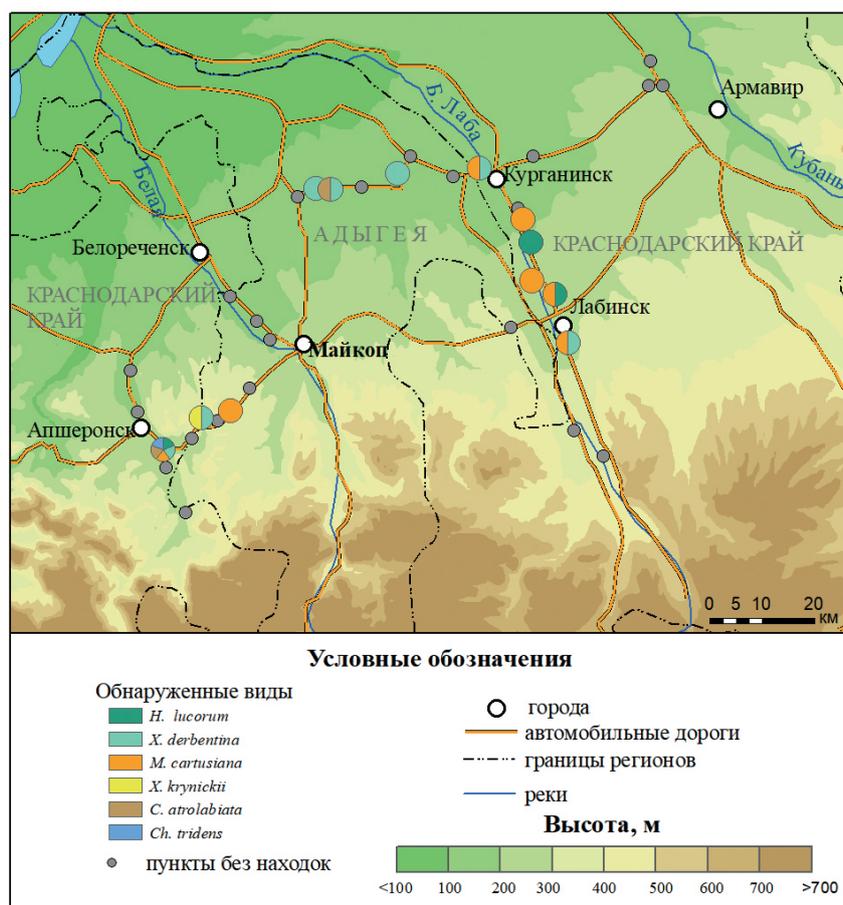


Рис. 3. Находки видов в обследованных пунктах вдоль автомобильных дорог.

В каждом пункте с находками моллюсков малакофауна была представлена преимущественно 2–3 видами, в отдельных случаях присутствовали 4–5 видов. Имеются различия в количестве особей или раковин между двумя типами сообществ (табл. 1 и 2). Модель логистической регрессии показала значимое влияние типа дорог на присутствие моллюсков в придорожных биотопах: находки моллюсков встречаются в 1,84 раза чаще вдоль железных дорог ($p = 0.001$, AUC = 0,71). При этом нами было замечено, что вдоль автомобильных дорог чаще обнаруживались живые особи моллюсков, раковины встречались редко.

Индекс Шеннона оказался выше в сообществах вдоль железных дорог (0.999) по сравнению с автодорогами (0.529), что указывает на более равномерное распределение видов в первой группе сообществ. Индекс Симпсона также выше вдоль железных дорог (0.500) против автодорог (0.286), что дополнительно свидетельствует о более высокой устойчивости сообщества к доминированию одного вида.

Выявлено различие в структуре сообществ наземных моллюсков вдоль железных и автомобильных дорог (ANOSIM, $p = 0.024$). Анализ проведен на основе матриц расстояний Жаккарда, которые были рассчитаны для пунктов с находками моллюсков. Анализ различий числа особей каждого вида в двух типах сообществ показал значимые различия только для *H. lucorum* ($p = 0.0001$). Вдоль железных дорог этот вид встречался значительно чаще, хотя и был представлен преимущественно раковинами моллюсков. Наиболее многочисленным оказался вид *X. derbentina*. На «втором месте» по численности оказался *M. cartusiana*. Оба вида в большинстве пунктов как вдоль ж/д, так и вдоль а/д представлены преимущественно живыми особями.

Все виды наземных моллюсков, обнаруженные вдоль дорог, являются нативными для Кавказа. Более того, почти все виды уже известны как вселенцы за пределами естественного ареала.

Таблица 1. Число особей (раковин*) наземных моллюсков в исследованных пунктах вдоль железных дорог**

№ пункта	<i>H. lucorum</i>	<i>X. derbentina</i>	<i>X. krynickii</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>H. ravergensis</i>	<i>C. atrolabiata</i>
1	2					4
4						1
6		138		9		
7	1	177	1			1
8	(3)					(1)
9		12				
10		1		19		
11				13		
12		1		13		
13	(14)	13(8)				
14	(11)					
15	(10)	(3)				
16	(6)	(2)		(1)		
19				1		
20	(10)					
21	(5)					
22	(2)	7				
23	(1)	3			40	
24	(8)	97			26	
26	2(1)	3(22)				
27	(3)	1(4)				
28	1(3)	(12)				
29	1(24)					

* В скобках указано количество раковин, без скобок указано число живых особей.

** В таблице представлены пункты, в которых была обнаружена как минимум одна особь или раковина, пункты без находок не указаны.

Таблица 2. Число особей (раковин*) наземных моллюсков в исследованных пунктах вдоль автомобильных дорог**

№ пункта	<i>H. lucorum</i>	<i>X. derbentina</i>	<i>X. krynickii</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>C. atrolabiata</i>	<i>Ch. tridens</i>
5	1	66		119	3	(2)
7		207	1			
9				1		
15		28				
16		162			(1)	
18		331				
22		29		4		
24				1		
25	4(2)					
26				9		
27	(1)			10		
28	4	54		15		

* В скобках указано количество раковин, без скобок указано число живых особей.

** В таблице представлены пункты, в которых была обнаружена как минимум одна особь или раковина, пункты без находок не указаны.

Обсуждение

При богатейшем разнообразии наземной малакофауны Кавказа распространяются за пределы своих естественных ареалов немногие виды, в числе которых и обнаруженные нами на исследуемой территории: *X. derbentina*, *X. krynickii*, *M. cartusiana*, *H. ravergensis*, *H. lucorum*, а также *Stenomphalia pisiformis* (L. Pfeiffer, 1946) *Caucasotachea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828), *Oxychilus translucidus* (Mortillet, 1853), *Deroceras caucasicum* (Simroth, 1901), *Krynickyllus melanocephalus* (Kaleniczenko, 1851), *Boettgerilla pallens* (Simroth, 1912) [Balashov et al., 2013; Balashov et al., 2018; Шиков, 2016; Гураль-Сверлова и Гураль, 2017; Ostrovsky, 2022, 2023; Adamova et al., 2022; Бенедиктов и Шиков, 2022].

В обзоре Е.В. Шикова [2016] замечено, что основную долю вселенцев из южных регионов на Русскую равнину составляют слизни, а степные виды моллюсков из южных регионов ещё не были внесены Е.В. Шиковым в список вселенцев. Слизней в обследованных нами пунктах обнаружено не было, что, вероятнее всего, обусловлено неблагоприятными условиями для их существования в таких биотопах степной зоны, в их расселении более значимую роль играет перемещение сельскохозяйственных товаров, посадочного материала и семян, грунта [Cowie, Robinson, 2003]. Однако за последние годы широко распространились в северном направлении как раз степные виды моллюсков. Это типичные обитатели открытых степных ландшафтов – *X. derbentina*, *X. krynickii*, а также виды, населяющие разнообразные открытые ландшафты, опушки лесов, заросли кустарников – *M. cartusiana* и *H. ravergensis* [Шилейко, 1978]. Все эти виды были обнаружены нами на исследуемой территории вдоль дорог.

Наиболее многочисленный из обнаруженных нами видов – *X. derbentina* известен как вселенец не только на Русской равнине и сопредельных территориях, но и в Западной Европе, на Балканах и Апеннингах [Wagner and Bertrand, 2021; Kiss et al., 2005; De Mattia, 2007; Gojšina et al., 2022]. Ещё один вид, так же представленный во многих обследованных дорожных биотопах, – *M. cartusiana* за последние 20–25 лет проник не только в

разные регионы Европы, но и в Северную Америку [Balashov and Markova, 2023; Kurek and Najberek, 2009; Гураль-Сверлова и Гураль, 2022; Ostrovsky, 2024; Robinson and Slapcinsky, 2005]. За пределами нативных ареалов эти виды населяют антропогенно преобразованные биотопы, в том числе обочины дорог. Влияние транспорта из-за увеличения трафика на распространение этих и других чужеродных видов наземных моллюсков замечают в Европе [Robinson, 1999; Peltanová et al., 2012]. Если *X. derbentina* и *M. cartusiana* имеют довольно широкий естественный ареал, в который помимо Кавказа входит всё Причерноморье и Малая Азия, то естественный ареал *H. ravergensis* ограничен Кавказом [Шилейко, 1978]. В нашем исследовании этот вид был обнаружен только на двух участках вдоль железнодорожных веток северокавказского направления (см. рис. 2), численность моллюсков на участке была довольно высокая (см. табл. 1). *H. ravergensis* также расселяется и за пределы Кавказа: последние 15–20 лет на территорию Русской равнины [Balashov et al., 2018; Adamova, 2021; Ostrovsky, 2022].

При известном значении дорог и дорожной инфраструктуры для расселения чужеродных видов мы наблюдаем следующие различия на исследованной территории: находки моллюсков вдоль железных дорог встречаются чаще, а сообщества моллюсков в железнодорожных биотопах имеют более равномерное распределение видов и их численности. Такая особенность железных дорог может быть обусловлена факторами среды. В отличие от автомобильных дорог, для которых характерна более высокая транспортная активность, большее разнообразие транспортных средств, вырубка и расчистка обочин, прокладка инженерных коммуникаций, а также регулярное применение противогололёдных реагентов и гербицидов, железные дороги часто имеют более стабильный растительный покров и меньше подвержены прямому механическому воздействию [Braschler et al., 2020; Cork et al., 2024; Keller et al., 2011]. Так, *H. lucorum*, хотя и был обнаружен как рядом с железными дорогами, так и рядом с автомобильными дорогами, чаще встречался вдоль железнодорожных путей. Возможно,

железнодорожная инфраструктура (наличие крупного щебня, рельсы и шпалы, составы на ж/д путях) может играть роль укрытия для таких крупных улиток. В горной местности *H. lucorum* часто переживает неблагоприятные условия под камнями. Присутствие большого количества раковин моллюсков говорит о том, что проникновения чужеродных видов улиток происходили и до обследования нами придорожных биотопов. Эта особенность также характерна для железных дорог.

Важно и то, что виды, известные как чужеродные в других регионах, *X. derbentina* и *M. cartusiana* многочисленны как вдоль железных, так и вдоль автомобильных дорог исследуемой территории. За пределами естественных ареалов эти виды демонстрируют такую же биотопическую приуроченность [Гураль-Сверлова и Гураль, 2017; Ostrovsky, 2022, 2023]. Возможно, это обусловлено ксерофильностью этих видов и их адаптациями к обитанию в степной зоне. Так, экологически схожий вид-вселенец *Xerolenta obvia* (Menke, 1828) также населяет биотопы вдоль дорог в Северной Америке, где образует характерные скопления на растениях, как и *X. derbentina*, и *M. cartusiana* [Forsyth et al., 2015]. В Центральной Европе также было выявлено, что вдоль дорог чаще встречаются виды – обитатели открытых пространств, там же присутствует вселенец *M. cartusiana* [Juříčková and Kušera, 2007]. С другой стороны, мы предполагаем, что на присутствие моллюсков в исследуемых биотопах может влиять непосредственное расселение транспортом. Возможно, железные дороги и приуроченная к ним инфраструктура, а также ж/д транспорт более благоприятны именно для расселения наземных моллюсков, нежели автодороги, а условия придорожных биотопов для видов,

населяющих открытые пространства, могут быть одинаково благоприятны.

Заключение

Наземные моллюски, населяющие антропогенно преобразованные биотопы вдоль дорог региона исследования, преимущественно являются обитателями степной зоны Кавказа и Предкавказья. Большинство из обнаруженных видов известны как чужеродные далеко за пределами своих естественных ареалов, где также приурочены к антропогенно измененным ландшафтам, в том числе к обочинам дорог. Мы связываем биотопическую приуроченность в исследуемом регионе как преадаптацию для дальнейшего заселения схожих местообитаний в других регионах. При этом находки моллюсков вдоль железных дорог встречаются чаще, нежели вдоль автомобильных, а малакофауна вдоль железных дорог характеризуется более равномерным распределением видов, что, вероятнее всего, обусловлено более благоприятными условиями железнодорожной инфраструктуры для обнаруженных видов.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Приложение

Таблица П1. Пункты вдоль железных дорог

№	Координаты	Описание
1	44°35'40.6" с.ш. 39°41'41.4" в.д.	ст. Кубанская, Апшеронский р-н, Краснодарский край
2	44°33'58.7" с.ш. 39°42'10.2" в.д.	Кубанское сел. пос., Апшеронский р-н, Краснодарский край
3	44°32'07.4" с.ш. 39°41'53.1" в.д.	Кубанское сел. пос., Апшеронский р-н, Краснодарский край
4	44°29'46.6" с.ш. 39°43'15.1" в.д.	Кубанское сел. пос., Апшеронский р-н, Краснодарский край
5	44°26'01.9" с.ш. 39°42'14.3" в.д.	г. Апшеронск, Краснодарский край
6	44°14'54.2" с.ш. 39°45'36.8" в.д.	с. Черниговское, Апшеронский р-н, Краснодарский край
7	44°52'36.1" с.ш. 40°11'22.9" в.д.	Айрюмовское сел. пос., Гиагинский р-н, Адыгея
8	44°53'48.9" с.ш. 40°16'06.1" в.д.	Дондуковское сел. пос., Гиагинский р-н, Адыгея
9	44°54'08.6" с.ш. 40°21'13.2" в.д.	ст. Дондуковская, Гиагинский р-н, Адыгея
10	44°53'42.8" с.ш. 40°29'08.4" в.д.	Кошехабльское сел. пос., Адыгея
11	44°53'36.1" с.ш. 40°30'45.3" в.д.	аул Кошехабль, Адыгея
12	44°54'31.0" с.ш. 40°33'01.3" в.д.	г. Курганинск, Краснодарский край
13	44°54'38.4" с.ш. 40°35'30.7" в.д.	г. Курганинск, Краснодарский край
14	44°49'19.8" с.ш. 40°39'02.7" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
15	44°46'44.2" с.ш. 40°40'16.1" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
16	44°36'14.9" с.ш. 40°45'16.0" в.д.	г. Лабинск, Краснодарский край
17	44°33'51.5" с.ш. 40°46'11.3" в.д.	ст. Владимирская, Лабинский р-н, Краснодарский край
18	44°27'10.9" с.ш. 40°45'56.6" в.д.	Мостовское гор. пос., Краснодарский край
19	44°49'09.1" с.ш. 40°39'06.1" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
20	44°55'39.0" с.ш. 40°40'54.9" в.д.	Курганинское гор. пос., Краснодарский край
21	44°56'26.2" с.ш. 40°46'57.4" в.д.	Безводное сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
22	45°00'26.0" с.ш. 41°04'33.0" в.д.	терр. Северная Промзона, г. Армавир, Краснодарский край
23	44°59'32.8" с.ш. 41°03'18.8" в.д.	г. Армавир, Краснодарский край
24	45°06'19.4" с.ш. 40°59'57.2" в.д.	Новокубанское гор. пос., Краснодарский край
25	44°18'44.8" с.ш. 40°11'33.3" в.д.	пос. Каменноостский, Майкопский р-н, Адыгея
26	44°50'31.4" с.ш. 40°05'29.7" в.д.	ст. Гиагинская, Адыгея
27	44°50'43.1" с.ш. 40°05'50.2" в.д.	ст. Гиагинская, Адыгея
28	44°37'21.1" с.ш. 40°06'49.7" в.д.	г. Майкоп, Адыгея
29	44°45'40.1" с.ш. 39°54'57.4" в.д.	Белореченский р-н, Краснодарский край
30	44°50'17.8" с.ш. 40°04'59.5" в.д.	Гиагинское сел. пос., Адыгея

Таблица П2. Пункты вдоль автомобильных дорог

№	Координаты	Описание
1	44°34'01.3" с.ш. 39°42'13.0" в.д.	с. Вперёд, Кубанское сел. пос., Апшеронский р-н, Краснодарский край
2	44°29'42.2" с.ш. 39°43'15.6" в.д.	Кубанское сел. пос., Апшеронский р-н, Краснодарский край
3	44°19'15.7" с.ш. 39°49'58.2" в.д.	Новополянское сел. пос., Апшеронский р-н, Краснодарский край
4	44°23'55.8" с.ш., 39°47'14.9" в.д.	Апшеронское гор. пос., Краснодарский край
5	44°25'50.1" с.ш. 39°46'49.8" в.д.	Апшеронское гор. пос., Краснодарский край
6	44°26'54.9" с.ш. 39°50'59.2" в.д.	Апшеронское гор. пос., Краснодарский край
7	44°29'03.8" с.ш. 39°52'22.8" в.д.	Апшеронское гор. пос., Краснодарский край
8	44°28'42.2" с.ш. 39°54'42.8" в.д.	Краснооктябрьское сел. пос., Майкопский р-н, Адыгея
9	44°29'44.7" с.ш. 39°56'34.1" в.д.	Краснооктябрьское сел. пос., Майкопский р-н, Адыгея
10	44°32'03.0" с.ш. 39°59'20.9" в.д.	Краснооктябрьское сел. пос., Майкопский р-н, Адыгея
11	44°37'08.2" с.ш. 40°02'25.9" в.д.	г. Майкоп, Адыгея
12	44°39'04.3" с.ш. 40°00'29.8" в.д.	гор. окр. Майкоп, Адыгея
13	44°41'37.6" с.ш. 39°56'43.4" в.д.	ст. Ханская, гор. окр. Майкоп, Адыгея

14	44°51'54.7" с.ш. 40°06'37.8" в.д.	Гиагинское сел. пос., Адыгея
15	44°52'44.5" с.ш. 40°09'18.0" в.д.	Гиагинское сел. пос., Адыгея
16	44°52'35.6" с.ш. 40°11'25.8" в.д.	х. Прогресс, Айрюмовское сел. пос., Гиагинский р-н, Адыгея
17	44°52'48.2" с.ш. 40°15'58.1" в.д.	Дондуковское сел. пос., Гиагинский район, Адыгея
18	44°54'10.2" с.ш. 40°21'12.8" в.д.	ст. Дондуковская, Гиагинский р-н, Адыгея
19	44°55'55.0" с.ш. 40°23'05.9" в.д.	Дмитриевское сел. пос., Кошехабльский р-н, Адыгея
20	44°53'41.8" с.ш. 40°29'08.2" в.д.	аул Кошехабль, Республика Адыгея
21	44°54'32.1" с.ш. 40°33'01.4" в.д.	г. Курганинск, Краснодарский край
22	44°54'31.5" с.ш. 40°33'01.1" в.д.	г. Курганинск, Краснодарский край
23	44°50'18.6" с.ш. 40°38'33.3" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
24	44°49'10.0" с.ш. 40°39'06.7" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
25	44°46'45.2" с.ш. 40°40'17.4" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
26	44°42'46.5" с.ш. 40°40'13.0" в.д.	Родниковское сел. пос., Курганинский р-н, Краснодарский край
27	44°41'20.4" с.ш. 40°43'34.0" в.д.	обход Лабинска, 5-й километр, Лабинский р-н, Краснодарский край
28	44°36'15.7" с.ш. 40°45'16.7" в.д.	г. Лабинск, Краснодарский край
29	44°24'23.3" с.ш. 40°49'59.7" в.д.	Зассовское сел. пос., Лабинский р-н, Краснодарский край
30	44°27'10.8" с.ш. 40°45'56.3" в.д.	Мостовское гор. пос., Краснодарский край
31	44°38'00.4" с.ш. 40°37'06.3" в.д.	подъезд к Майкопу, 60-й километр, Мостовский р-н, Краснодарский край
32	44°55'38.4" с.ш. 40°40'53.6" в.д.	Курганинское гор. пос., Краснодарский кр
33	45°02'40.1" с.ш. 40°59'50.1" в.д.	трасса «Кавказ», 152-й километр, Новокубанский р-н, Краснодарский край
34	45°05'15.0" с.ш. 40°58'06.4" в.д.	Верхнекубанское сел. пос., Новокубанский р-н, Краснодарский край
35	45°02'41.8" с.ш. 40°57'50.3" в.д.	Верхнекубанское сел. пос., Новокубанский р-н, Краснодарский край

Литература

- Бенедиктов А.А., Шиков Е.В. Испанский слизень *Arion vulgaris* Moquin-Tandon, 1855 (Pulmonata, Arionidae) в лесопарке «Кусково» (Москва, Вешняки) // Полевой журнал биолога. 2022. Т. 4, № 3. С. 199–208. <https://doi.org/10.52575/2712-9047-2022-4-3-199-208>
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. *Monacha claustralis* и *M. cartusiana* (Gastropoda, Hygromiidae) – два криптических вида антропохорных наземных моллюсков на западе Украины // Ruthenica, Российский малакологический журнал. 2022. Т. 32, № 2. С. 69–80.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Расширение ареалов наземных моллюсков рода *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) на территории Украины // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 2. С. 20–27.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 627 с.
- Магомедова М.З. Спектр распределения наземной малакофауны Кавказа // Вестник Дагестанского научного центра РАН. 2017. № 66. С. 17–29.
- Шиков Е. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнины // Ruthenica: Русский малакологический журнал. 2016. Т. 26, № 3–4. С. 153–164.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР, Нов. Сер. № 117: Моллюски. 1978. Т. 3, вып. 6. 384 с.
- Adamova V.V. Genetic variation in non-indigenous populations of the land snails *Harmozica ravergiensis* and *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda: Stylommatophora) in the south of the Central Russian Upland (Eastern Europe) // Molluscan Research. 2021. Vol. 41, no. 2. P. 172–182. <https://doi.org/10.1080/13235818.2021.1892474>
- Adamova V.V., Ukrainskiy P.A., Krymskaya O.V. Demographic and spatial structure at the stage of expansion in the populations of some alien land snails in Belgorod city (Central Russian Upland) // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2022. Vol. 32, no. 1. P. 21–39. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(1\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(1).3)
- Balashov I., Markova A. A further northward expansion of the invasive land snails *Monacha cartusiana* and *M. fruticola* (Stylommatophora: Hygromiidae) in Eastern Europe // Folia Malacologica. 2023. Vol. 31, no. 1. P. 32–42. <https://doi.org/10.12657/folmal.031.005>
- Balashov I., Shvydka Z., Vasyliuk O., Marushchak O., Shyriaieva D., Oskyrko O. The first record of an invasive Caucasian land snail *Harmozica ravergiensis* in Central Ukraine (Stylommatophora, Hygromiidae) // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2018. Vol. 28, no. 1. P. 43–45.
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine // Malacologica Bohemoslovaca. 2013. Vol. 12. P. 62–69.
- Balbi M., Ernoult A., Poli P., Madec L., Guillier A., Martin M., Nabucet J., Beaujouan V., Petit E.J. Functional connectivity in replicated urban landscapes in the land snail (*Cornu aspersum*) // Molecular Ecology. 2018. Vol. 27, no. 6. P. 1357–1370. <https://doi.org/10.1111/mec.14521>

- Bergey E.A., Figueroa L.L., Mather C.M., Martin R.J., Ray E.J., Kurien J.T., Westrop D.R., Suriyawong P. Trading in snails: plant nurseries as transport hubs for non-native species // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16, no. 7. P. 1441–1451. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0581-1>
- Braschler B., Dolt C., Baur B. The Function of A Set-Aside Railway Bridge in Connecting Urban Habitats for Animals: A Case Study // *Sustainability*. 2020. Vol. 12, no. 3. P. 1194. <https://doi.org/10.3390/su12031194>
- Cork N.A., Fisher R.S., Strong N., Ferranti E.J.S., Quinn A.D. A systematic review of factors influencing habitat connectivity and biodiversity along road and rail routes in temperate zones // *Frontiers in Environmental Science*. 2024. Vol. 12. P. 1369072. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2024.1369072>
- Cowie R.H., Robinson D.G. Pathways of introduction of nonindigenous land and freshwater snails and slugs // In: *Invasive species: vectors and management strategies* / Ruiz G.M., Carlton J.T. (Eds.). Island Press, Washington D.C. 2003. P. 93–122.
- De Mattia W. *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Gastropoda, Hygromiidae) in Italy and along the Croatian coast, with notes on its systematics and nomenclature // *Basteria*. 2007. Vol. 71, no. 1–3. P. 1–12.
- Forsyth R.G., Oldham M.J., Snyder E., Schueler F.W., Layberry R. Forty years later: distribution of the introduced Heath Snail, *Xerolenta obvia*, in Ontario, Canada (Mollusca: Gastropoda: Hygromiidae) // *Check List*. 2015. Vol. 11, no. 4. P. 1711. <http://dx.doi.org/10.15560/11.4.1711>
- Gojšina V., Páll-Gergely B., Vujić M., Dedov I. First record of the genus *Xeropicta* Monterosato, 1892 (Gastropoda: Eupulmonata: Geomitridae) in Serbia // *Folia Malacologica*. 2022. Vol. 30, no. 1. P. 47–53. <https://doi.org/10.12657/folmal.030.008>
- Juříčková L., Kučera T. Land snail assemblage patterns along motorways in relation to environmental variables // In: *Contributions to Soil Zoology in Central Europe II* / Tajovský K., Schlaghamerský J. & Pižl V. (Eds.). České Budějovice, 2007. P. 75–78.
- Keller R.P., Geist J., Jeschke J.M., Kühn I. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy // *Environmental Sciences Europe*. 2011. Vol. 23, no. 1. P. 23. <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>
- Kiss L., Labaune C., Magnin F., Aubry S. Plasticity of the life cycle of *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836), a recently introduced snail in Mediterranean France // *Journal of Molluscan Studies*. 2005. Vol. 71, no. 3. P. 221–231. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyi030>
- Kurek K., Najberek K. From the Black Sea Coast to Poland – An Incredible Journey of *Monacha cartusiana* (O. F. Müller, 1774) // *Folia Malacologica*. 2009. Vol. 17, no. 1. P. 41–42. <https://doi.org/10.2478/v10125-009-0005-0>
- Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M., Lahti L., McGlenn D., Ouellette M., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A., Ter Braak C., Weedon J. 2022. *_vegan: Community Ecology Package_*. R package version 2.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (Accessed on 20.07.2025).
- Ostrovsky A.M. A new record of the invasive land snail *Monacha cartusiana* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Hygromiidae) in the south of Belarus // *Folia Malacologica*, 2024. Vol 32, no. 1, P. 76–80. <https://doi.org/10.12657/folmal.032.008>
- Ostrovsky A.M. First records of an invasive Caucasian land snail *Harmozica ravergensis* (Férussac, 1835) (Gastropoda: Stylommatophora: Hygromiidae) in Belarus // *Folia Malacologica*. 2022. Vol. 30, no. 4. P. 246–250. <https://doi.org/10.12657/folmal.030.026>
- Ostrovsky A.M. *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Gastropoda: Eupulmonata: Geomitridae) in Belarus – new data // *Folia Malacologica*. 2023. Vol. 31, no. 1. P. 43–47. <https://doi.org/10.12657/folmal.031.006>
- Peltanová A., Dvořák L., Juříčková L. The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants // *Biologia*. 2012. Vol. 67, no. 2. P. 384–389. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0020-2>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021. Available online: URL: <https://www.R-project.org/> (Accessed on 27.08.2024).
- Robin X., Turck N., Hainard A., Tiberti N., Lisacek F., Sanchez J.-C., Müller M. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves // *BMC Bioinformatics*. 2011. Vol. 12, no. 1. P. 77. <http://www.biomedcentral.com/1471-2105/12/77>
- Robinson D.G. Alien invasions: the effects of the global economy on non-marine gastropod introductions into the United States // *Malacologia*. 1999. Vol. 41, no. 2, P. 413–438.
- Robinson D.G., Slapcinsky J.D. Recent introductions of alien land snails into North America // *American Malacological Bulletin*. 2005. Vol. 20, no. 1-2, P. 89-93.
- Wagner A., Bertrand A. Première observation de l'Hélicelle des Balkans, *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Mollusca, Gastropoda, Geomitridae) en Alsace (France, Grand Est, Bas-Rhin) // *Folia Conchyliologica*. 2021. Vol. 66. P. 73–76.

TERRESTRIAL MOLLUSKS OF ROADSIDE BIOTOPES IN THE WESTERN CAUCASUS: A TRANSPORT VECTOR FOR DISTRIBUTION INTO OTHER REGIONS

© 2025 Adamova V.V. *, Kustova M.I. **

Belgorod National Research University
e-mail: *valeriavladislavna@gmail.com; **kustovami@mail.ru

The dispersal of alien species often occurs via road and rail transport. Although snails and slugs are slow-moving animals, many species of terrestrial mollusks can survive such a transportation and can therefore cover long distances. The Caucasus is a source region for alien snails and slugs in European Russia and adjacent territories not only due to the rich biodiversity but also due to the well-developed transportation network. In this study, roadside biotopes along railways and highways in the Republic of Adygea and Krasnodar Krai were surveyed and the diversity of the mollusks communities was assessed. Six species of terrestrial mollusk were found along both roads and railways, with the number of individuals in a single area reaching 110/m². The most abundant was the steppe species *Xeropicta derbentina*. Land mollusks are 1.84 times more likely to be found along railways than along roads, as confirmed by regression analysis ($p=0.001$). These results confirm the association of several Caucasian land mollusks with road infrastructure biotopes.

Key words: species distribution, anthropogenic biotopes, malacofauna.

НОВЫЙ ВИД ГРЯЗЕВОГО КРАБА *EURYPANOPEUS DEPRESSUS* (SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2025 Афанасьева М.С.^{а, *}, Симакова У.В.^{а, **}, Тимофеев В.А.^{б, ***}

^аИнститут океанологии им. П.П. Ширшова РАН

^бФедеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»
e-mail: *ananeva_marya@mail.ru; **yankazeisig@gmail.com; ***vatimofeev@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 11.12.2025. После доработки 04.02.2026. Принята к публикации 15.02.2026

При анализе образцов крабов семейства Panopeidae, собранных в Азовском море в 2022–2024 гг., был идентифицирован новый для этого водоёма вид – плоскоспинный грязевой краб *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869), ранее известный только у американских берегов Атлантического океана и в западной части Чёрного моря. Для отловленных особей получены последовательности фрагментов двух ядерных (18S, H3) и двух митохондриальных (COI, 16S) генов, описано генетическое разнообразие и рассчитаны генетические дистанции. Приведены сведения о распространении и морфологической изменчивости особей азовоморской популяции, а также подробно охарактеризованы предпочитаемые ими местообитания. Представлены морфологические признаки, позволяющие идентифицировать представителей семейства Panopeidae, чужеродных для Азово-Черноморского региона. Описаны предполагаемые пути интродукции и дальнейшего расселения данного вида, а также его роль в сообществах и значение в Азовском море.

Ключевые слова: биологические инвазии, *Eurypanopeus depressus*, Крым, Азовское море, молекулярное штрихкодирование.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-13-32

Введение

Идентификация видов с помощью сравнения последовательностей ядерных и митохондриальных генов, например, первой субъединицы цитохромоксидазы митохондриального генома (COI) с опубликованными в открытых базах данных, таких как GenBank и BOLD [Hebert et al., 2003; Ratnasingham, Hebert, 2013, Sayers et al., 2021], является надёжным и удобным подходом при изучении разнообразия авто- и аллохтонных видов [von Cräutlein et al., 2011; Rey et al., 2020; Sarower et al., 2016]. В рамках базы данных BOLD разработаны специальные алгоритмы определения принадлежности последовательности к конкретному существующему или новому кластеру, или BIN. BIN – это операционная таксономическая единица, в большинстве случаев соответствующая виду и определяемая с помощью алгоритма RESL [Ratnasingham, Hebert, 2013]. Ещё одним из подходов является исследование разброса значений генетических дистанций, напри-

мер, патристических (дистанций на дереве), в пределах видов и между видами, в пределах рода, семейства и других таксонов [Lefébure, et al., 2006]. На основании этого можно определить пороговое значение, разделяющее внутри и межвидовую изменчивость, и определять, принадлежат ли образцы к одному виду или нет. Кроме применения молекулярного штрихкодирования (баркодинга) в идентификации видов надёжным методом является использование филогенетических реконструкций, построенных на основании последовательностей нескольких локусов [Liu, et al., 2017]. Однако эти методы обладают рядом недостатков, таких как: наличие ядерных паралогичных копий участков митохондриального генома, митохондриальная интрогрессия, низкие генетические дистанции между близкими видами и др. [Hebert et al., 2003; Moritz, Cicero, 2004; Schubart, 2009]. Несмотря на ограничения, этот подход позволяет проводить объективную оценку видовой принадлежности.

Для корректной идентификации в качестве исходной базы данных необходимо использовать результаты исследований, включающие не только данные о нуклеотидных последовательностях, но и надёжные морфологические определения организмов и описания по возможности из нативной части ареала. Наполнение баз данных ошибочно идентифицированными образцами осложняет интерпретацию результатов.

Одной из широко представленных в генетических базах данных групп являются десятиногие ракообразные. Это одна из самых успешных групп среди видов-вселенцев в морских экосистемах [Roche, Torchin, 2007; Molnar et al., 2008; Compton et al., 2010; Bockerhoff, McLay, 2011; Galil et al., 2011; Galil, 2012]. Они имеют пелагическую личинку и могут распространяться с балластными водами и течениями, а взрослые формы – самостоятельно перемещаться и прикрепляться к обрастаниям на судах [Holdich, Pockl, 2007; Cuesta et al., 2016]. По-видимому, марикультура является также значимым вектором расселения этой группы [Stasolla, et.al., 2021].

Среди Decapoda больше всего видов-вселенцев отмечено у настоящих крабов (Brachyura). Из 73 чужеродных видов Brachyura у 48 сформировались самовоспроизводящиеся популяции в местах вселения. Являясь активными хищниками, крабы-вселенцы зачастую влияют на структуру нативных сообществ и даже способны изменить процессы жизнедеятельности местных видов [Seeley, 1986; Grosholz, Ruiz, 1996; Dittel, Epifanio, 2009; Bockerhoff, McLay, 2011].

Некоторые представители семейства Panopeidae, исходно обитающие у Атлантического побережья Америки, являются успешными вселенцами во многих регионах Мирового океана [Williams, 1984; Nizinski, 2003]. При этом многие виды этого таксона крайне сходны между собой морфологически [Martin, Abele, 1986; Oliveira-Rogeri et al., 2023]. Однако часто морфологическое сходство противоречит результатам исследований филогенетических отношений. С помощью митохондриальных и ядерных генетических маркеров в нескольких работах была показана полифилетичность ряда родов этого семей-

ства [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2009, 2014]. Так, например, *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869), обитающий в районе северо-западной Атлантики, морфологически сходен с *Eurypanopeus dissimilis* (Benedict & Rathbun, 1891) [Benedict, Rathbun, 1891]. Однако не образует с ним монофилетичную кладу [Schubart et al., 2000]. Полифилетичными также являются рода *Hexapanopeus* и *Panopeus* [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2009, 2014]. В целом морфологическое сходство внутри этой группы так велико, что возникают регулярные ошибки в определении вида. Нередко в базах данных представителей семейства не идентифицируют до видового или даже до родового уровня. Особенно это характерно для рода *Panopeus* s.l. [Oliveira-Rogeri et al., 2023].

В прошлом столетии в Азово-Черноморском бассейне семейство Panopeidae Ortmann, 1893 было представлено только крабом Харриса (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841)) [Макаров, 1939; Резниченко, 1967, Шаловенков, 2021]. За сравнительно короткий период (2008–2022 гг.) в Чёрном море было обнаружено ещё два новых вида этого семейства: *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) [Micu et al., 2010] и *E. depressus* [Petrescu et al., 2016], один из которых (*D. sayi*) был отмечен также в Азовском море [Тимофеев, Бондаренко, 2022]. Эти виды морфологически очень близки друг к другу, особенно *E. depressus* и *D. sayi* [Williams, 1965, 1984]. При этом для каждого из этих видов отмечены несколько отличительных признаков [Martin, Abele, 1986; Frogliа, Speranza 1993; Rodrigues et al., 2014; Aubert, Sauriau, 2015; Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019] и филогенетические различия [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2014].

Хорошая изученность представителей сем. Panopeidae у западных берегов Атлантического океана позволяет проводить молекулярно-генетическую идентификацию с высокой достоверностью [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2014].

Целью данного исследования является молекулярно-генетическая идентификация, а также описание морфологии и экологии нового вида грязевых крабов *E. depressus* в Азовском море и Керченском проливе по сбо-

рам с 2022 [Тимофеев, Бондаренко, 2022] по 2024 г. В задачи исследования входило: определение видовой принадлежности грязевого краба с помощью генетических маркеров, а также изучение генетического разнообразия популяции этого вида в Азовском море, подробное морфологическое описание найденных особей, выявление характерных для вида морфологических признаков и описание местообитаний.

Материалы и методы

Сбор материала и описание биотопов проводили в разные сезоны в 2022–2024 гг. во время полевых работ по изучению биологического разнообразия северного побережья Керченского полуострова (Азовское море) с 8 станций (рис. 1 и табл. 1) и экспедиции «Чёрное море 2024». Материал собран в открытой прибрежной акватории Караларского природного заказника (станции 1–3), в районе Казантипского природного заповедника (станции 4 и 5), Керченского пролива в районе Аршинцевской косы (станции 6 и 7) и в Таманском заливе (станция 8).

Общее количество исследованных крабов составило 68 экземпляров. Весь материал собран вручную во время подводных погружений с использованием легководолазного оборудования.

Для морфологической идентификации использовали признаки, указанные в качестве диагностических в ряде работ, в том числе посвящённых грязевым крабам, ранее обнаруженным в Чёрном море [Smith, 1869; Martin, Abele, 1986; Rodrigues et al., 2014; Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019]. Крабы были сфотографированы фотоаппаратом Olympus E-400, чтобы задокументировать их естественную окраску при жизни до фиксации и определить один из ключевых признаков вида. Гоноподы, максиллипед и 5-ю переоподу фотографировали под стереомикроскопом Olympus CX41 SZ61 с установленной цифровой камерой Olympus E-400. Цифровые изображения, полученные в разных фокальных плоскостях, были отредактированы с помощью редактора изображений.

При помощи штангенциркуля измерены: ширина карапакса (DC) от вершины правого

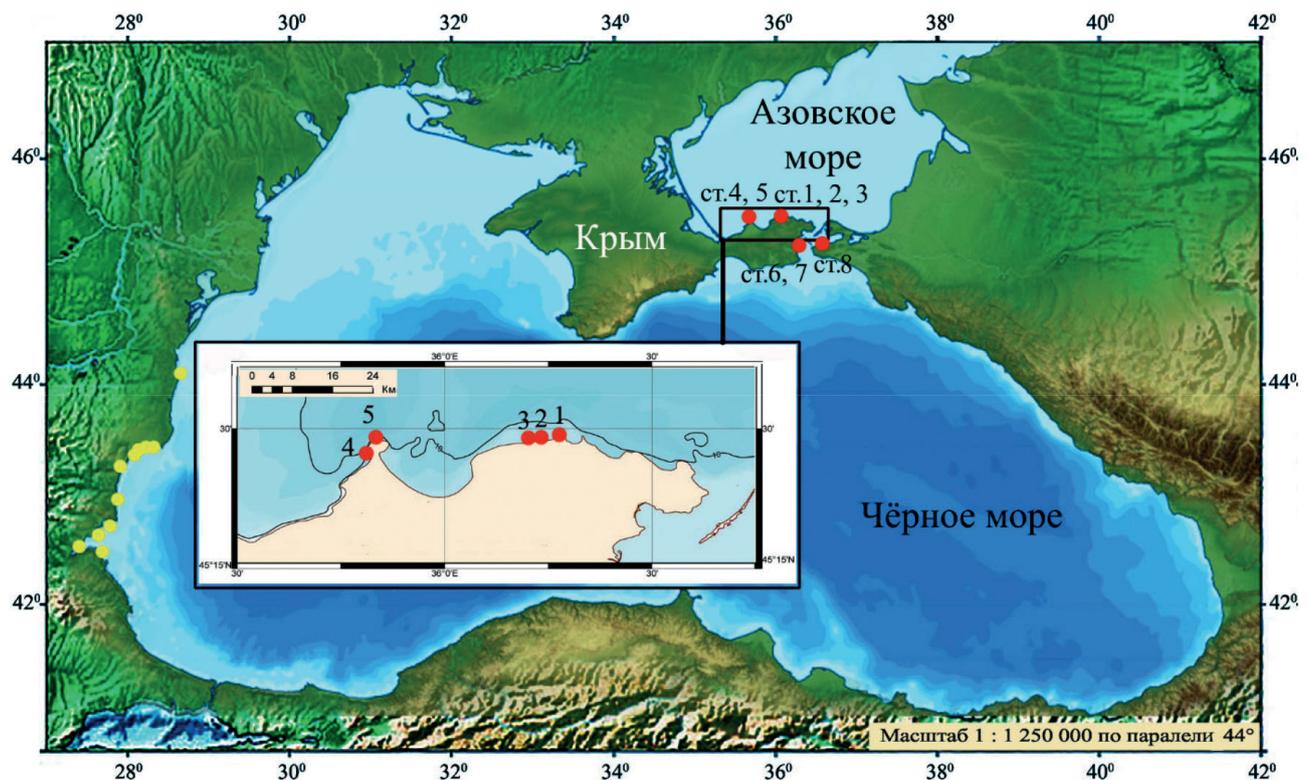


Рис. 1. Карта-схема района сборов грязевого краба в Азовском море, использованных в данной работе. Жёлтым цветом выделены районы обитания *E. depressus* [по Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019]; красным цветом – районы обнаружения в Азовском море.

Таблица 1. Сбор образцов *E. depressus* в Азовском море

Станица	Глубина, м	Координаты		2022 г.				2023 г.				2024 г.							
				Август (Тимофеев, Бондаренко, 2022)		Сентябрь		Август		Октябрь		Май		Июнь		Июль		Август	
				♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	2	45°28,64'	36°15,63'	1															
2	1	45°28,41'	36°13,37'		1														
3	3-4	45°28,30'	36°12,50'	3	13(8)														
4	0.5-2	45°27,23'	35°49,13'	2	1	2+3	3(3)	2	2	5	1								
5	2-3	45°28,35'	35°51,13'			7	1												4
6	0.5-1.5	45°15,53'	36°24,92'	1	1(1)	2													3
7	0.5	45°15,35'	36°25,67'																4(3)
8	0.5	45°13,27'	36°42,07'																2
																			1

Примечание. Числа в скобках – самки с икрой (входят в число самок, указанное вне скобок). Жирным шрифтом выделены образцы, использованные в молекулярно-генетическом анализе.

выступающего зубца до вершины левого выступающего зубца (как правило, это 4-е или 5-е зубцы), длина карапакса (LC) от середины лобного края до начала заднего дорсального края, высота карапакса (HC) от середины его дорсальной поверхности до середины вентральной поверхности, ширина проподоуса клешненосных переопод (DP).

Для определения сырой массы каждой исследованной особи (W) в полевых условиях использовали лабораторные весы AD 200 (D = 0,001 г), а при камеральной обработке – электронные весы SARTORIUS (D = 0,1 г). Солёность (S, ‰) измеряли кондуктометром Sension-5 (D = 0,1 ppt), pH и температуру – с помощью откалиброванного pH-метра “pH52 & pH53 Microprocessor Waterproof pH & temperature meters” (D = 0,1).

Два экземпляра, собранные на ст. 3 (см. рис. 1), были переданы для депонирования в Научную коллекцию ББС МГУ им. Н.А. Перцова (филиал коллекции Зоологического музея МГУ) под номерами: самец – ZMMU WS25308 и самка – ZMMU WS25307. В молекулярно-генетический анализ в том числе были включены образцы, определённые ранее как *Dyspanopeus sayi* [Тимофеев, Бондаренко, 2022]: 3 образца из бухты Голубика (бывш. Шелковица) (собраны 9.08.2022; в коллекции молекулярно-генетических образцов ИО РАН BLS 1706; 1736; 1737) и 3 образца с Аршинцевской косы (собраны 18.08.2022; в коллекции ИО РАН BLS 1707; 1738; 1739).

Всего в молекулярно-генетическом анализе была использована мышечная ткань из ног и клешней 51 особи, зафиксированных в 96%-ном этаноле. Выделение ДНК проводили с помощью набора DNeasy 96 Blood & Tissue Kit (Qiagen) в соответствии с рекомендациями производителя. Были амплифицированы фрагменты следующих митохондриальных и ядерных генов: 1-я субъединица цитохромоксидазы (COI), 16S рДНК, 18S рДНК, гистон 3 (H3) (табл. 2). Для гена COI мы получили последовательности для 50 экземпляров *E. depressus* и один экземпляр *Rhithropanopeus harrisi* (из коллекции ИО РАН BLS 1707, Азовское море, 2022 г.). Для остальных генов использованы только 3 экземпляра грязевого краба и один *R. harrisi*.

Таблица 2. Праймеры, использованные в работе

Ген	Праймер	Последовательность	Ссылка	Т°С отжига, кол-во циклов
COI	CrustDF1	GGTCWACAAAYCATAAAGAYATTGG	Steinke et al. (2016)	48-51°С X 5 52 °С X 33
COI	CrustDR1	TAAACYTCAGGRTGACCRAARAAYCA	Steinke et al. (2016)	
COI	PanoF	GGTGCATGAGCYGGHATAGTWGG	Thoma et al. (2014)	54 °С X 33
COI	PanoR	RTGTTGRTATARTACAGGRTCTCC	Thoma et al. (2014)	
16S	16S H3	CCGGTTTGAAC TCAAATCATGT	Reuschel and Schubart (2006)	50 °С X 38
16S	16S L2	TGCCTGTTTATCAAAAACAT	Schubart et al. (2002)	
18S	18S 5F	GCGAAAGCATTTGCCAAGAA	Giribet et al. (1996)	52 °С X 36
18S	18S 9R	GATCCTTCCGCAGGTTACCTAC	Giribet et al. (1996)	
18S	TimA	AMCTGGTTGATCCTGCCAG	Norén & Jondelius (1999)	54 °С X 33
18S	1100R	CGGTATCTGATCGTCTTCGA	Norén & Jondelius (1999)	
H3	H3 F	ATGGCTCGTACCAAGCAGACG	Colgan et al. (1998)	56 °С X 30
H3	H3 R	ATATCCTTGGGCATGATGGTGAC	Colgan et al. (1998)	

ПЦР проводили в объёме 20 μ L, содержащем: 14,5 μ L ddH₂O, 4 μ L 5XScreenMix-HS (Евроген), 0,5 μ L смеси 10 пМ праймеров и 1 μ L геномной ДНК. Условия ПЦР: начальная денатурация при 95°С – 5 мин, денатурация – 20 сек., отжиг – 30 сек. (см. табл. 2), элонгация при 72°С – 1 мин и финальная элонгация при 72°С – 15 мин. Результаты ПЦР контролировали с помощью гель-электрофореза (агароза 1,5%). Подготовку к секвенированию проводили с помощью прямого переосаждения ПЦР продукта с ацетатом аммония в мягких условиях. Секвенсовую реакцию и капиллярный электрофорез проводили в компании «Синтол» с помощью набора химических реагентов BrilliantDye v3 (NIMAGEN) с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ABI3500x1 (ThermoFisher). Полученные хроматограммы были обработаны в программе Codon Code Aligner (Codon Code Corporation, Dedham, Massachusetts).

Для выявления ядерных копий митохондриального гена COI (numts) [Calvignac et al., 2011] мы проводили проверку последовательностей на наличие инделов (indel – insertion or deletion) с помощью трансляции, стоп-кодона и выявления сдвига рамки считывания [Moulton et al., 2010]. С этой целью был использован митохондриальный генетический код беспозвоночных (invertebrate mitochondrial) [Hoffmann, 1992].

Последовательности сравнивали с базой данных GenBank с использованием алгоритма BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>

Blast.cgi). Кроме того, для идентификации проводили поиск близких последовательностей COI в полностью публично доступном не избыточном разделе (Non-redundant COI sequences animal library) базы данных BOLD (<https://id.boldsystems.org/>) с помощью функции Identification Engine в режиме поиска species and genus search [Ratnasingham et al., 2024]. В результате проверки были определён кластер (BIN), к которому относятся последовательности. После этого последовательности были внесены в базы данных GenBank с регистрационными номерами PV763898-PV763901 для 16S, PV771484-PV771487; PV771505 для 18S, PV763629-PV763679 для COI и PX932173-PX932176 для гистонов H3. При построении выравнивания для филогенетической реконструкции использовали последовательности, доступные в базе GenBank, опубликованные в наиболее полном исследовании эволюционных отношений отряда Xanthoidea [Thoma et al., 2014].

Множественное выравнивание проводили с помощью алгоритма MAFFT v.7.450 [Katoh, Standley, 2013] с визуальной проверкой. Выравнивания рибосомальных генов обрабатывали с помощью алгоритма Gblocks при стандартных условиях [Talavera, 2007]. Затем последовательности генов H3, COI, 18S и 16S для каждого образца были последовательно объединены (конкатенированы) в одну.

Полученное конкатенированное выравнивание использовали для филогенетической реконструкции. С этой целью использовали

метод максимального правдоподобия (ML) в ПО IQ-TREE 2.0.7 [Minh et al., 2020]. Модель нуклеотидных замен (GTR+F) была выбрана в соответствии с информационным критерием Байеса (BIC) с помощью ModelFinder [Kalyaanamoorthy et al., 2017], реализованного в программе IQ-TREE. Для оценки поддержки веток деревьев мы использовали Ultrafast bootstrap [Hoang et al., 2018] и тест приближённого отношения правдоподобия (SH-aLRT) [Guindon et al., 2010] с использованием 10 000 повторов. Полученные филогенетические деревья были визуализированы с помощью iTOL версии 7.0 [Letunic, Bork, 2024].

Патристические дистанции были рассчитаны на основе выравнивания всех полученных в данном исследовании последовательностей участка гена COI и последовательностей, полученных из указанных выше баз данных. Основой для этого послужило филогенетическое дерево, построенное тем же методом. Для сравнения были выбраны следующие значения: 0,0–0,094 для внутривидовых дистанций и 0,154–1,564 замен/позицию для межвидовых дистанций [Lefébure et al., 2006].

Расчёт индексов гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия проводился в программе DNAsp 5.10.01 [Librado, 2009]. Тесты на нейтральность на основе распределения частот сайтов D-тест Таямы [Tajima, 1989] и распределения частот гаплотипов – тест Фу (Fs) [Fu, 1997] также проводили в программе DNAsp 5.10.01.

Гаплотипная TSC-сеть была построена на основе участка гена COI с помощью программы POPART1.7 [Clement et al., 2000]. Для этого к данным, полученным в этом исследовании, добавили 13 опубликованных в GenBank последовательностей *E. depressus*: 12 из них – с восточного побережья США, одна – из Мексики. А также 4 последовательности *Dyspanopeus sayi* из западного Средиземноморья [Schubart et al., 2012] и одна последовательность *R. harrisii* с атлантического побережья США [Thoma et al., 2014].

Результаты

Молекулярно-генетический анализ.

Последовательности гена большой субъединицы митохондрии 16S (521 п.н.) нового

грязевого краба из Азовского моря были не полиморфными для всех 3 образцов. Почти полная последовательность малой субъединицы рибосомы (18S) длиной 1758 п.н. была получена только для одного образца. Полученные неполные последовательности для двух других образцов (1783 п.н. и 706 п.н.) от неё не отличались. В последовательностях гена H3 (328 п.н.) были обнаружены 3 полиморфных сайта. Сходство этих локусов с последовательностями краба Харриса, полученными в данном исследовании, составляло 94,6, 99,9 и 97,6% соответственно. Сходство между последовательностями COI особей грязевого краба Азовского моря, полученными в данном исследовании, составляло 99,6–100%, а с крабом Харриса из Азовского моря – 88,5–88,7% (585 п.н.). Высокое сходство между последовательностями данного гена в исследованной выборке грязевого краба из Азовского моря позволяет предполагать, что все 50 образцов относятся к одному виду.

Патристические дистанции для гена COI между особями грязевого краба Азовского моря изменялись от 0 до 0,009 замен/позицию, что заметно ниже предложенного порогового значения внутри видов для Crustacea [Lefébure et al., 2006]. Патристические дистанции между грязевым крабом из Азовского моря и большинством других видов составляли от 0,17 до 0,43, тогда как дистанции между остальными видами варьировали в пределах 0,02–0,56. При этом значения между *Eurypanopeus depressus* и *Eurypanopeus turgidus* оказались сопоставимы с внутривидовыми расстояниями у *E. depressus* (0,004–0,009), что свидетельствует о крайне низкой степени генетической дивергенции между ними.

Обнаруженные в последовательности гена COI нуклеотидные замены были синонимичными, а число полиморфных сайтов равнялось 2. Разнообразие гаплотипов (h) в популяции Азовского моря составило $h = 0,31265$. Нуклеотидное разнообразие (π) составило $\pi = 0,000999888$. Оба теста на нейтральность, полученные для 50 образцов из Азовского моря, имели небольшую и недоверную положительную величину (Tajima $D(p) = 0,40128$ ($p > 0,10$) и Fu (Fs) = 0,74730

($p > 0,10$). Такие результаты могут указывать на сокращение численности популяции и/или балансирующий отбор [Dogan, Dogan, 2017].

Сравнение с базой данных нуклеотидных последовательностей GenBank показало, что образцы грязевого краба Азовского моря имеют наибольшее сходство с *Eurypanopeus depressus* по трём генам: COI (547 п.н.) – 99,6–100% (перекрытие 100%); образец *Rhithropanopeus harrisi* из Азовского моря имел наибольшее сходство с конспецифичными образцами из разных районов Мирового океана: COI (607 п.н.) – 100% (перекрытие 99%).

При сравнении последовательности участка гена COI (524 п.н.) образцов из Азовского моря с базой данных BOLD они были отнесены к BIN: ACC3657 и имели наибольшее сходство с *Eurypanopeus depressus* (9 последовательностей в базе данных, сходство 99,6–100%), с *Panopeus herbstii* (1; 99,8%) и *Eurypanopeus turgidus* (1; 99,6%). Наличие в данной группе BIN других видов может быть следствием неправильного определения, генетической близости или сомнитель-

ной валидности этих таксонов. Последовательность краба Харриса из Азовского моря относилась к группе последовательностей BIN AAA2223, включающей представителей *Rhithropanopeus harrisi* (50 последовательностей, сходство 98,8–100%).

Молекулярно-филогенетическая реконструкция, основанная на последовательности ядерных (18S, H3) и митохондриальных (16S, COI) генов, подтверждает, что род *Eurypanopeus* не является монофилетичной кладой (рис. 2) [Schubert et al., 2000; Thoma et al., 2014]. Образцы грязевого краба из Азовского моря попадали в одну кладу с *E. depressus* (ULLZ 6077) из восточного побережья США. Наиболее близкий вид *E. turgidus* (Rathbun, 1930) (ULLZ 9038) образовал сестринскую кладу по отношению к исследуемым образцам и представителям *E. depressus*. Клада *E. depressus* была далека и от *D. sayi*, и от морфологически близкого *E. dissimilis*.

При анализе 63 нуклеотидных последовательностей *E. depressus* участка гена COI (524 п.н.) (включая опубликованные данные)

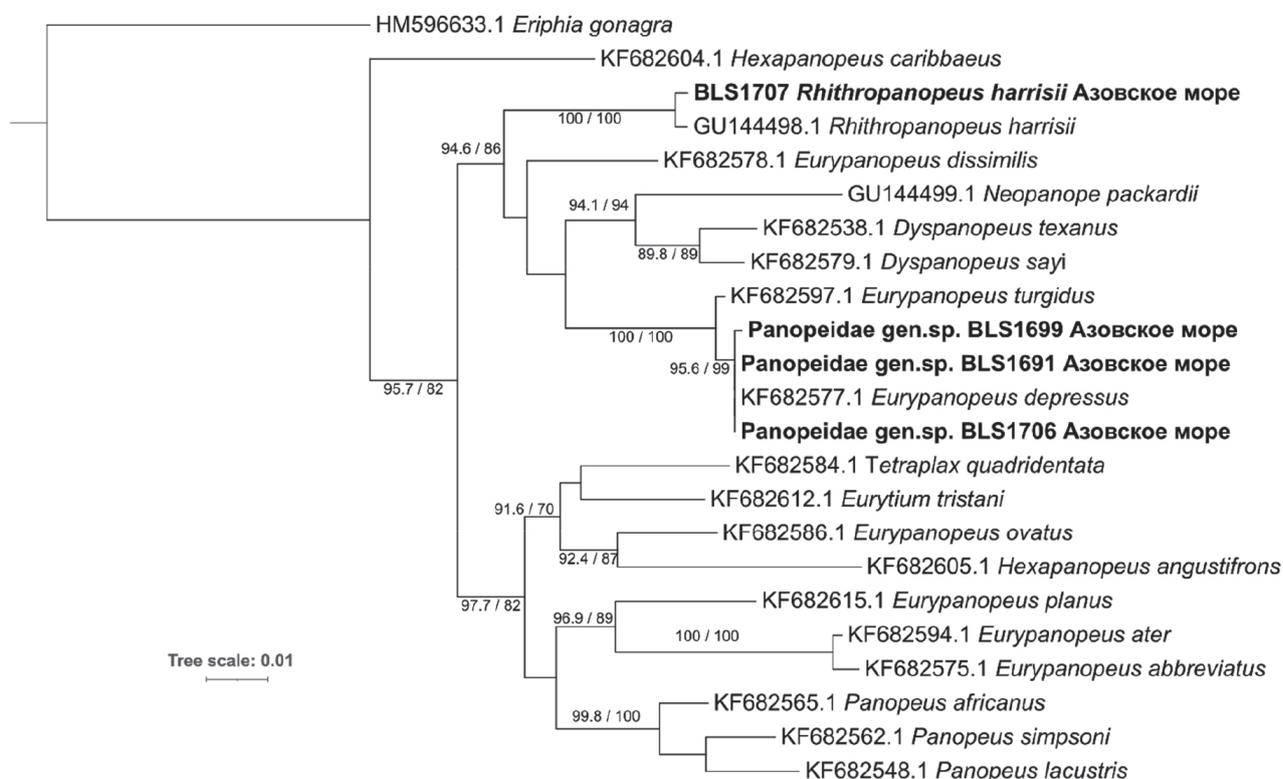


Рис. 2. Филогенетические отношения между отдельными представителями сем. Panopeidae, построенные с помощью ML анализа 1743 п.н. конкатенированного набора данных по генам 16S, 18S, COI и H3. Показаны только надёжные значения поддержки (SH-aLRT/UFboot, превышающие 80%). У образцов из GenBank отображены музейные номера. Данные, полученные в ходе исследования, выделены жирным шрифтом: BLS 1691, 1699, 1706 – *E. depressus*; BLS 1707 – *R. harrisi*.

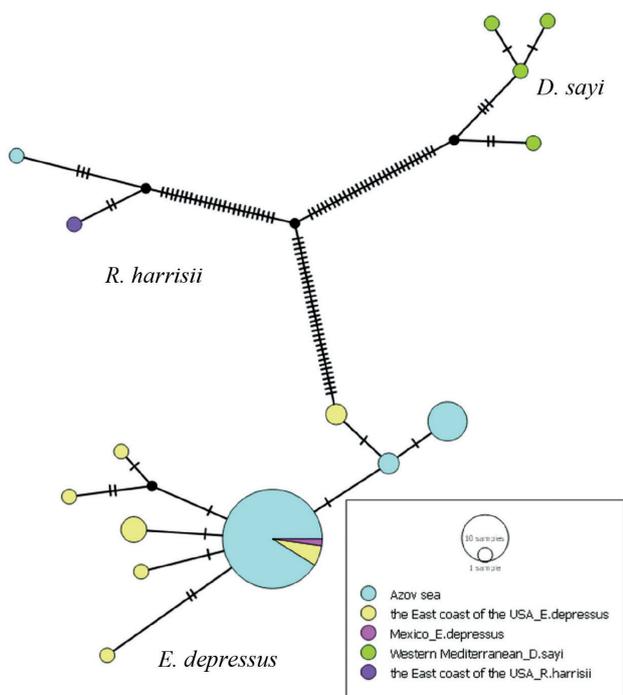


Рис. 3. TCS сеть митохондриальных гаплотипов *E. depressus* и *R. harrisii*, обнаруженных в Азовском море, *D. sayi* из западного Средиземноморья, на основе объединённых данных настоящей работы и опубликованных ранее в GenBank (524 п.н.). Штрихи отмечают мутационные события.

мы выявили всего 9 гаплотипов (рис. 3). К самому распространённому (45 из 63 последовательностей) относились образцы из Азовского моря, восточного побережья США и Мексики. Второй и третий по встречаемости гаплотипы были встречены только в Азовском море (7 и 2 образца соответственно). Остальные 6 гаплотипов встречены единично исключительно у берегов Северной Америки.

Включенные в TCS-сеть 4 образца *D. sayi* (FR869685.1, FR869684.1, FR869686.1, FR869688.1) из Италии и Испании, где этот вид был обнаружен ранее, образовали отдельную группу гаплотипов (см. рис. 3). Образец *R. harrisii* (BLS 1707) из Азовского моря был также далёк от *E. depressus*, как и *D. sayi*, образуя единый кластер с *R. harrisii* с юго-востока США. Таким образом, все 3 вида грязевых крабов, указанные как вселившиеся в Чёрное море, надёжно отличаются друг от друга на основании последовательности COI.

Таксономическая характеристика

Класс Malacostraca Latreille, 1802

Отряд Decapoda Latreille, 1802

Подотряд Xanthoidea, MacLeay, 1838

Инфраотряд Brachyura Linnaeus, 1758

Семейство Panopeidae, Ortmann, 1893

Род *Eurypanopeus* A. Milne-Edwards, 1880

Вид *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869)

Морфологическое описание. Грязевого

краба *E. depressus*, обитающего в Азовском море, характеризуют следующие морфологические признаки (рис. 4): карапакс почти трапецевидной формы, покрытый мелкими гранулами, с пятью переднелатеральными зубцами, 1-й и 2-й из которых сросшиеся и разделены неглубокой бороздкой (рис. 4, А). Лобный край практически прямой с небольшим дугообразным изгибом, разделённым посередине маленькой выемкой (см. рис. 4, А). Правая хелипеда (клевчатая переопода) значительно отличается от левой по размеру и форме, пальцы клешней окрашены в тёмно-коричневый цвет, частично распространяющийся на проподус (рис. 4, G–I). Проподус 5-й переоподы покрыт мелкими бугорками, с длинными волосками в его медиальной части, короткие щетинки и несколько длинных расположены по внешнему краю, дактилюс больше, чем проподус, покрыт волосками и оканчивается коротким когтем без щетинок (рис. 4, F). Третий максиллипед с крупным характерной формы красным пятном на внутренней стороне ишиума (рис. 4, В), крупный мерус с длинными и толстыми волосками по медиальному краю и более короткими по наружному краю, объёмный карпус с короткими волосками на внешнем крае и толстыми, более длинными – в апикальной части, проподус с крупными апикальными волосками, дактилюс с несколькими зубчатыми щетинками на конце. Абдомен у обоих полов с шестью сегментами, разделёнными явно видимыми бороздками, у самцов 3–5-й сегменты, частично сросшиеся с едва различимыми границами, на 2-м и 3-м сегментах могут располагаться поперечные ряды коротких щетинок (рис. 4, D). Гонопод 1-й с прямым эндоподитом, с двумя рядами коротких щетинок на внешнем крае и двумя рядами коротких шиповидных выростов на медиальном крае. Верхняя часть с тремя выростами (см. рис. 4, D). Латеральный отросток заострён на конце и покрыт мелкими шипиками,

его верхняя часть изогнута над медиальным выростом (рис. 4, E), у основания которого расположено 3–4 шипа.

Карапакс и переоподы крабов *E. depressus* из побережья северной части Керченского полуострова (б. Голубники, б. Широкая, бухты Караларского заказника) в основном коричневые с красноватым или жёлтым оттенком, abdomen коричневого или светло-песочного цвета, пальцы клешней тёмно-коричневого или чёрного цвета (рис. 5, A, D). Средние длина, ширина и высота карапакса составили $13,51 \pm 3$, $18,96 \pm 4,21$ и $6,9 \pm 1,86$ мм соответственно при средней массе $2,21 \pm 1,63$ г (выборка $n = 49$). Обрастание на карапаксах

исследованных особей из данных районов отсутствовало.

Особь *E. depressus* из Керченского пролива отличалась более тёмным окрасом: карапакс и переоподы тёмно-коричневые, иногда с фиолетовым отливом, abdomen тёмно-коричневый с желтоватыми пятнами либо светло-жёлтый, у половозрелых особей пальцы хелипед чёрные, а у молоди коричневые, начинающие темнеть к ладони (рис. 5, B–E). Экземпляры *E. depressus* из района Аршинцевской косы были более крупными, чем из побережья северной части Керченского полуострова. Средние длина, ширина, высота карапакса и средняя масса составили $18 \pm 4,8$,

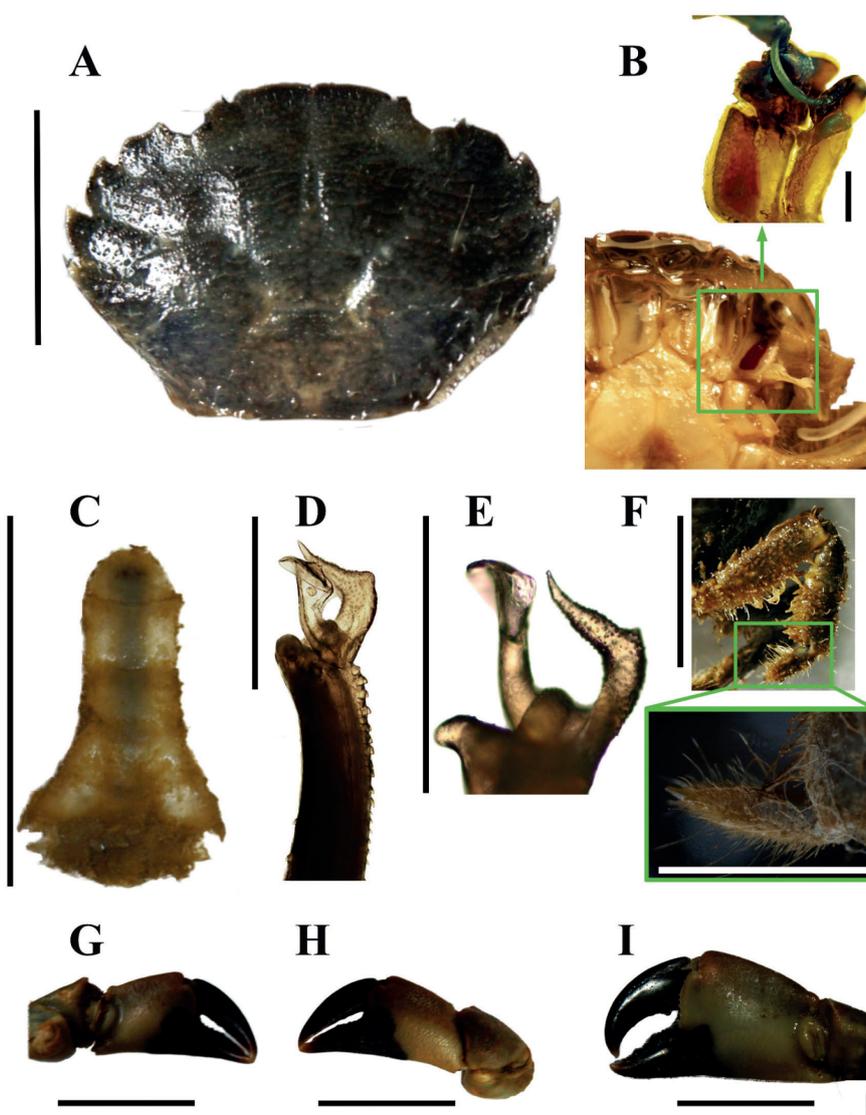


Рис. 4. Морфологические особенности *E. depressus* с побережья северной части Керченского пролива: А – дорсальная сторона карапакса; В – вентральная сторона карапакса с выделенным 3-м максиллиподом; С – abdomen самца; D – гонопод 1♂; E – апикальная часть гонопода 1♂; F – дактилюс 5-й переоподы; G – внешняя сторона неосновной клешни; H – внутренняя сторона неосновной клешни; I – внутренняя сторона основной клешни. Масштабные линейки: А, С, G, H, I одно деление 10 мм; В, D, E – 1 мм.

25,11±7,23, 9,45±2,9 мм и 5,22±3,33 г соответственно (выборка n = 18). Обрастание карапакса присутствовало у 17% исследованных особей. Такие отличия, по-видимому, связаны с особенностями местообитания вида, что согласуется с литературными данными для особей из разных частей ареала, как естественного (Атлантическое побережье США) [Williams, 1965], так и инвазионного (западная часть Чёрного моря) [Mitov, 2019].

Количественные морфологические параметры и масса собранных самцов (n = 39) варьировали в следующем диапазоне: ширина карапакса 9,7–34,8 мм, средняя DC = 22,71 мм, длина карапакса 7–25,5 мм, средняя LC = 16,17 мм, высота карапакса 3,4–13,4 мм, средняя HC = 8,55 мм, масса 0,17–12,51 г, средняя W = 3,87 г. Соответствующие характеристики обнаруженных нами самок (n = 28) составили: ширина карапакса 12,0–28,6 мм, средняя DC = 17,39 мм, длина карапакса 8,3–20 мм, средняя LC = 12,41 мм, высота карапакса 3,9–10,6 мм, средняя HC = 6,02, масса 0,5–6,94 г, средняя W = 1,75 г. Размеры карапакса у самцов более чем на 20% выше, чем у самок. Масса самой крупной самки с икрой

составила 6,94 г. Среди самок без икры наибольшая масса была 2,5 г.

В исследованной выборке преобладали особи, у которых правая клешня была крупнее (51 экз. из 67). Из 39 самцов 28 были с правой основной клешней (см. рис. 5, D), ещё у 7 одна из хелипед отсутствовала либо была редуцирована. Из 28 самок только 9 были с основной левой клешней (см. рис. 5, B). Ширина проподуса (DP) более крупной клешни у самцов варьировала в пределах от 2,9 до 15,2 мм, а DP второй клешни 1,8–9,7 мм, что на 30–40% меньше, чем основной клешни. Эти же параметры у самок составили для крупной клешни 4,3–11,1 мм, для маленькой клешни 2,5–7 мм (меньше на 35–40%).

Среди 28 самок 17 были с икрой (63%). Окраска яиц изменялась от желтоватой до жёлто-зелёной и оранжевой (рис. 6, A, B). Часть яиц содержали развитые эмбрионы (рис. 6, C), кроме того, были обнаружены пустые оболочки икринок, что может указывать на уже вылупившиеся личинки.

Среда обитания. В районе прибрежной части Керченского полуострова и Таманского залива *E. depressus* обитает среди скоплений

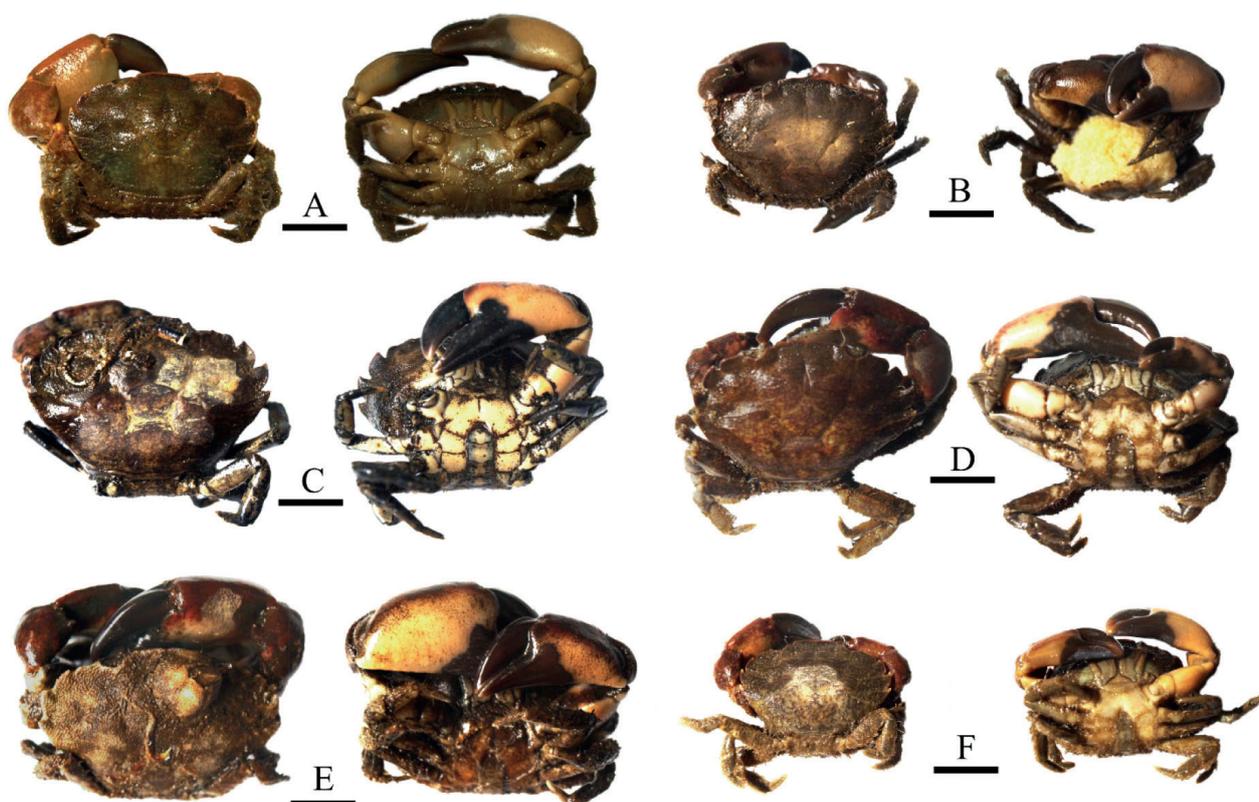


Рис. 5. Экземпляры *E. depressus*, собранные из разных районов исследований для молекулярного анализа: А – станция 4; В, С – станция 6; D, Е – станция 7; F – станция 5.

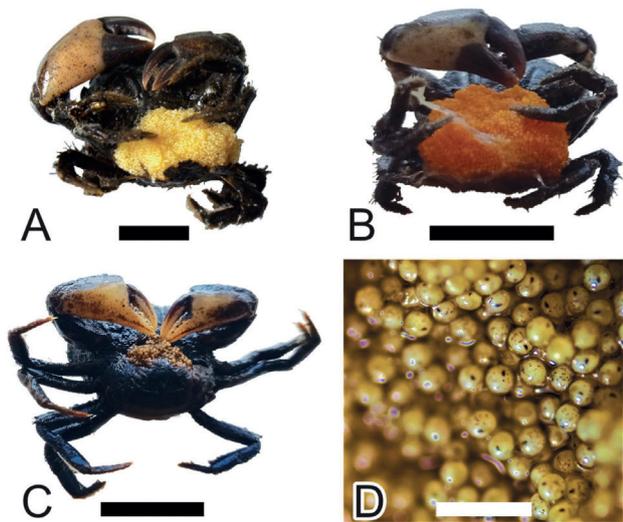


Рис. 6. Самки с икрой: А – *E. depressus*; В – *R. harrisii* (фото Надольного А.А.); С – *E. depressus*; D – икра с эмбрионами *E. depressus*. Масштабные линейки: А, В, С – одно деление 10 мм; D – 1 мм.

мидий *Mytilus galloprovincialis* Lmk, 1819 и *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), прикре-

плённых к прибрежным скалам и крупным валунам (рис. 7, А–D). Ещё одним местообитанием являются биогенные рифы построенные серпулидными рифообразующими червями *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) в районе Аршинцевской косы в Керченском проливе (рис. 7, Е, F).

Из 8 исследованных районов наибольшее количество особей *E. depressus* найдено на 3-й станции (Караларский заказник) и в районе Казантипского природного заповедника (ст. 4 и 5). По сравнению с остальными районами ландшафты этих районов характеризуются наличием большого количества крупных валунов, почти полностью обросших двустворчатыми моллюсками (*M. galloprovincialis*, *M. lineatus*) и макрофитами. В момент сбора материала солёность воды в этих районах составила около 14‰, температура воды варьировала от 18 °С (октябрь) до 28 °С (август), pH 7,1.

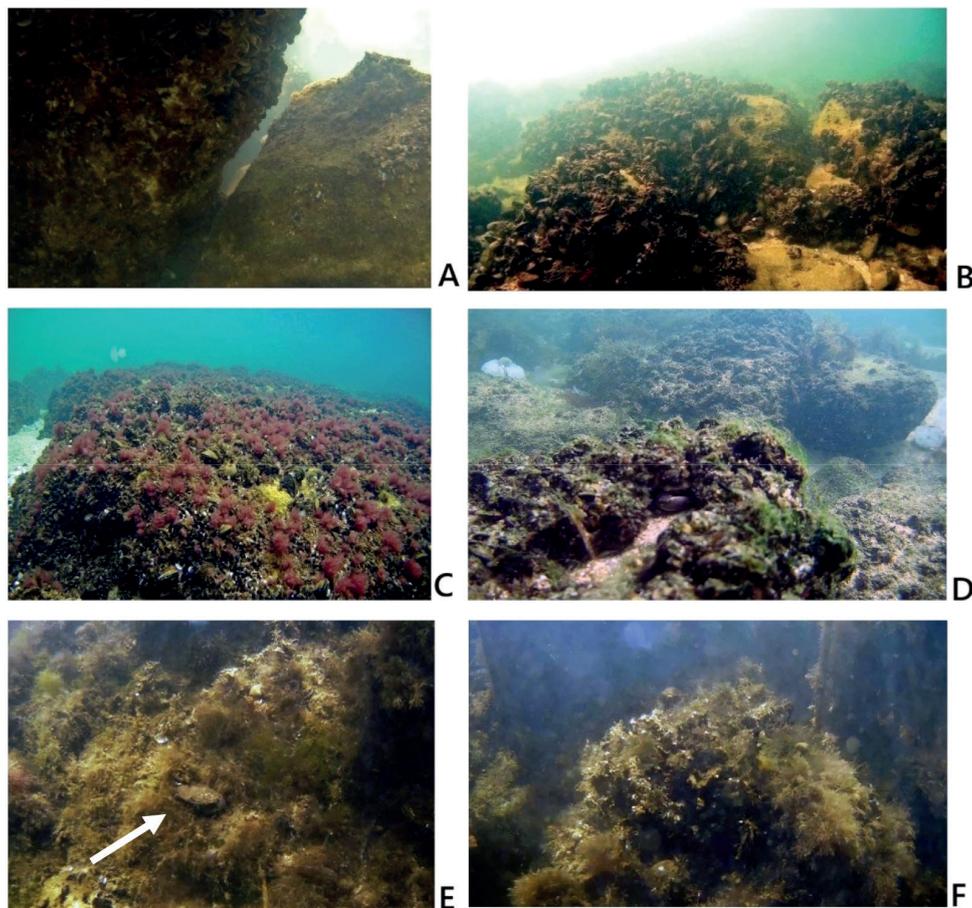


Рис. 7. Ландшафты в районах обитания *E. depressus* в прибрежной зоне Керченского полуострова: А – скалы, обросшие *M. galloprovincialis*; В – валуны, покрытые макрофитами и *M. galloprovincialis*; С – крупные, обросшие *M. galloprovincialis* и макрофитами, валуны, между которыми грунт представлен мелкозернистым песком и ракушей; D – убежище краба в другах *M. galloprovincialis*; Е – *E. depressus*, питающийся среди донных отложений у основания рифа *F. enigmaticus*; F – биогенный риф, построенный *F. enigmaticus*.

Обсуждение

Впервые краб *E. depressus* был описан Смитом как *Panopeus depressus*. Он был первоначально найден в Нью-Хейвене, штат Коннектикут (США), а впоследствии в штате Флорида (США) [Smith, 1869]. Позднее вид был обнаружен в южном Техасе, на Бермудских островах [Williams, 1984], в архипелаге Малых Антильских островов [Powers, 1977], в прибрежных водах Уругвая [Juanico, 1976], Аргентины [Spivak and Luppi, 2005] и Бразилии [Rodrigues et al., 2014]. В 2013 г. *E. depressus*, ранее отмеченный только в западной части Атлантического океана, впервые зарегистрирован в европейских водах [Petrescu et al., 2016].

E. depressus – эвригалинный вид, обитающий в водоёмах, соединяющих с морем, при солёности воды от 4 до 37,4‰ [McDonald, 1982; Sulkin et al., 1983; Van Horn, Tolley, 2008; Mitov, 2019]. Кроме способности переносить значительные колебания солёности [Van Horn, Tolley, 2009], этот вид толерантен и к изменениям температуры от 10 до 30°C [McDonald, 1982; Petrescu et al., 2016]. Благодаря этим эколого-физиологическим особенностям *E. depressus* легко адаптируется к условиям среды в новых местах обитания, что, в свою очередь, позволяет ему колонизировать обширные акватории за пределами естественного ареала.

Отличительные признаки *E. depressus* от особей других видов Panopeidae, найденных в Азово-Черноморском регионе (*D. sayi* и *R. harrisii*), и генетически близкого к нему, не отмеченного в Азово-Черноморском регионе *Eurypanopeus turgidus* (Rathbun, 1930) представлены в табл. 3. Основными морфологическими признаками, отличающими *E. depressus* от *D. sayi*, являются: а) наличие тёмно-красного пятна на внутренней стороне ишиума третьего максиллипеда (см. рис. 4, В); б) форма гонопода, отличающегося наличием трёх разноразмерных отростков на апикальной его части (см. рис. 4, Е, D). От *E. depressus* особи *R. harrisii* отличаются по следующим морфологическим признакам: а) окраска пальцев хелипед варьирует от белого до тёмно-жёлтого; б) отсутствие тёмно-красного пятна на внутренней стороне ишиума

3-го максиллипеда; в) апикальная часть гонопода прямая, латеральный отросток отсутствует, медиальный отросток округлый и несёт один длинный шип, выходящий из центра. *E. turgidus* отличается от *E. depressus* тем, что у *E. turgidus* латеральный отросток в апикальной части заострён и раздвоен на конце, в то время как у *E. depressus* он цельный (см. рис. 4, D).

Большинство морфологических признаков *E. depressus* из Азовского и Чёрного морей совпадают [Petrescu et al., 2016]. Однако следует отметить, что пятно на внутренней стороне ишиума 3-го максиллипеда у одной из самок было светло-коричневым и едва заметным. В результате дальнейшего генетического анализа данная особь была идентифицирована как *E. depressus* и не отличалась от большинства других проанализированных образцов. Ранее отмечалось, что такое пятно встречается не у всех особей *E. depressus* [Powers, 1977]. В то время как у самцов однозначным признаком является строение гоноподов, у самок определение возможно только по форме и структуре хелипед и карапакса. Однако эти признаки могут быть не столь явными. В этом случае идентификация самок может представлять определённые трудности.

Результаты филогенетической реконструкции с использованием надёжно морфологически определённых образцов из нативной части ареала и сравнения с доступными базами данных позволяют предполагать, что все исследованные нами образцы нового грязевого краба, обнаруженного в Азовском море, принадлежат одному виду — *Eurypanopeus depressus*. К этому же виду относятся и образцы из Азовского моря, ранее описанные как *Dyspanopeus sayi* [Тимофеев, Бондаренко, 2022]. Таким образом, присутствие *D. sayi* в Азовском море на данный момент не может считаться надёжно подтверждённым.

Различия в последовательностях митохондриальных генов, и прежде всего в фолмеровском участке гена COI, как правило, достаточно велики для большинства видов семейства Panopeidae, чтобы этот маркер можно было использовать для надёжной идентификации не только взрослых крабов, но и личинок. Ис-

ключение составляют два сестринских вида – *Euryanopeus depressus* и *E. turgidus*, чьи последовательности гена COI демонстрируют очень высокую степень сходства (более 99%). Это может оказаться не достаточным для надёжной идентификации личинок в районах, где эти два вида обитают совместно, например в нативном регионе. В то же время эти два вида отчётливо различаются по морфологическим признакам взрослых особей, что позволит их надёжную идентификацию за пределами нативного ареала при условии, если *E. turgidus* будет распространяться в качестве чужеродного вида.

Приведённые данные подчёркивают важность комплексного подхода, сочетающего морфологический и молекулярно-генетический анализ, для точной идентификации чужеродных видов во флоре и фауне региона. Только использование взаимодополняющих методов позволяет достоверно выявлять и корректно классифицировать новые для региона таксоны, оценивать риски биологических инвазий и принимать обоснованные меры по мониторингу и управлению биоразнообразием [Darling & Mahon, 2011; Viard et al., 2016; Leite et al., 2020].

Возможные пути расселения. В 2019 г. в районе Аршинцевской косы были найдены особи краба *Dyspanopeus sayi* [Тимофеев, Бондаренко, 2022], 3 из которых в результате более тщательного морфологического анализа и генетических исследований были определены как *E. depressus*. Ранее исследования в данном регионе не проводили. В прибрежных водах северной части Керченского полуострова в Казантипском природном заповеднике первая находка *E. depressus* в пробах была в 2022 г. В ходе проведённого нами детального обследования сообществ макрозообентоса этого региона в 2010 г. присутствие *E. depressus* зарегистрировано не было. Таким образом, первая находка вида в Азовском море датируется 2019 г.

В 2019 и 2022 гг. в этих районах были найдены особи этого вида разного размера, включая ювенильные. У некоторых из собранных нами особей ширина карапакса превышала 20 мм, что соответствует размерам взрослых половозрелых особей из нативного и черно-

морского ареалов обитания, где полный жизненный цикл составляет 3,5 года [McDonald, 1982; Mitov, 2019]. Присутствие самок с икрой указывает на существование самовоспроизводящейся популяции этого вида в Азовском море. Из вышеперечисленного следует, что с момента вселения *E. depressus* в исследованных акваториях прошёл как минимум один полный жизненный цикл, что указывает на вероятную дату инвазии этого вида в Азовское море не позднее 2018 г.

Одним из возможных способов распространения *E. depressus* является перевозка (забор, транспортировка и сброс) пелагических личинок и взрослых особей в балластной воде морскими транспортными средствами. Экологическая пластичность этого вида способствует его выживанию в балластной воде и дальнейшей натурализации. Интенсификация морских перевозок между портами Атлантики и крупнейшими портами западной части черноморского побережья могла представлять собой возможный вектор вселения *E. depressus* в Чёрное море, а также причину его активного распространения в средиземноморском регионе [Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019].

Наиболее вероятной начальной точкой проникновения этого вида-вселенца в Азовское море является Керченский пролив – район интенсивного судоходства и скопления на перегрузочном рейде крупно- и малотоннажных судов [Фащук, Петренко, 2008].

Естественное расселение *E. depressus* из западной части Чёрного моря в Азовское море с морскими течениями маловероятно в связи с макроциркуляцией вод Чёрного моря, которая представляет собой циклонический круговорот [Книпович, 1932; Залогин, Косарев, 1999]. Данное природное явление может препятствовать пассивному расселению пелагических личинок или взрослых особей *E. depressus* на восток вдоль северного побережья Чёрного моря. Распространение вида от западного побережья с течениями наиболее вероятно было бы в направлении турецкого побережья и далее, вдоль прибрежной полосы на восток в сторону побережья Грузии и юго-восточной части побережья Краснодарского края России, где он на данный момент

Таблица 3. Морфологические характеристики трёх видов Рапореиде в Чёрном море [наши данные, по Rathbun, 1930; Powers, L.W., 1977; Martin, Abele, 1986; Froggia, Speranza 1993; Mizzan, Zanella, 1995; Spivak and Lupp, 2005; Petrescu et al., 2016]

Характеристика	Вид			
	<i>Euryraporeus depressus</i> (Smith, 1869)	<i>Dysraporeus sayi</i> (S.I. Smith, 1869)	<i>Rhithraporeus harrisi</i> (Gould, 1841)	<i>Euryraporeus turgidus</i> (Rathbun, 1930)
Зубцы каракаса	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца, 5-й меньше остальных	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца, последний 5-й зубец — короткий, треугольный
Хелипеды	Разного размера, слегка шероховатые, с пальцами, окрашенными в чёрный или тёмно-коричневый цвет, частично распространяющийся на проподус	Разного размера, гладкие, с чёрными или коричневыми пальцами, окраска переходит на ладонь характерным узором	Практически одного размера, гладкие (у старых особей) или с бороздками и гранулами (у молодых). Окраска пальцев варьирует от белого до тёмно-жёлтого	Заметно различаются по размеру (меньшая клешня может быть субнормальной), дорсальная поверхность сильно шероховатая
3-й максиллипед	С внутренней стороны находится тёмно-красное или коричневое пятно неправильной овальной формы, в редких случаях светло-коричневое, очень бледное	Пятно отсутствует	Пятно отсутствует	—
Абдомен	У обоих полов 6 сегментов, у самцов 3-й сегмент заострён с двух сторон и частично сросся с 4-м и 5-м. На конце abdomen треугольной формы с закруглённой вершиной	6 сегментов у обоих полов, у самцов 3–5-й сегменты срослись, но разделены явными швами, длина последнего сегмента немного больше его ширины	5 сегментов, 3-й сегмент не соприкасается с коксами последней пары переопод, последний сегмент округлый	6 сегментов у обоих полов, 3-й сегмент брюшка самца сужается к заострённому концу, 6-й сегмент значительно шире своей длины
1-й гонопод самца	Апикальная часть с тремя разномерными отростками, латеральный отросток не раздвоен и заострён на конце, покрыт мелкими шипиками, его верхняя часть изогнута над медиальным отростком	Апикальная часть отклонена в сторону, латеральный отросток слабо развит, медиальный отросток короткий и закруглённый	Апикальная часть прямая, латеральный отросток отсутствует, медиальный отросток округлый и несёт один длинный шип, выходящий из центра	Апикальная часть с тремя разномерными отростками, латеральный отросток заострён и раздвоен на конце

не отмечен. А вот дальнейшее естественное расселение взрослых крабов и их пелагических личинок из Керченского пролива вдоль северо-восточного побережья Крымского полуострова и далее по всей акватории Азовского моря за счёт течений возможно.

Одним из основных факторов, определяющих систему течений Азовского моря и среднюю циркуляцию его водных масс, является воздействие ветров, охватывающих значительную часть площади моря [Велокурова, Старов, 1947; Матишов, Матишов, 2009]. Высокая изменчивость течений Азовского моря является следствием неустойчивости ветрового режима, мелководности моря и его сравнительно небольшой площади, течения становятся хаотичными из-за нарушения циркуляции вод при слабых и переменных ветрах [Гидрометеорология..., 1991]. В таких условиях естественное распространение личинок *E. depressus* по Азовскому морю может быть хаотичным.

В западной части Атлантического океана особи вида *E. depressus* предпочитают селиться в приливно-отливной и литоральной зоне, а также в эстуариях на твёрдых субстратах, обросших скоплениями двустворчатых моллюсков (устрицы и мидии) и макрофитами [Sulkin et al., 1983; Van Horn, Tolley, 2008, Petrescu et al., 2016]. В западном побережье Чёрного моря этот вид обитает в биотопах, в основном сходных по условиям среды (илистые и илисто-глинистые грунты, каменистые берега, скопления двустворчатых моллюсков) с таковыми из других частей Азово-Черноморского региона [Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019]. У болгарского побережья *E. depressus* был найден в районе с нехарактерным местообитанием: ракушечно-песчаное дно с камнями, покрытыми зарослями *Cladophora* sp., *Ulva* sp. [Mitov, 2019]. В Азовском море *E. depressus* отмечен в друзах мидий *M. galloprovincialis* и зарослях макрофитов, в большом количестве покрывающих крупные валуны, между которыми присутствовал мелкозернистый песок с мелкой ракушей, а также среди известняковых конкреций серпулидного трубчатого червя *F. enigmaticus*. Встречаемость *E. depressus* в таких биотопах может быть

обусловлена неоднородностью дна с большим количеством укрытий и пищи.

Очень вероятно, что *E. depressus* так же, как и другой грязевой краб *D. sayi*, вселился в Европу (юго-западное побережье Великобритании) из прибрежных вод восточного побережья Северной Америки [Schubart, 2012].

Биология вида. *E. depressus* ведёт скрытый образ жизни, спасаясь от хищников в хорошо защищённых убежищах. На черноморском побережье к таким укрытиям можно отнести скопления *M. galloprovincialis* на твёрдых субстратах, покрытых макрофитами, а также расположенные в придонном слое воды пустые целые или раздавленные раковины двустворчатых моллюсков (в основном мидий), смешанные с донными осадками и макрофитами [Mitov, 2019]. На станциях в Азовском море *E. depressus* отмечен в схожих местообитаниях (см. рис. 7, А–F).

Продолжительность жизни *E. depressus* достигает 3,5 года [McDonald, 1982], а личиночное развитие состоит из четырёх стадий «зоеа» и одной «мегалопы» [Ryan, 1956]. В нативном ареале в прибрежных водах атлантического побережья США период размножения *E. depressus* приходится на март – октябрь, причем самки могут размножаться более одного раза в год [Tolley et al., 2013]. В Чёрном море (прибрежные воды Болгарии) большое количество самок с икрой было отмечено в период с июля по сентябрь, что позволило сделать предположение о натурализации этого вида [Mitov, 2019]. Следует отметить, что большой объём притока пресной воды в Чёрное море является одним из условий, которые потенциально могут ограничивать размножение *E. depressus* [Tolley et al., 2013; Petrescu et al., 2016]. Ещё рано говорить о репродуктивном потенциале этого вида в Азовском море, так как требуется дальнейшее изучение данного вопроса с наблюдениями в разные сезоны. Можно лишь заключить, что в сентябре в районе исследования, как и в западной части Чёрного моря, наблюдается сопоставимо высокая доля икроносных самок (41% – Чёрное море и 57% – Азовское), что свидетельствует о возможности формирования самовоспроизводящейся популяции этого вида в Азовском море.

Крабы вида *E. depressus* играют значительную роль в пищевой сети морских прибрежных экосистем. *E. depressus* является всеядным видом, в рацион которого входят детрит, макрофиты, губки, полихеты, молодь некоторых видов двустворчатых моллюсков и ракообразных [McDonald, 1982; Tolley et al., 2013]. В Чёрном море в желудках крабов этого вида были найдены: детрит, цианопрокариоты (*Phormidium* sp.), колониальные диатомовые водоросли, кусочки талломов некоторых макрофитов (*Rhodochorton* sp., *Polysiphonia* sp., *Cladophora* sp., *Ulva* sp.), части губок, гидридов, амфипод, усоногих раков (*Amphibalanus* cf. *improvisus*), а также биссусы и фрагменты раковин ювенильных *M. galloprovincialis* [Mitov, 2019]. Несмотря на то что мы не изучали состав пищевых комков из желудков особей *E. Depressus*, обитающих в Азовском море, на основании сходства биотопов из нативного и черноморского ареалов обитания с азовоморскими можно предположить наличие в желудках крабов тех же фрагментов пищи, что и у черноморских особей.

Известно, что в Чёрном море бычки разных видов поедают молодь краба *D. sayi*, а крупный черноморский краб *Eriphia verrucosa* (Forskäl, 1775) активно охотится на его взрослых особей [Micu et al., 2010]. Обитающие в Чёрном море особи *E. depressus* также могут служить источником пищи для этих хищников. Однако в исследованном нами районе Азовского моря каменный краб *E. verrucosa* не отмечен, в отличие от рыб, которые, по-видимому, являются единственными хищниками, поедающими взрослых грязевых крабов. Этого нельзя сказать о личиночных и ювенильных стадиях *E. depressus*, которыми могут питаться обитающие в тех же биотопах виды десятиногих ракообразных как *R. harrisii*, *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 и *Pilumnus spinulosus* Kessler, 1861.

В прибрежье западной части Чёрного моря *E. depressus* конкурирует за пищу и убежища с местными мелкими видами крабов *P. spinulosus* (*Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1761)), *Brachynotus sexdentatus* (Risso, 1827), и *Xantho poressa* (Olivi, 1792) [Mitov, 2019], а также с чужеродными *R. harrisii* и *D. sayi*. В исследованных нами районах Азовского

моря единственным значимым конкурентом для *E. depressus* здесь, по-видимому, является другой вид-вселенец *R. harrisii*.

Следует отметить, что на теле и конечностях черноморских экземпляров *E. depressus* (побережье Болгарии) найдены такие виды эписионтов/комменсалов, как двустворчатые моллюски (*M. galloprovincialis*), полихеты (*Spirorbis pusilla* Rathke, 1837, *Spirobranchus* sp.), баянусы (*A. improvisus*) и мшанки (*Membranipora* sp. и *Cryptosula* sp.) [Mitov, 2019]. На крабах из районов Азовского моря обрастание наблюдалось в единичных случаях.

Возможные эффекты вселения.

Eurypanopeus depressus уже начал распространяться вдоль южного побережья Азовского моря. Однако остаётся неясным, сможет ли этот вид достичь такой же плотности популяций и частоты встречаемости, как в прибрежных акваториях западной Атлантики. Это связано с тем, что в Азовском море уже широко распространён конкурирующий с ним чужеродный вид — *Rhithropanopeus harrisii* [Залота, 2017]. Говорить о потенциальных экологических эффектах инвазии *E. depressus* в экосистемы Азовского региона пока преждевременно. Необходимы долгосрочные мониторинговые исследования его поселений, поскольку последствия таких инвазий, как правило, становятся очевидными лишь после завершения процесса натурализации чужеродного вида в пределах инвазионного ареала [Herborg et al., 2005].

Появление ещё одного бентосного вида-полифага в Азовском море, где ранее в массовом количестве из десятиногих ракообразных (Decapoda) был представлен преимущественно *R. harrisii*, представляет собой значимое событие. Это может повлиять как на состояние отдельных биотопов, так и на функционирование экосистемы в целом. Кроме того, *E. depressus* может оказаться одновременно и полезным в рыбной промышленности в качестве источника пищи для ряда бентосных и пелагических промысловых рыб, и потенциально вредоносным, способствуя сокращению численности таких видов двустворчатых моллюсков, как *Mytilus galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus*.

Заключение

Обнаруженный в 2022 г. в юго-западной части Азовского моря новый для региона вид грязевого краба был идентифицирован как *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) на основании морфологических признаков и анализа последовательностей ДНК. Наличие особей различного размера, включая самок с икрой, указывает на существование самовоспроизводящейся популяции этого вида в Азовском море. С высокой вероятностью *E. depressus* может быть обнаружен и в других районах северного побережья Керченского полуострова, а также в юго-восточной части Азовского моря, где имеются подходящие для него местообитания. Не исключена возможность дальнейшего распространения *E. depressus* на север по всей акватории Азовского моря. Учитывая изложенное, необходимо осуществлять мониторинг распространения *E. depressus* в прибрежных и в центральных областях Азовского моря с целью оценки его влияния на аборигенные виды и экосистемы региона.

Благодарности

Авторы благодарны сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ А.А. Надольному, А.С. Кандаурову и ИО РАН Г.А. Колючкиной за помощь в сборе материала, Л.В. Бондаренко за помощь в первичной обработке материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания: ФИЦ ИнБЮМ РАН № 124022400148-4 «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения»; ИО РАН № FMWE-2024-0021 «Структурно-функциональная организация, биологическая продуктивность и механизмы современной климатической и антропогенной изменчивости морских и океанических экосистем; экосистемы Арктического бассейна и морей России в современных условиях, биоресурсный потенциал океанических и морских экосистем».

Литература

- Велокурова Н.И., Старов Д.К. Гидрометеорологическая характеристика Азовского моря. Л.: Гидрометеоздат, 1947. 116 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 5: Азовское море. СПб.: Гидрометеоздат, 1991. 236 с.
- Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 400 с.
- Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10, ФГБУ ИОРАН, Москва, 2017. 24 с.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской экспедиции. 1932. Т. 10. 274 с.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Доклады АН СССР. 1939. Т. 23, № 8. С. 25–26.
- Матишов Г.Г., Матишов Д.Г. Новые принципы представления циркуляции вод Азовского моря // Труды Южного научного центра Российской академии наук Т. 4: Моделирование и анализ гидрологических процессов в Азовском море. Ростов на/Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2009. С. 196–202.
- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1967. № 85. С. 136–177.
- Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В. Обнаружение грязевого краба *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869) (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 4. С. 69–79. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-4-69-79>
- Фашук Д.Я., Петренко О.А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2008. № 1. С. 15–22.
- Шаловенков Н.Н. Распределение чужеродных видов зообентоса на шельфе Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 4. С. 157–177.
- Aubert F., Sauriau P.G. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) from the Seudre estuary (Marennes-Oléron, French Atlantic coast) // Annot. les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin. 2015. Vol. 4(1). P. 9–27.
- Benedict J.E., Rathbun M.J. The genus *Panopeus* // Proceedings of the U.S. National Museum of Natural History. 1891. Vol. 14. P. 355–385.
- Brockerhoff A., McLay C. Human-mediated spread of alien crabs // In the wrong place. Alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts / B.S. Galil, P.F. Clark, J. Carlton (eds.). Berlin, N.Y.: Springer. 2011. P. 27–105.
- Calvignac S., Konecny L., Malard F., Douady C.J. Preventing the pollution of mitochondrial datasets with nuclear mitochondrial paralogs (numts) // Mitochondrion. 2011. Vol. 11(2). P. 246–254.

- Clement M., Posada D., Crandall K.A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Molecular Ecology*. 2000. Vol. 9. P. 1657–1659.
- Colgan D.J., McLauchlan A., Wilson G.D.F., Livingston, S.P., Edgecombe G.D., Macaranas J., Cassis G., Gray M.R. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution // *Australian Journal of Zoology*. 1998. Vol. 46(5). P. 419–437. DOI:10.1071/ZO98048
- Compton T.J., Leathwick J.R., Inglis G.J. Thermogeography predicts the potential global range of the invasive European green crab (*Carcinus maenas*) // *Divers Distrib.* 2010. Vol. 16. P. 243–255.
- Cuesta J.A. et al. Role of ships' hull fouling and tropicalization process on European carcinofauna: new records in Galician waters (NW Spain) // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. P. 619–630.
- Darling J.A., Mahon A.R. From molecules to management: adopting DNA-based methods for monitoring biological invasions in aquatic environments // *Environmental Research*. 2011. Vol. 111(7). P. 978–988. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2011.02.001>
- Dittel A.I., Epifanio C.E. Invasion biology of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*: A brief review // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009. Vol. 374(2). P. 79–92.
- Dogan I., Dogan N. Statistical Tests for Neutrality: Review // *Turkiye Klinikleri J Biostat*. 2017. Vol. 9(2). P. 167–74.
- Frogia C., Speranza S. First record of *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) in the Mediterranean Sea (Crustacea: Decapoda: Xanthidae) // *Quaderni dell'Istituto Ricerche Pesca Marittima, Ancona*. 1993. Vol. 5 (2). P. 163–166.
- Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics*. 1997. Vol. 147. P. 915–925.
- Galil B.S. Truth and consequences: the bioinvasion of the Mediterranean Sea // *Integrative Zoology*. 2012. Vol. 7 (3). P. 299–311.
- Galil B.S., Clark P.F., Carlton J. In the wrong place. Alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts // Berlin, N.Y.: Springer. 2011. P. 705.
- Giribet G., Carranza S., Bagaña J., Riutort M., Ribera C. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade // *Mol. Biol. Evol.* 1996. Vol. 13. P. 76–84.
- Grosholz E.D., Ruiz G.M. Predicting the impact of introduced species: lessons from the multiple invasions of the European green crab // *Biol. Conserv.* 1996. Vol. 78. P. 59–66.
- Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. New algorithms and to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // *Systematic Biology*. 2010. Vol. 59(3). P. 307–321.
- Hebert P.D.N., Ratnasingham S., DeWaard J.R. Barcoding animal life: Cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species // *Proc R Soc Lond Ser B*. 2003. Vol. 270. P. 96–99.
- Herborg L.M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe // *Biological Invasions*. 2005. Vol. 7. P. 959–968.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation // *Mol. Biol. Evol.* 2018. Vol. 35. P. 518–522.
- Hoffmann R.J., Boore J.L., Brown W.M. A novel mitochondrial genome organization for the blue mussel, *Mytilus edulis* // *Genetics*. 1992. Vol. 131 (2). P. 397–412.
- Holdich D.M., Pockl M. Invasive crustaceans in European inland waters // *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats*. F. Gherardi (ed.). Dordrecht, the Netherlands: Springer. 2007. P. 49–61.
- Juanico M. Nota: Ampliacion de la distribucion geografica de tres especies de Brachyura (Crustacea Decapoda) para aguas uruguayas // *Iheringia, SØries Zoologica, Porto Alegre*. 1976. Vol. 51. P. 45–46.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T. KF, von Haeseler A., Jermini L.S. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature Methods*. 2017. Vol. 14. P. 587–589.
- Katoh K., Standley D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // *Molecular biology and evolution*. 2013. Vol. 30(4). P. 772–780.
- Lefebvre T., Douady C.J., Gouy M., Gibert J. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: proposal of a molecular threshold to help species delimitation // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2006. Vol. 40(2). P. 435–447.
- Leite B.R. et al. Towards taxonomic resolution of cryptic diversity in marine bioinvasions // *Biological Invasions*. 2020. Vol. 22. P. 299–320. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02101-7>
- Letunic I., Bork P. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool *Nucleic Acids Research* // 2024. Vol. 52. W1. P. 78–82.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
- Liu J., Jiang J., Song S., Tornabene L., Chabbarria R., Naylor G.J., Li C. Multilocus DNA barcoding—species identification with multilocus data // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7(1): 16601. DOI: 10.1038/s41598-017-16920-2
- Martin J.W., Abele L.G., Notes on male pleopod morphology in the brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893, sensu Guinot (1978) (Decapoda) // *Crustaceana*. 1986. Vol. 50. P. 182–198.
- McDonald J. Divergent life history patterns in the co-occurring intertidal crabs *Panopeus herbstii* and *Eurypanopeus depressus* (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. Vol. 8. P. 173–180.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // *Marine Biodiversity Records, Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2010. Vol. 3. P. 1–6.
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., von Haeseler A., Lanfear R. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic

- inference in the genomic era // *Mol. Biol. Evol.* 2020. 1;37(5):1530–1534.
- Mitov P.G. *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) (Brachyura: Panopeidae) – a New Alien Species for the Bulgarian Black Sea Coast // *Acta zool. bulg.* 2019. Vol. 71 (2). P. 253–266.
- Mizzan L., Zanella L. First record of *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) in the Italian waters // *Biol. Mus. Civ. St. nat. Venezia.* 1995. Vol. 46. P. 109–122.
- Molnar J.L., Gamboa R.L., Revenga C., Spalding M.D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity // *Frontiers in Ecology and the Environment.* 2008. Vol. 6(9). P. 458–492.
- Moritz C., Cicero C. DNA Barcoding: Promise and Pitfalls // *PLoS Biol.* 2004. Vol. 2(10): e354.
- Moulton M.J., Song M., Whiting F. Assessing the effects of primer specificity on eliminating numt coamplification in DNA barcoding: a case study from Orthoptera (Arthropoda: Insecta) // *Molecular Ecology Resources.* 2010. Vol. 10. P. 615–627.
- Nizinski M.S. Annotated checklist of decapod crustaceans of Atlantic coastal and continental shelf waters of the United States // *Proceedings biological society of Washington.* 2003. Vol. 116(1). P. 96–157.
- Norén M., Jondelius U. Phylogeny of the Prolecithophora (Platyhelminthes) inferred from 18S rDNA sequences // *Cladistics.* 1999. Vol. 15(2). P. 103–112.
- Oliveira-Rogeri L., França N.F.C., Peres P.A., Mantelatto F.L. Cleaning the mud: Integrative approach clarifies the taxonomy of mud crabs of the genus *Panopeus* H. Milne Edwards, 1834 (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) along the Southwestern Atlantic // *Zoologischer Anzeiger.* 2023. Vol. 307. P. 96–124.
- Petrescu I., Petrescu A.M., Popescu-Mirceni R. First record of *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) (Brachyura, Panopeidae) from the Black Sea // *Crustaceana.* 2016. Vol. 89(2). P. 141–149.
- Powers L.W. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contributions in Marine Science.* 1977. 190 p.
- Rathbun M.J. The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae, and Xanthidae // *Bulletin of the United States National Museum.* 1930. Vol. 152. 609 p.
- Ratnasingham S., Hebert P.D. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system // *PloS one.* 2013. Vol. 8(7): e66213.
- Ratnasingham S., Wei C., Chan D., Agda J., Agda J., Ballesteros-Mejia L., Ait Boutou H., El Bastami Z.M., Ma E., Manjunath R., Rea D., Ho C., Telfer A., McKeowan J., Rahulan M., Steinke C., Dorsheimer J., Milton M., Hebert P.D. BOLD v4: A Centralized Bioinformatics Platform for DNA-Based Biodiversity Data // *DNA Barcoding: Methods and Protocols.* New York, NY: Springer. 2024. P. 403–441.
- Reuschel S., Schubart C.D. Phylogeny and geographic differentiation of Atlanto-Mediterranean species of the genus *Xantho* (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) based on genetic and morphometric analyses // *Marine Biology.* 2006. Vol. 148. P. 853–866.
- Rey A., Basurko O.C., Rodriguez-Ezpeleta N. Considerations for metabarcoding-based port biological baseline surveys aimed at marine nonindigenous species monitoring and risk assessments // *Ecology and Evolution.* 2020. 10: 2452–2465. <https://doi.org/10.1002/ece3.6071>
- Roche D., Torchin M.E. Established population of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould 1841) (Crustacea: Brachyura Xanthidae) in the Panama Canal // *Aquatic Invasions.* 2007. Vol. 2. P. 155–161.
- Rodrigues M.A., Vieira R.R.R., D’Incao F. Range extension of the mud crab *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) (Decapoda, Panopeidae): a new record for the coastal south of Brazil // *Biota Neotropica.* 2014. Vol. 14. P. 1–3.
- Ryan E.P. Observations on the Life Histories and the Distribution of the Xanthidae (Mud Crabs) of Chesapeake Bay // *The American Midland Naturalist.* 1956. Vol. 56 (1). P. 138–162.
- Sarower M.G., Shahriar S.I.Md., Nakamura H., Rouf M.A., Okada S. Taxonomic confirmation of mud crab species (genus *Scylla*) in Bangladesh by nuclear and mitochondrial DNA markers // *Mitochondrial DNA Part A.* 2016. Vol. 28(6). P. 935–940.
- Sayers E.W., Cavanaugh M., Clark K., Pruitt K.D., Schoch C.L., Sherry S.T., Karsch-Mizrachi I. GenBank // *Nucleic Acids Res.* 2021. 49(D1): D92–D96. DOI:10.1093/nar/gkaa1023
- Schubart C.D., Cuesta J.A., Felder D.L. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: Larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea // *Journal of Crustacean Biology.* 2002. Vol. 22. P. 28–44.
- Schubart C.D. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: the importance of pseudogenes and primer optimization // *Crustacean.* 2009. Vol. 18. P. 47–65.
- Schubart C.D., Guerao G., Abello P. First record and evidence of an established population of the North American mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Heterotremata: Panopeidae) in the western Mediterranean // *Scientia Marina.* 2012. Vol. 76. P. 79–85.
- Schubart C.D., Neigel J.E., Felder D.L. Molecular phylogeny of mud crab (Brachyura: Panopeidae) from the northwestern Atlantic and the role of morphological stasis and convergence // *Marine Biology.* 2000. Vol. 137. P. 11–18.
- Seeley R.H. Intense natural selection caused a rapid morphological transition in a living marine snail // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1986. Vol. 83. P. 6897–6901.
- Smith S.I. Notes on new or little known species of American Cancroids Crustacea // *Proceedings of the Boston Society for Natural History.* 1869. Vol. 12. P. 274–289.
- Spivak E.D., Luppi T.A. Southern range extension of two western Atlantic intertidal mud crabs: *Panopeus meridionalis* and *Eurypanopeus depressus* (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) in Argentinian waters // *Proceedings of the Biological Society of Washington.* 2005. Vol. 118(3). P. 551–557.

- Stasolla G., Tricarico E., Vilizzi L. Risk screening of the potential invasiveness of non-native marine crustacean decapods and barnacles in the Mediterranean Sea // *Hydrobiologia*. 2021. Vol. 848(9). P. 1997–2009.
- Steinke D., Prosser S.W.J., Hebert P.D.N. DNA Barcoding of Marine Metazoans // *Marine Genomics*. 2016. Vol. 1452. P. 155–168.
- Sulkin S.D., Van Heukelem W.F., Kelly P. Behavioral basis of depth regulation in hatching and post-larval stages of the mud crab *Eurypanopeus depressus* // *Marine Ecology. Progress Series*. 1983. Vol. 11. P. 157–164.
- Tajima F. Statistical methods to test for nucleotide mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. Vol. 123. P. 585–595.
- Talavera G., Castresana J. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments // *Syst Biol*. 2007. Vol. 56(4). P. 564–577. DOI:10.1080/10635150701472164
- Thoma B.P., Guinot D., Felder D.L. Evolutionary relationships among American mud crabs (crustacean: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea) inferred from nuclear and mitochondrial markers, with comments on adult morphology // *Zoology Journal of the Linnean Society*. 2014. Vol. 170. P. 86–109.
- Thoma B.P., Guinot D., Schubart C.D., Felder D.L. Molecular phylogeny of the western Atlantic representatives of the genus *Hexapanopeus* (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) // *Crustacean Issues*. 2009. Vol. 18. P. 551–565.
- Tolley S.G., Hurley A., Miner R. Influence of freshwater inflow on reproductive capacity of the mud crab *Eurypanopeus depressus* inhabiting oyster reefs. *Journal of Crustacean Biology*. 2013. Vol. 33. P. 36–41.
- Van Horn J., Tolley S.G. Acute response of the estuarine crab *Eurypanopeus depressus* to salinity and desiccation stress // *Journal of Crustacean Biology*. 2009. Vol. 29. P. 556–561.
- Van Horn J., Tolley S.G. Patterns of distribution along a salinity gradient in the flatback mud crab *Eurypanopeus depressus* // *Gulf Mex. Sci*. 2008. Vol. 1. P. 57–63.
- Viard F., David P., Darling J.A. Marine invasions enter the genomic era: Three lessons from the past, and the way forward // *Current Zoology*. 2016. Vol. 62(6). P. 629–642. <https://doi.org/10.1093/cz/zow053>
- von Cräutlein M., Korpelainen H., Pietiläinen M. et al. DNA barcoding: a tool for improved taxon identification and management of species diversity // *Biodiversity and Conservation*. 2011. Vol. 20(2). P. 373–389.
- Williams A.B. Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas // *Fishery Bulletin*. 1965. Vol. 65. P. 1–298.
- Williams A.B. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 1984. 550 pp.

NEW SPECIES OF THE MUD CRAB *EURYPANOPEUS DEPRESSUS* (SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) IN THE SEA OF AZOV

©2026 Afanasieva M.S.^{a,*}, Simakova U.V.^{a,**}, Timofeyev V.A.^{b,***}

^a Shirshov Institute of Oceanology of the RAS

^b Federal Research Center “Kovalevsky Institute for Biology of the South Seas of the RAS”

e-mail: *ananeva_marya@mail.ru; **yankazeisig@gmail.com; ***vatimofeev@ibss-ras.ru

The presence of *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) was recorded for the first time in the Sea of Azov during a taxonomic revision of mud crab specimens (fam. *Panopeidae*) collected between 2022 and 2024. Previously, this species was known only from the Atlantic coasts of America and the western Black Sea. DNA sequences of two nuclear (18S, H3) and two mitochondrial (COI, 16S) gene regions were obtained from the collected individuals, enabling the assessment of genetic diversity and the calculation of genetic distances. The study presents data on the distribution and morphological variability of specimens from the Sea of Azov, along with a detailed description of their preferred habitats. Diagnostic morphological characteristics are provided to facilitate identification of all non-native mud crab species in the Azov–Black Sea region. The presumed pathways of introduction and subsequent dispersal of the species are discussed, as well as its potential ecological role and significance in the Sea of Azov.

Key words: biological invasions, *Eurypanopeus depressus*, Crimea, Sea of Azov, morphology, genetic analysis.

КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ ИНВАЗИОННОЙ ФЛОРЫ РОССИИ

©2025 Виноградова Ю.К.*, Сенатор С.А.**

Главный ботанический сад им Н.В. Цицина РАН

e-mail: *gbsad@mail.ru; **stsenator@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.12.2025. После доработки 20.02.2026. Принята к публикации 23.02.2026.

В статье представлены результаты анализа инвазионной флоры России, основанного на материалах, содержащихся в базе данных «ИРИС: Изучение растительных инвазий страны». Проанализированы таксономическая, биоморфологическая и хорологическая структура инвазионной флоры, время пребывания наиболее агрессивных видов в регионах произрастания. Инвазионные виды (586 видов из 351 рода и 87 семейств) рассматриваются как группа чужеродных натурализующихся неофитов: археофиты и эфемерофиты в данную категорию не входят так же, как и аборигенные виды, наносящие социо-эколого-экономический ущерб. Для инвазионной флоры характерно преобладание непреднамеренно интродуцированных североамериканских видов, расселяющиеся из ранее сформировавшихся в Европе вторичных ареалов. Ведущими по числу видов семействами являются Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae, Brassicaceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Lamiaceae, Boraginaceae, Plantaginaceae. В спектре жизненных форм лидируют малолетние травянистые растения (42%), доля многолетних травянистых растений ниже (34%), в меньшей степени представлены древесные растения (24%). В хорологическом спектре лидирующее положение занимают широкоареальные виды с евразийским (32%), американским (19%) и азиатским (15%) типами естественных ареалов. Описаны особенности распределения спектров таксономического и жизненных форм инвазионных видов по федеральным округам. Видов с голарктическим типом ареала, а также видов-гемикосмополитов относительно немного, что не подтверждает существующую гипотезу о более успешной инвазии видов с обширными первичными ареалами. Наиболее давними инвазионными видами для России являются *Erigeron canadensis* и *Acer negundo*, первые сборы которых сделаны в 1781 г. Длительность произрастания инвазионных видов в регионах варьирует в широких пределах от 2 до 220 лет. Отмечена тенденция сокращения длительности произрастания инвазионных видов при их последующем расселении по территории страны. Предложен новый показатель «индекс инвазионности территории», отражающий степень негативного влияния чужеродных инвазионных видов. Выявлено, что наибольшему воздействию подвергаются Центральный и Приволжский федеральные округа, наименьшему – Северо-Кавказский федеральный округ. Статья освещает современное состояние в области инвазий растений в России, указывает на пробелы в исследованиях и намечает пути дальнейших исследований по документированию инвазий чужеродных растений.

Ключевые слова: инвазионные виды; Чёрная книга флоры; флористический анализ.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-33-55

Российская Федерация – крупнейшее по площади государство мира, занимающее более 17 млн км² и расположенное в Северной Евразии. Территория страны имеет протяжённость более 4 000 км с севера на юг (между 81°51' и 41°11' с.ш.) и около 10 000 км с запада на восток (между 19°38' в.д. и 169°0' з.д.). Большая часть территории России (75,6%) находится в Северной Азии, меньшая (24,4%) – в Восточной Европе. Масштабы страны и труднодоступность ряда регионов существенно влияют на степень изученности её флоры, особенно в отношении чужеродных и инвазионных видов. В отличие от

большинства европейских государств, где флористические исследования обладают высокой региональной детализацией, в России наблюдается значительная неравномерность охвата: подробные сводки по флоре имеются далеко не для всех субъектов Федерации, что обусловлено разнообразием природных условий и сложностью организации полевых исследований.

Недавняя инвентаризация инвазионных видов растений Российской Федерации охватила 65 административных субъектов, что составляет около 81% территории страны (Сенатор, Виноградова, 2023). Несмотря на

неполноту данных, можно констатировать, что в последние годы инвазионная биология в России развивается интенсивными темпами, охватывая широкий спектр направлений – от биологии, экологии и систематики до микроэволюционных процессов, а также анализа путей расселения и особенностей распространения инвазионных видов (Vinogradova et al., 2021; Майоров, Виноградова, 2024).

По данным на 2023 г., список инвазионной флоры России включал 584 вида (Сенатор, Виноградова, 2023). В последующем этот перечень был уточнён и дополнен благодаря ряду региональных исследований, включая Чёрную книгу флоры Самарской области (Васюков и др., 2023) и публикации по флоре Республики Башкортостан, Челябинской, Оренбургской и Ростовской областей (Merker et al., 2023; Шмараева и др., 2024; Абрамова, Голованов, 2024). В результате уточнений были зафиксированы изменения инвазионного статуса некоторых видов. Так, статус *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. в Челябинской области и *Rhaponticum repens* (L.) Hidalgo в Оренбургской области был повышен с 3 до 1. В Республике Башкортостан аналогичное повышение статуса произошло для *Solidago canadensis* L. (с 2 до 1) и *Heracleum sosnowskyi* Manden. (с 4 до 1) (Абрамова, Голованов, 2024).

Современные данные по флоре Ростовской области позволили дополнить перечень инвазионных видов двумя сбежавшими из культуры растениями – *Caragana halodendron* (Pall.) Dum.Cours. и *Celtis occidentalis* L. (Шмараева и др., 2024). Кроме того, было принято решение отойти от номенклатурных объёмов, предложенных в онлайн-ресурсе Plants of the World Online (POWO), и рассматривать *Oenothera rubricaulis* Kleb. и *Oe. biennis* L. как самостоятельные виды, что соответствует принятой практике в отечественных флористических работах. Из списка инвазионных видов России был исключён *Mutarda arvensis* (L.) D.A.German [*Sinapis arvensis* L.] как вид с низкой инвазионной активностью. В результате проведённых уточнений инвазионная флора России к настоящему времени насчитывает 586 видов.

Сравнение этого показателя с данными по другим регионам мира позволяет оценить

масштабы проблемы. Так, в Китае в настоящее время известно 403 инвазионных вида, относящихся к 226 родам и 69 семействам (Hao, Ma, 2022), в штате Калифорния – крупнейшем в мире регионе по числу чужеродных сосудистых растений (1753 вида) – зарегистрировано 209 инвазионных видов (Rušek et al., 2017). В Восточной Европе натурализовавшиеся растения составляют крупнейшую группу среди чужеродных организмов, их разнообразие оценивается в 1950–2400 видов (Seebens et al., 2023). Согласно прогнозам, общее количество чужеродных видов, включая инвазионные, будет продолжать увеличиваться: к 2050 г. ожидается рост на 24% в Европе и до 41% в зоне умеренного пояса Азии (Seebens et al., 2020).

Таким образом, масштаб и динамика распространения инвазионных растений в России требуют системного анализа и актуализации данных, основанных на единых методологических подходах. Целью настоящего исследования является комплексное рассмотрение инвазионной флоры России как динамично развивающегося биогеографического явления. Представленные результаты могут служить методологической основой для последующих исследований инвазионных растений, а также способствовать объективной оценке их роли в трансформации и функционировании природных и антропогенно изменённых экосистем.

Материалы и методы

Территория исследований. Анализ данных осуществлён на материалах, собранных в 67 административно-территориальных субъектах, расположенных в 8 федеральных округах. В анализ не включены материалы по причине их отсутствия из 17 административных субъектов: Республики Коми, Архангельской (включая Ненецкий автономный округ), Ленинградской и Новгородской областей (Северо-Западный округ), республик Калмыкия (Южный округ), Дагестан, Ингушетия, Карачаево-Черкесской и Ставропольского края (Северо-Кавказский округ), республик Марий Эл и Чувашской, Кировской области, Пермского края (Приволжский округ), Курганской области, Ханты-Мансийского авто-

номного округа – Югра и Ямало-Ненецкого автономного округа (Уральский округ).

Источники для составления списка инвазионных видов растений. Для составления списка инвазионных растений, произрастающих на территории Российской Федерации, привлечены литературные и онлайн-источники, включающие региональные списки чужеродных инвазионных видов (Сенатор, Виноградова, 2023). Полученные сведения обобщены в базу данных «ИРИС: изучение растительных инвазий страны» (Свидетельство о регистрации..., 2023), которую планируется разместить в открытом доступе на сайте Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (<https://gbsad.ru/nashi-proekty>).

Таксономия и номенклатура. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов приведены преимущественно согласно базе данных Plants of the World Online (POWO..., 2025). Распределение видов по семействам приводится согласно классификации IV филогенетической группы покрытосеменных (Angiosperm Phylogeny Group..., 2016). Таксономически близкие виды, идентификация которых сопряжена с определёнными трудностями (например, *Reynoutria* × *bohemica*, *R. japonica*, *Elymus trachycaulus*, *E. novae-angliae*, *Helianthus tuberosus* s.l., виды родов *Symphyotrichum* и др.), включены в список в их широком понимании. Это связано с тем, что борьба с такими видами должна входить в государственную политику в сфере охраны окружающей среды, а методы борьбы с этими близкородственными видами идентичны вне зависимости от их морфологии.

Категории инвазионного статуса. Категории инвазионного статуса соответствуют таковым, приведённым в работах D.M. Richardson и P. Rušek с соавт. (2000), А.А. Нотова с соавт. (2010), в которых распределение видов производится согласно оценке их уровня агрессивности и особенностям распространения. В зависимости от степени выраженности основных характеристик виды объединены в группы с разной категорией статусов:

Статус 1 – виды, которые активно внедряются в естественные и полуестественные (природно-антропогенные) сообщества,

изменяют облик экосистем, нарушают сукцессионные связи, выступают в качестве видов-эдификаторов и доминантов, образуя значительные по площади одновидовые заросли, вытесняют и (или) препятствуют возобновлению видов природной флоры.

Статус 2 – чужеродные виды, активно расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных полуестественных и естественных местообитаниях.

Статус 3 – чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в антропогенных местообитаниях.

Статус 4 – потенциально инвазионные виды, способные к возобновлению в местах формирования первоначальной спонтанной популяции и проявившие себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов.

При анализе данных сохранены категории инвазионного статуса, принятые в анализируемых источниках. В случае, когда на территории административного субъекта инвазионный вид имел разные категории инвазионного статуса, для анализа принималась более высокая категория. Например, на севере Хабаровского края *Phleum pratense* L. встречается редко и не относится к инвазионным видам, тогда как в центральных и южных районах имеет статус 3. Там же *Festuca pratensis* Huds. встречается на залежах, у дорог, в населённых пунктах, на различных вторичных и нарушенных местообитаниях, т.е. является видом со статусом 3, но в окрестностях некоторых приамурских сел образует по сухим склонам сплошные заросли и имеет статус 2 (Виноградова et al., 2021). Следовательно, этот вид для Хабаровского края имеет статус 2.

Анализ данных. Анализ таксономической структуры флоры проведён согласно подходам А.И. Толмачева (1986). Биоморфологическая структура проанализирована по упрощённой классификации жизненных форм, объединённой со стратегией расселения, в которой многолетние травы подразделяются на способные к вегетативному размножению и неспособные к вегетативному размножению и расселяющиеся семенным способом (Виноградова, 2019). Ботанико-географический анализ проведён с использованием хорионо-

мического подхода (Юрцев, Камелин, 1987). При выделении географических элементов (геоэлементов) использована схема ботанико-географического районирования земного шара, разработанная А.Л. Тахтаджяном (1978) и Р.В. Камелиным (2018), с детализацией Голарктического царства, предложенной А.И. Толмачевым (1974). Под геоэлементами понимаются совокупности видов флоры, общие по признакам ареала (Камелин, 2018). При отнесении видов к географическим элементам и хорологическим группам учитывались исключительно естественные границы их распространения, без включения вторичных ареалов. Для соответствия установленным категориям географического происхождения использовались актуальные данные POWO (2025) о распределении ареалов.

Даты первого обнаружения видов (табл. 5) приводятся согласно данным гербарных образцов, хранящихся в Цифровом гербарии МГУ (Серегин, 2025) и гербарии Музея Института экологии растений и животных УрО РАН (<https://herbarium.ipae.uran.ru/index.php>), а также проанализированных источников (в случае, если дата на гербарном образце была более поздней). Длительность произрастания инвазионных видов рассчитывалась с даты первого известного гербарного сбора вида по настоящее время.

Для восьми федеральных округов рассчитан индекс инвазионности территории (InI) – показатель, который отражает степень негативного воздействия чужеродных инвазионных видов. Индекс рассчитывается по формуле:

$$InI = \frac{\sum A1_{n1}; A1_{n2} \dots + \sum A2_{n1}; A2_{n2} \dots + \sum A3_{n1}; A3_{n2} \dots + \sum A4_{n1}; A4_{n2} \dots}{A}$$

где $A1_n$ – сумма видов, имеющих инвазионный статус 1 в субъекте федерального округа; $A2$ – инвазионный статус 2; $A3$ – инвазионный статус 3; $A4$ – инвазионный статус 4; A – общее число инвазионных видов в федеральном округе.

Чем ближе значение индекса к 1, тем число видов, которые активно внедряются в естественные и полуестественные (природно-антропогенные) сообщества и изменяют облик экосистем, больше.

Результаты

Видовое богатство и таксономическое разнообразие. В настоящее время на территории Российской Федерации выявлено 586 инвазионных видов растений. Проведённое исследование позволило сделать вывод, что их распределение по федеральным округам неравномерно. В Северо-Кавказском округе отмечено 66 видов, в Сибирском – 116 видов, в Уральском – 134, в Дальневосточном – 142, в Приволжском – 225, в Центральном – 228, в Северо-Западном – 229. Больше всего инвазионных видов растений отмечено в Южном федеральном округе (270), что объясняется его благоприятными климатическими условиями, а также проводимыми здесь в XIX–XXI вв. масштабными работами по интродукции хозяйственно-ценных видов, в том числе и декоративных. При этом 38 инвазионных видов характерны только для Северо-Западного федерального округа, 24 – для Центрального, 23 – для Приволжского, 18 – для Уральского, 119 – для Южного, 3 – для Северо-Кавказского, 13 – для Сибирского, 35 – только для Дальневосточного.

С точки зрения характера и масштабов преобразования экосистем, а также причинённого экономического ущерба интерес представляют данные о числе видов 1-й категории статуса. Больше всего их отмечено в Центральном федеральном округе – 52. В Приволжском округе зарегистрировано 43 вида со статусом 1, в Северо-Западном – 32, в Южном – 27, в Дальневосточном – 22, в Сибирском – 9, в Северо-Кавказском – 5, в Уральском – 5.

Среди наиболее распространённых инвазионных видов (по числу административных субъектов, в которых они зарегистрированы, табл. 1) преобладают виды, попавшие в Российскую Федерацию не напрямую из первичного ареала, а путём расширения своего вторичного ареала, сформировавшегося ранее в Западной Европе. Только *Matricaria discoidea* и *Acer negundo* появились непосредственно из первичного ареала. *Matricaria discoidea* впервые зафиксирована на Беринговых островах, Чукотке и Камчатке в селениях или у реки вокруг мест, где «пластают рыбу» [Комаров,

Таблица 1. Наиболее распространённые инвазионные виды России

Вид	Семейство	Жизненная форма	Естественный ареал	Число административных субъектов РФ
<i>Acer negundo</i> L.	Sapindaceae	Дерево	Северная Америка	60
<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & A.Gray	Cucurbitaceae	Однолетник	Северная Америка	58
<i>Erigeron canadensis</i> L.	Asteraceae	Однолетник	Северная Америка	54
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Amaranthaceae	Однолетник	Северная Америка	53
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Balsaminaceae	Однолетник	Азия	53
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Asteraceae	Многолетник вегетативно-подвижный	Северная Америка	52
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrad.	Brassicaceae	Однолетник	Северная Америка	50
<i>Matricaria discoidea</i> DC.	Asteraceae	Однолетник	Северная Америка	49
<i>Solidago canadensis</i> L.	Asteraceae	Многолетник вегетативно-неподвижный	Северная Америка	49
<i>Hordeum jubatum</i> L.	Poaceae	Однолетник	Северная Америка	49

Таблица 2. Семейственный спектр инвазионной фракции флоры России

Семейства	Число видов	Число родов	Семейства	Число видов	Число родов
Asteraceae	88	44	Pinaceae	6	3
Poaceae	64	41	Sapindaceae	6	3
Fabaceae	47	28	Cactaceae	5	1
Rosaceae	40	19	Cyperaceae	5	3
Brassicaceae	34	23	Geraniaceae	5	2
Amaranthaceae	25	8	Orobanchaceae	5	3
Apiaceae	15	13	Viburnaceae	5	2
Lamiaceae	14	11	Cucurbitaceae	4	4
Boraginaceae	12	8	Grossulariaceae	4	1
Plantaginaceae	12	7	Hydrocharitaceae	4	3
Euphorbiaceae	11	2	Papaveraceae	4	2
Polygonaceae	11	8	Scrophulariaceae	4	2
Salicaceae	10	2	Berberidaceae	3	1
Caryophyllaceae	9	9	Cannabaceae	3	3
Caprifoliaceae	8	5	Crassulaceae	3	2
Malvaceae	8	5	Fagaceae	3	2
Ranunculaceae	8	6	Moraceae	3	2
Solanaceae	8	6	Ulmaceae	3	1
Oleaceae	7	4	Vitaceae	3	2
Convolvulaceae	6	4	18 двувидовых семейств	36	25
Onagraceae	6	2	29 одновидовых семейств	29	29

Таблица 3. Ведущие семейства инвазионной флоры по федеральным округам

Ранг	СЗ	Ц	П	У	Ю	СК	С	ДВ
I	As	As	As	As	Po	As	As	As
II	Br	Ro	Po	Br	As	Po	Fa	Br
III	Po	Po	Ro	Po	Fa	Fa	Ro	Fa
IV	Ro	Br	Br	Ro	Ro	Am	Po	Po
V	Fa	Fa	Am	Am	Br	Eu	Am	Ro
VI	Am	Am	Fa	Fa	Am	Ro	Br	Ap
VII	La	Oe	Oe	Bo	Eu	So	Oe	Pl
VIII	Bo	Bo	Sa	Ca	So	Br	Ap	Am
IX	Ap	Ap	Bo	Oe	Ol	Ma	Bo	Ca
X	Pol	Sa	La/ Pol	Co	Oe/ Cap/ Cac/ Pi	Mo	Ul	Co

Примечание. As – Asteraceae; Am – Amaranthaceae; Ap – Apiaceae; Bo – Boraginaceae; Br – Brassicaceae; Ca – Caryophyllaceae; Cac – Cactaceae; Cap – Caprifoliaceae; Co – Convolvulaceae; Eu – Euphorbiaceae; Fa – Fabaceae; La – Lamiaceae; Ma – Malvaceae; Mo – Moraceae; Oe – Oenotheraceae; Ol – Oleaceae; Pi – Pinaceae; Pl – Plantaginaceae; Po – Poaceae; Pol – Polygonaceae; Ro – Rosaceae; Sa – Salicaceae; So – Solanaceae; Ul – Ulmaceae. СЗ – Северо-Западный федеральный округ, Ц – Центральный, П – Приволжский, У – Уральский, Ю – Южный, СК – Северо-Кавказский, С – Сибирский, ДВ – Дальневосточный.

1930], а семена подвида *Acer negundo*, устойчивого к климату европейской части России, привёз И.Н. Каразин в 1809 г. из США и Канады [Кохно, 1970].

Таксономическое разнообразие. В целом 586 видов инвазионной флоры России принадлежат к 351 роду, входящему в 87 семейств; 40 семейств включают три и более вида, 18 семейств представлены двумя видами, а 29 – являются одновидовыми (табл. 2). В среднем одно семейство содержит 4,03 рода, а один род – 1,59 вида.

Положение ведущих семейств различается по федеральным округам (табл. 3). Во всех округах, кроме Южного, где лидирует Poaceae, первое место занимает Asteraceae. Во всех округах в первую десятку семейств входят Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Rosaceae и Amaranthaceae. Только для Сибирского округа характерно присутствие в первой десятке Ulmaceae, для Дальневосточного – Plantaginaceae, а для Северо-Кавказского – Moraceae и Malvaceae. Только для Южного округа характерно присутствие среди лидирующих семейств Oleaceae, Caprifoliaceae, Cactaceae и Pinaceae.

Биоморфологическая структура. Спектр жизненных форм инвазионной флоры России представлен 24% древесных растений, 34% многолетних травянистых растений и 42% малолетних травянистых растений. Древесные

растения включают 62 вида деревьев, 68 видов кустарников, 6 видов полукустарничков и 5 видов древесных лиан. Группа многолетних травянистых растений представлена 125 вегетативно-подвижными (корневищными/столонообразующими) и 75 вегетативно-неподвижными (стержнекорневыми) видами. Группа малолетних травянистых растений включает 9 дву-/многолетних видов, 29 двулетних видов, 19 одно-/двулетних вида и 189 однолетних видов (рис. 1).

Ранее были выявлены различия в представленности жизненных форм между Европейским, Сибирским и Дальневосточным биогеографическими районами, при этом на Дальнем Востоке преобладающими оказались многолетние травянистые растения, тогда как в европейской части России – кустарники (Vinogradova et al., 2018). Полученные в результате настоящего исследования данные позволяют детализировать спектры жизненных форм по федеральным округам. На рис. 2 видно, что по направлению от центра европейской части России к северу и к востоку доля древесных видов снижается, а по направлению к югу, наоборот, возрастает. Так, в Центральном округе доля древесных растений составляет 26%, в Северо-Западном – 18%, в Сибирском – 13%, в Дальневосточном – 5%, тогда как в Южном федеральном округе доля древесных растений достигает

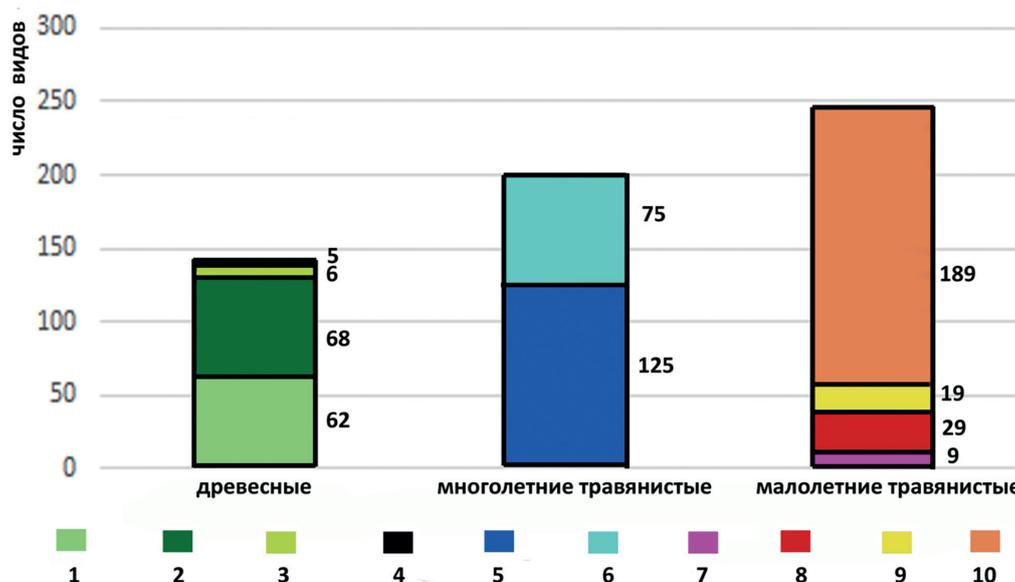


Рис. 1. Спектр жизненных форм инвазионных видов: 1 – деревья; 2 – кустарники; 3 – кустарнички/полукустарнички; 4 – лианы древесные; 5 – вегетативно-подвижные травянистые растения; 6 – вегетативно-неподвижные травянистые растения; 7 – двулетники-многолетники; 8 – двулетники; 9 – двулетники-однолетники; 10 – однолетники.

35%. Только в Южном округе в естественные ценозы внедряются древесные лианы *Wisteria sinensis* (Sims) DC., *Clematis flammula* L., *Vitis labrusca* L. И др. В остальных округах инвазионные растения этой жизненной формы не представлены.

Соотношение малолетних растений демонстрирует иную закономерность. В Центральном и Северо-Западном федеральных округах доля монокарпиков различается незначительно (36 и 34% соответственно), тогда как к югу и востоку их доля увеличивается до 40% (в Южном) и 52% (в Сибирском и Дальневосточном).

Доля многолетних травянистых растений составляет в Центральном округе 38%. По направлению к северу и востоку число видов этой жизненной формы возрастает до 48% в Северо-Западном и до 43% в Дальневосточном. Напротив, южнее их доля снижается и составляет 25% для Южного и Северо-Кавказского округов. Во всех округах группа вегетативно-подвижных многолетних травянистых растений превалирует над вегетативно-неподвижными растениями.

Таким образом, от Центрального федерального округа по направлению:

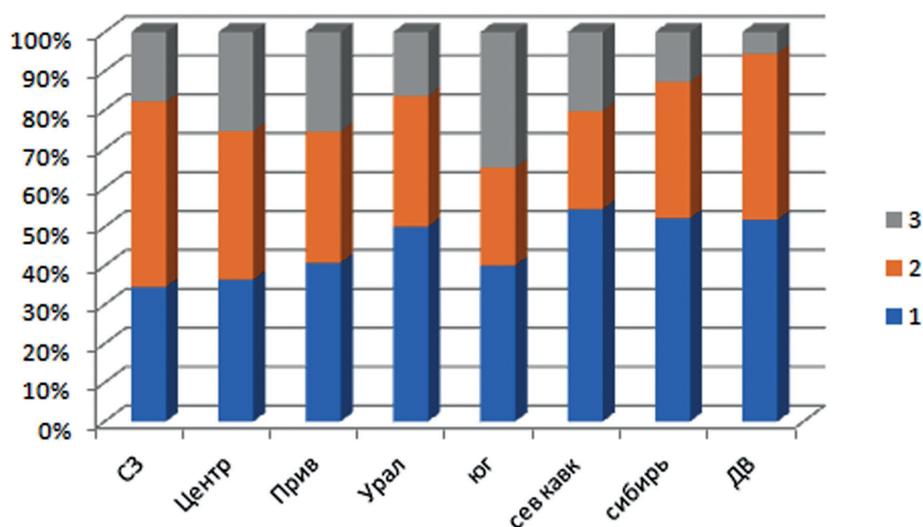


Рис. 2. Соотношение основных жизненных форм инвазионных видов по федеральным округам: 1 – одно-/двулетние травянистые растения; 2 – многолетние травянистые растения; 3 – древесные растения.

- к северу снижается доля древесных растений и возрастает доля многолетних растений, тогда как число монокарпиков не изменяется;

- к востоку снижается доля древесных растений, повышается доля монокарпиков и многолетних травянистых растений.

- к югу возрастает доля древесных растений и монокарпиков и снижается число многолетних травянистых растений.

В европейской части России древесные виды представлены в большей степени, чем в азиатской части (в пределах Сибирского и Дальневосточного округов).

Хорологические особенности. При анализе первичных ареалов видов растений, являющихся инвазионными на территории России, рассматривалась их приуроченность к тому или иному континенту, а также к конкретной флористической области. По этой причине такая группа, как «виды-космополиты», в анализе отсутствует, поскольку космополитными традиционно считаются виды по совокупности их естественного и вторичного ареала (классический пример космополитного вида – *Capsella bursa-pastoris*).

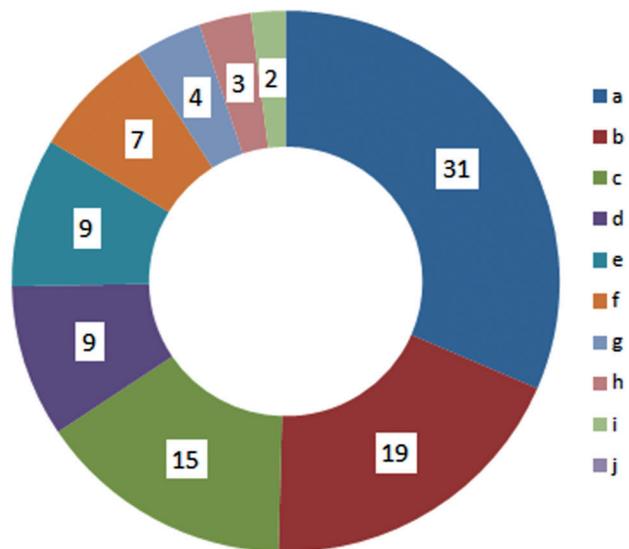


Рис. 3. Процентное соотношение инвазионных видов с различными типами первичного ареала: а – евразийские; б – американские; с – азиатские; д – африкано-евразийские; е – европейские; ф – средиземноморские; г – культигенные; h – виды-гемикосмополиты; и – голарктические; j – австралийский (один вид, 0,01%).

В результате хорологического анализа выявлено, что лидирующее положение занимают инвазионные виды с достаточно широкими ареалами – с евразийским (32%), американским (19%) и азиатским (15%) типами

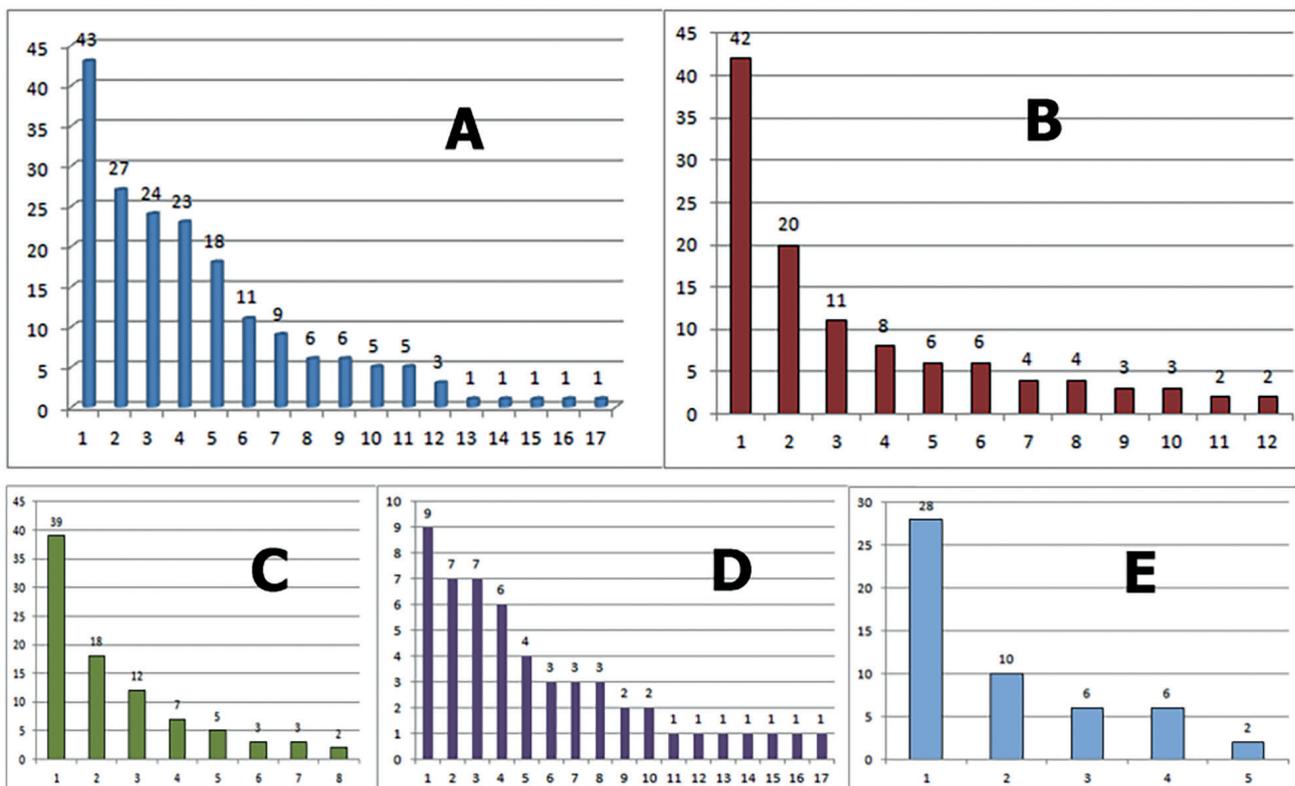


Рис. 4. Представленность наиболее многочисленных геоэлементов по типам ареалов: А – евразийские; В – американские; С – азиатские; D – африкано-евразийские; E – европейские; по вертикали – число видов; по горизонтали – число геоэлементов.

ареалов. При этом известно относительно немного видов, имеющих голарктический тип ареала, который охватывает Северную Америку и Евразию (2%), а также видов-гемикосмополитов, произрастающих не менее чем на трех материках в разных полушариях (3%) (рис. 3). Таким образом, существующая гипотеза о более успешной инвазии видов с обширным первичным ареалом [Головкин, 1988] не подтвердилась.

На рис. 4 отображена представленность наиболее многочисленных геоэлементов инвазионной флоры России.

Наибольшая по числу видов группа растений с евразийским типом ареала включает 17 геоэлементов, среди которых наиболее многочисленны европейско-центральноазиатский, евразийский, европейско-восточно-средиземноморский и среднеевропейско-центральноазиатский (табл. 4).

Среди видов с американским типом ареала наиболее представлены пансевероамериканский, восточно-североамериканский и неотропический центрально-южноамериканский геоэлементы. В группе с азиатским типом ареала лидирует восточноазиатский элемент. Наиболее разнообразна по хорологической структуре группа видов с африкано-евразийским типом первичного ареала. Следствием такого разнообразия является незначительное число видов в каждом геоэлементе. Например, самый многочисленный геоэлемент, охватывающий все пять флористических областей Голарктического царства и пять флористических областей Палеотропического царства, включает всего 9 видов. Группа видов с европейским типом ареала включает 5 геоэлементов, из которых наиболее многочисленны среднеевропейско-средиземноморский и европейско-средиземноморский. Остальные группы на геоэлементы не делили, поэтому они представлены как самостоятельные типы – средиземноморский, культигенный, гемикосмополитный, голарктический, австралийский. Примеры ареалов некоторых видов по группам геоэлементов представлены на рис. 5.

Длительность произрастания инвазионных видов. Даты первой регистрации инвазионных в настоящее время видов точно

установить не всегда возможно. В табл. 5 представлены данные о времени появления на территории федеральных округов инвазионных видов, имеющих статус 1 хотя бы в одном административном субъекте Российской Федерации.

Самыми «давними» чужеродными видами являются *Erigeron canadensis* и *Acer negundo*, гербарные образцы которых впервые были собраны на территории современного Центрального федерального округа в 1781 г. Длительность произрастания этих видов составляет более 220 лет.

Рассчитан индекс инвазионности территории (InI) для всех федеральных округов. Наименьшим значением индекса (1,6) характеризуются Центральный и Приволжский федеральные округа, наибольшим (2,3) – Северо-Кавказский федеральный округ (рис. 6).

Длительность произрастания инвазионных видов варьирует в очень широких пределах (рис. 7). Достоверной зависимости между временем первого появления вида и его современным инвазионным статусом не выявлено. К примеру, *Amorpha fruticosa* впервые собрана в Южном федеральном округе в 1879 г., а в соседнем Северо-Кавказском всего на 20 лет позднее – в 1898 г. Тем не менее в Южном округе этот вид имеет инвазионный статус 1, а в Северо-Кавказском – 4. Другой пример – *Galinsoga parviflora*, впервые зарегистрированная в Северо-Западном округе в 1820 г., где имеет инвазионный статус 2, тогда как на Дальнем Востоке она появилась на 100 лет позднее, в 1925 г., но стала видом с инвазионным статусом 1.

Просматривается тенденция сокращения длительности произрастания инвазионных видов при расширении их вторичного ареала, особенно если рассматривать не такие большие территории, как федеральные округа, а отдельные административные регионы. Так, у *Galinsoga parviflora* в Петербурге длительность произрастания составляет 180 лет, а в Средней России – 60 лет.

Обсуждение

Проводить сравнение полученных данных с другими регионами мира довольно проблематично в связи со значительной площадью

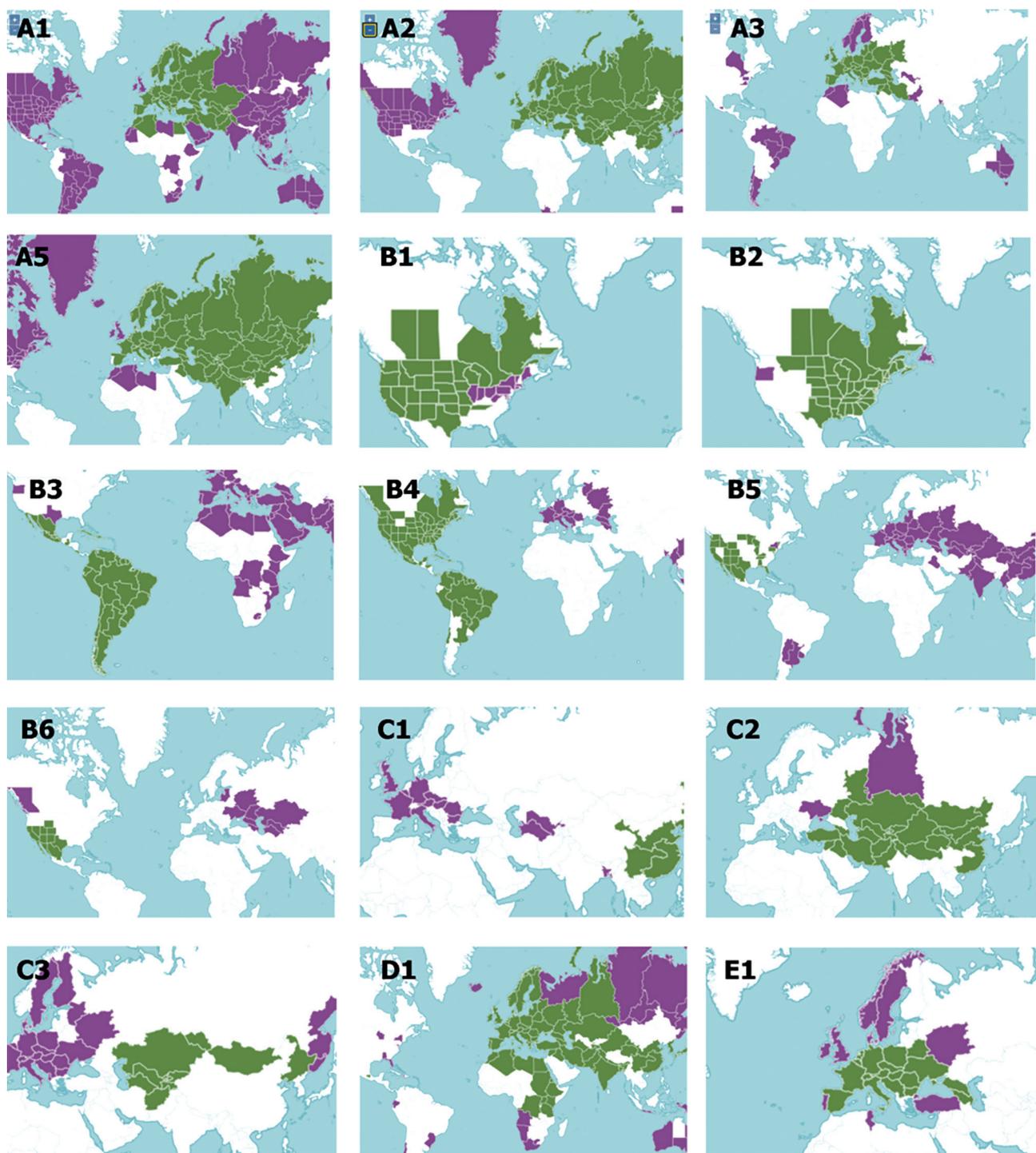


Рис. 5. Ареалы некоторых видов по группам геоэлементов. A1 – *Cichorium intybus*; A2 – *Puccinella distans*; A3 – *Sambucus nigra*; A5 – *Carum carvi*; B1 – *Ribes aureum*; B2 – *Asclepias syriaca*; B3 – *Erigeron bonariensis*; B4 – *Panicum dichotomiflorum*; B5 – *Amorpha fruticosa*; B6 – *Robinia neomexicana*; C1 – *Paulownia tomentosa*; C2 – *Sophora alopecuroides*; C3 – *Impatiens parviflora*; D1 – *Vicia hirsuta*; E1 – *Vinca minor*; зелёный цвет – естественный ареал; фиолетовый – вторичный ареал (согласно данным POWO).

территории страны. Кроме того, зачастую данные по видовому разнообразию инвазивной флоры по материкам или крупным регионам, как правило, не доступны, поэтому в большинстве крупномасштабных исследований используются сведения о численности и/или доле натурализованных чужеродных ви-

дов (т.е. образующих самоподдерживающиеся популяции) в качестве показателя уровня инвазии или инвазibility сообществ (Guo et al., 2021). Другая ситуация связана с различным пониманием термина «инвазивный вид». К примеру, в перечень инвазивных растений Австралии, в наибольшей сте-

Таблица 4. Характеристика основных геоэлементов инвазионной флоры

Геоэлемент	Число и доля видов	Флористические царства и области, которые охватывает первичный ареал
А. Евразийский тип ареала: 184 вида, 17 геоэлементов		
A1) европейско-центральноазиатский	43; 23%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская (северо-запад)
A2) евразийский	27; 15%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская (Юг)
A3) европейско-восточносредиземноморский	24; 13%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская (Восток)
A4) средневропейско-центральноазиатский	23; 12%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская
A5) паневразийский	18; 10%	Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Индостанская; Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская;
A6) европейско-средиземноморский	11; 6%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская
A7) восточноевропейско-западноазиатский	9; 5%	Голарктическое: Среднеевропейская (Восток), Средиземноморская, Центральноазиатская (Запад)
A8) восточноевропейско-азиатский	6; 3%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская (Восток), Средиземноморская, Центральноазиатская
A9) средневропейско-восточноазиатский	6; 3%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская;
A10) восточноевропейско-западноазиатский	5; 3%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская (Восток), Средиземноморская, Центральноазиатская (Запад)
A11) восточноевропейско-азиатский	5; 3%	Голарктическое: Среднеевропейская (Восток), Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская
A12) европейско-южносибирский	3; 2%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Центральноазиатская
A13)	1	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская (Восток), Средиземноморская (Восток)
A14)	1	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская (Восток), Центральноазиатская, Восточноазиатская
A15) евразийский	1	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Восточноазиатская
A16)	1	Голарктическое: Среднеевропейская (Восток), Центральноазиатская, Восточноазиатская
A17)	1	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Восточноазиатская
В. Американский тип ареала: 111 видов, 12 геоэлементов		
B1) пансевероамериканский	42; 38%	Голарктическое: Бореальная, Аппалачская, Калифорнийская
B2) восточно-североамериканский	20; 18%	Голарктическое: Бореальная, Аппалачская
B3) центрально-южноамериканский	11; 10%	Неотропическое: Карибская, Оринокая, Бразильская, Андийская, Лаплатская
B4) панамериканский	8; 7%	Голарктическое: Бореальная, Аппалачская; Неотропическое: Карибская, Оринокая, Андийская, Лаплатская

V5) центрально-североамериканский	6; 5%	Голарктическое: Аппалачская, Калифорнийская
V6) калифорнийский	6; 5%	Голарктическое: Калифорнийская
V7) восточно-центральноамериканский	4; 4%	Голарктическое: Аппалачская; Неотропическое: Карибская, Оринокская
V8) западно-североамериканский	4; 4%	Голарктическое: Бореальная, Калифорнийская
V9) бореально-североамериканский	3; 3%	Голарктическое: Бореальная
V10) центральноамериканский	3; 3%	Голарктическое: Калифорнийская; Неотропическое: Карибская, Оринокская, Бразильская, Андийская, Лаплатская
V11) аппалачский	2; 2%	Голарктическое: Аппалачская
V12) панамериканский	2; 2%	Голарктическое: Бореальная, Калифорнийская; Неотропическое: Карибская, Оринокская, Амазонская, Бразильская, Андийская, Лаплатская
<i>С. Азиатский тип ареала: 89 видов, 8 геоэлементов</i>		
C1) восточноазиатский	39; 44%	Голарктическое: Восточноазиатская
C2) средиземноморско-центрально-восточноазиатский	18; 20%	Голарктическое: Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская
C3) восточносредиземноморско-центральноазиатский	12; 13%	Голарктическое: Средиземноморская (Восток), Центральноазиатская
C4) сибирско-восточноазиатский	7; 8%	Голарктическое: Бореальная (Сибирь), Восточноазиатская
C5) юго-восточноазиатский	5; 6%	Голарктическое: Восточноазиатская; Палеотропическое: Индостанская, Индокитайская;
C6) центрально-восточноазиатский	3; 3%	Голарктическое: Центральноазиатская, Восточноазиатская
C7) палеотропический	3; 3%	Палеотропическое: Индостанская, Индокитайская
C8) центральноазиатский (ирано-туранский)	2; 2%	Голарктическое: Центральноазиатская (север)
<i>D. Африкано-евразийский тип ареала: 53 вида, 17 геоэлементов</i>		
D1) панафрикано-паназиатский	9; 17%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская; Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская, Капская, Индостанская
	7; 13%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская; Палеотропическое (аридное): Судано-Замбезийская
	7; 13%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская; Палеотропическое: Судано-Замбезийская, Индостанская
	6; 11%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральноазиатская, Восточноазиатская; Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская, Капская, Мадагаскарская, Индостанская, Индокитайская, Папуасская
	4; 7%	Голарктическое: Средиземноморская; Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская, Гвинее-Конголезская, Капская, Мадагаскарская

	3; 6%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральнаяазиатская, Палеотропическое: Судано-Замбезийская, Индостанская
	3; 6%	Голарктическое: Восточноазиатская; Палеотропическое: Судано-Замбезийская, Папуасская;
	3; 6%	Голарктическое: Средиземноморская; Палеотропическое (аридное): Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская
	2; 4%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральнаяазиатская, Восточноазиатская; Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская, Индостанская
	2; 4%	Голарктическое: Средиземноморская, Центральнаяазиатская, Восточноазиатская; Палеотропическое: Судано-Замбезийская, Мадагаскарская, Индостанская, Индокитайская
	1; 2%	Голарктическое: Средиземноморская, Центральнаяазиатская; Палеотропическое (аридное): Сахаро-Синдская
	1; 2%	Голарктическое: Средиземноморская, Центральнаяазиатская; Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская, Индостанская
	1; 2%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Восточноазиатская; Палеотропическое (аридное): Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская
	1; 2%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральнаяазиатская, Восточноазиатская; Палеотропическое (аридное): Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская
	1; 2%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская, Центральнаяазиатская; Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Капская
	1; 2%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская; Палеотропическое: Судано-Замбезийская, Индостанская
	1; 2%	Палеотропическое: Сахаро-Синдская, Судано-Замбезийская, Гвинее-Конголезская, Индостанская
Е. Европейский тип ареала: 52 вида, 5 геоэлемента		
Е1) среднеевропейско-средиземноморский	28; 54%	Голарктическое: Среднеевропейская, Средиземноморская
Е2) европейско-средиземноморский	10; 19%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская, Средиземноморская
Е3) среднеевропейский	6; 12%	Голарктическое: Среднеевропейская
Е4) кавказский	6; 12%	Голарктическое: Среднеевропейская (Кавказ)
Е5) европейский	2; 3%	Голарктическое: Бореальная, Среднеевропейская

Таблица 5. Современный инвазионный статус и время появления инвазионных видов в федеральных округах

Вид	СЗ	Ц	П	У	Ю	СК	С	ДВ
<i>Elodea canadensis</i>	1/1881	1/1885	1/1896	1/1892	1/1927	1/?	1/1946	1/2009
<i>Acer negundo</i>	1/1796	1/1781	1/1908	1/1897	1/1814	2/1920	1/1896	1/1982
<i>Echinocystis lobata</i>	1/1974	1/1963	1/1973	1/1973	1/1978	2/1972	1/1965	1/1925
<i>Solidago canadensis</i>	2/1995	1/1863	1/1969	1/2005	1/1865	3/?	1/1996	1/1950
<i>Bidens frondosa</i>	2/1972	1/1975	1/1973	1/2011	1/1993	4/2006	1/2016	1/1933
<i>Erigeron canadensis</i>	1/1824	1/1781	1/1832	1/1883	1/1848	1/1843	2/1882	2/1902
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	1/1970	1/1948	1/1980	1/1982	3/?		1/1960	1/1985
<i>Lupinus polyphyllus</i>	1/1958	1/1914	1/1982	1/2005	4/?		1/1941	1/1959
<i>Impatiens glandulifera</i>	1/1895	1/1914	1/1985	1/2005	3/2004	2/1979	2/1973	1/1922
<i>Erigeron annuus</i>	1/1970	1/1902	1/1969		2/1937	1/1961		1/1944
<i>Impatiens parviflora</i>	1/1903	1/1884	1/1969	1/1989	4/2013	2/1980	2/1981	2/1964
<i>Solidago gigantea</i>	1/2000	1/1982	1/1989	2/?	3/2008		3/2018	1/1945
<i>Amelanchier spicata</i>	1/1874	1/1890	1/1905	1/1988	3/?		2/1900	
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	4/1994	3/1974	3/1953	2/1987	1/1962	1/1918	4/1992	1/1963
<i>Oenothera biennis</i>	1/1898	1/1826	2/1874	3/1977	1/1901	4/1877	2/1965	2/1921
<i>Helianthus tuberosus</i>	1/1995	1/1973	2/1953	3/2009	1/2005	3/2010	3/1992	2/1829
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1/1846	1/1824	1/1838– 1844	2/1930	2/1823	2/1829	2/1870	3/1888
<i>Hordeum jubatum</i>	2/1979	2/1914	1/1934	2/1907	3/1853		1/1905	1/1835
<i>Hippophae rhamnoides</i>	2/1995	1/1885	2/1973	1/1872	4/?		2	1/1890
<i>Epilobium adenocaulon</i>	1/1900	1/1909	1/1922	2/2009	3/1999		2/1948	3/2012
<i>Robinia pseudoacacia</i>	1/2002	2/1887	1/2001		1/1888	2/1924		3/1926
<i>Galega orientalis</i>	2/2004	1/1981	1/1993	1/2009	4/?		3/2015	
<i>Reynoutria × bohemica</i>	1/2000	1/1924	1/?	3/?	4/2004	3/2006		
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> [incl. <i>P. inserta</i>]		1/1885	1/1908		1/1888	2/2006		2/1987
<i>Zizania aquatica</i>	1/1984	1/1953	3/1959		3/?		1/?	
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	3/2004	1/1862	1/1908	3/1937	1/2012			
<i>Elaeagnus angustifolia</i>		2/2005	1/1953		1/1888		1/1926	
<i>Sambucus racemosa</i>	1/1880	1/1863	1/1847– 1851		2/1878			
<i>Cuscuta campestris</i>	4/1927	2/1939	2/1984	3/?	1/1934	3/1948	3/?	1/1909
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	4/1969	1/1928	1/1932	2/1939	3/1978	3/2006	2/1993	2/1931
<i>Xanthium orientale</i> [<i>X. albinum</i>]	4/1900	1/1942	1/1922		2/1954	2/2006	2/1915	2/1988
<i>Juncus tenuis</i>	1/1994	1/1922	2/1977		2/1904	2/?	2/1983	2/1910
<i>Epilobium pseudorubescens</i>	1/1950	1/1946	2/1974	2/2004	4		2/1969	4/1988
<i>Aronia mitschurinii</i>	2/2003	1/2015	1/1985	3/1986	4	4		
<i>Amorpha fruticosa</i>		1/1923	2/1948		1/1879	4/1898		2/1977
<i>Ulmus pumila</i>	4/2008	1/1962	1/1962	2/2009	2/1948		2/1955	
<i>Malus domestica</i>	3/1817	1/1865	1/1768– 1769	3/1937	2/1836			
<i>Aquilegia vulgaris</i>	1/1866	2/1861	1/1885	2/1942	3/1878			
<i>Cotoneaster lucidus</i>	1/1998	2/1977	1/1902	2/1947	4			
<i>Arrhenatherum elatius</i>	3/1898	1/1880	1/1834	3/1928	4/1881			
<i>Malus baccata</i>		3/1976	1/1925	1/1964			2/1889	

<i>Acorus calamus</i>	1/1889	1/1810	2/1917		2/?			
<i>Ambrosia psilostachya</i>			1/1965		1/1981	4/1949		
<i>Zizania latifolia</i>	2/?	1/1986			1			
<i>Salix euxina</i> [<i>S. fragilis</i>]	2/?	1/?	1/1885					
<i>Phragmites altissimus</i>	3/2000	1/1990	1/2003					
<i>Ailanthus altissima</i>					1/1889	1/1902		
<i>Sambucus nigra</i>	1/1995	1/1985						
<i>Galinsoga parviflora</i>	2/1820	2/1951	2/1945	3/1984	3/1979	2/1897	3/2003	1/1925
<i>Matricaria discoidea</i>	1/1840	2/1870	2/1851	2/1915	3/1982	2/1924	2/1889	2/1831
<i>Symphytum caucasicum</i>	3/2010	2/1956	3/1993	3/2022	4/1981		4/2012	1/2001
<i>Echinochloa crus-galli</i>	2/1823	2/1858	2/1823	3/1888	1/1817		2/1909	3/1885
<i>Rosa rugosa</i>	1/1912	3/1946	2/1997	3/2002	4/?		3/2002	
<i>Bunias orientalis</i>	3/1880	2/1816	2/1768– 1769	1/1889			2/1979	2/1959
<i>Calystegia inflata</i>	2/1979	2/1926	1/1997	2/?			2/?	3/1926
<i>Lolium perenne</i>	2/1866	2/1866	1/1894		4/1888		4/1936	4/1966
<i>Oxalis stricta</i>	1/?	2/1870	2/2000	3/2018	2/1966	3/?		2/?
<i>Pastinaca sativa</i> [<i>P. sylvestris</i>]	2/1880	2/1862	2/1823				2/1922	1/1966
<i>Oxalis corniculata</i>		3/1894	3/1991	3/?	3/1905			1/1925
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	3/2022	1/1857	3/1920	3/1903			2/1889	
<i>Ambrosia trifida</i>	4/1999	3/1977	1/1950		3/1971	2/?		
<i>Lonicera tatarica</i>	3/1880	1/1825	2/1883	3/1928	2/1903			
<i>Caragana arborescens</i>	3/1880	1/1863	2/1885	2/1937	3/1884			
<i>Reynoutria sachalinensis</i>	3/2003	3/1971	1/1986	3/?	4/?			
<i>Symphytotrichum</i> × <i>salignum</i>	2/1990	1/1892	2/1986	3/2009	4/?			
<i>Veronica filiformis</i>	2/2001	3/1973	1/2000				4/?	
<i>Festuca trachyphylla</i>	2/2004	1/1882	3/1927		2/1982			
<i>Prunus cerasus</i>	3/2006	1/1848	3/1847– 1851		4/1837			
<i>Dianthus barbatus</i>	4/1912	2/1861	1/1896	2/2009				
<i>Lactuca tatarica</i>	1/1930	3/1919	2/1847– 1851	2/1839				
<i>Cornus sericea</i>	2/?	4/1840	1/1902	3/?				
<i>Sonchus oleraceus</i>				2/1891			3/1886	1/1860
<i>Cynodon dactylon</i>		4/1954	4/2007		1/1817			
<i>Lonicera caprifolium</i>		3/1987	1/1926		3/1835			
<i>Prunus maackii</i>		4/1942	1/?	3/2009				
<i>Cornus alba</i>	2/1893	1/1902	2/1924					
<i>Festuca arundinacea</i>	2/1898	1/1880	2/1991					
<i>Crataegus monogyna</i>	3/2000	1/1865	3/1901					
<i>Senecio vernalis</i>	1/1887	2/1858	3/1883					
<i>Glechoma hederacea</i>	4/1860							1/1898
<i>Sorghum halepense</i>					3/1900	1/1962		
<i>Cotinus coggygria</i>			3/? 1991		1/1889			
<i>Amelanchier alnifolia</i>		4/1899	1/2007					

<i>Prunus pensylvanica</i>	2/2001		1/1997				
<i>Viburnum lantana</i>		1/1917	3/2008				
<i>Symphotrichum lanceolatum</i>	1/1994	1/1994	4/1986				
<i>Trisetum flavescens</i>	3/1989	1/1865					
<i>Poa supina</i>	3/1973	1/1891					
<i>Petasites hybridus</i>	1/1891	3/1807					
<i>Cirsium arvense</i>							1/1904
<i>Humulus lupulus</i>							1/1891
<i>Bupleurum fruticosum</i>					1/1907		
<i>Erysimum ×cheiri</i>					1/?		
<i>Fraxinus ornus</i>					1/1962		
<i>Jacobaea maritima</i>					1/1931		
<i>Leersia oryzoides</i>					1/1919		
<i>Opuntia engelmannii subsp. lindheimeri</i>					1/?		
<i>Opuntia fragilis</i>					1/?		
<i>Opuntia humifusa</i>					1/?		
<i>Pueraria montana var. lobata</i>					1/1949		
<i>Rhamnus alaternus</i>					1/1907		
<i>Sporobolus cryptandrus</i>					1/1988		
<i>Artemisia dubia</i>				1/2014			
<i>Salix viminalis</i>			1/1883				
<i>Prunus domestica</i>		1/1866					
<i>Hydrilla verticillata</i>	1/2006						

Примечание: в числителе – наивысший инвазионный статус вида в регионе, в знаменателе – год первой фиксации вида; ? – точная дата первой находки неизвестна.

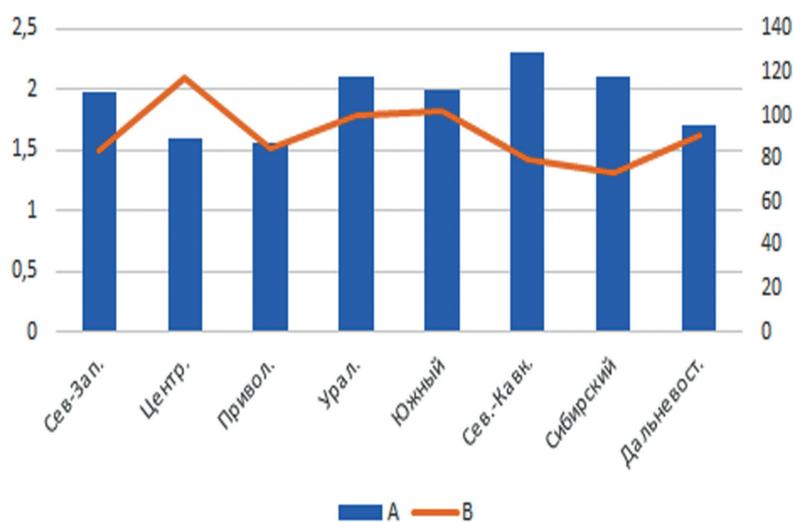


Рис. 6. Индекс инвазионности территории федеральных округов и длительность произрастания инвазионных видов: А – значение индекса инвазионности; В – средняя длительность произрастания инвазионных видов, имеющих статус 1.

пени оказывающих воздействие на местные таксоны, включены 207 видов, среди которых только 187 чужеродных видов, тогда как 20 – аборигенные виды (Kearney et al., 2019). Всё это затрудняет сравнение инвазионных

фракций флор. В то же время отмечается, что число выявленных чужеродных видов тесно коррелирует с числом аборигенных видов, а также с числом инвазионных видов (Seebens et al., 2023).

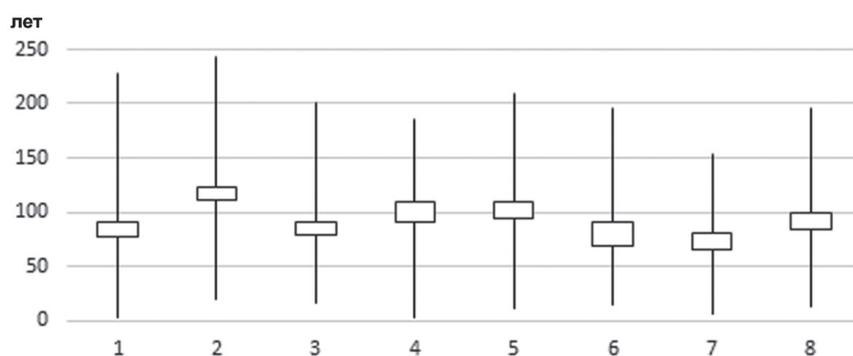


Рис. 7. Варьирование длительности произрастания инвазивных видов, имеющих статус 1 хотя бы в одном административном субъекте: 1 – Северо-Западный федеральный округ; 2 – Центральный; 3 – Приволжский; 4 – Уральский; 5 – Южный; 6 – Северо-Кавказский; 7 – Сибирский; 8 – Дальневосточный.

В настоящее время наиболее полной доступной глобальной базой данных о распространении чужеродных видов растений является база данных GloNAF, включающая сведения о количестве натурализованных видов растений из 801 региона по всему миру (Rušek et al., 2017; van Kleunen et al., 2019). Использование больших массивов данных позволило выявить очаги разнообразия инвазивных растений. Так, наибольшее число инвазивных видов растений зафиксировано в умеренных и субтропических регионах (Essl et al., 2019). Очаги видового богатства натурализовавшихся растений расположены на западном и восточном побережьях Северной Америки, в северо-западной Европе, Южной Африке, юго-восточной части Австралии, Новой Зеландии, в ряде индийских штатов. При этом необходимо принимать во внимание тот факт, что высокие уровни видового богатства натурализовавшихся растений отображаются для стран или регионов в целом, не всегда подразумевая, что они справедливы для всей территории этих стран или регионов. Таким образом, полученная картина представляется более грубой, чем может быть получена путём соотнесения уровней инвазии с региональным распределением местообитаний (Chytrý et al., 2009; Rušek et al., 2017).

Согласно данным IPBES, в мире насчитывается от 13081 до 18543 видов натурализовавшихся растений, в том числе в Северной и Южной Америке 8005–9325 видов, в Европе и Центральной Азии 5146–8519 видов, в Азиатско-Тихоокеанском регионе 6141–9101 вид, в Африке 3109–4498 видов (Seebens et al., 2023).

Недостаток данных не позволяет сравнивать регионы и страны по числу инвазивных видов – сведения есть лишь по немногим государствам. Так, согласно базе данных GloNAF, в ЮАР зарегистрировано 374 вида инвазивных растений, а в Индии – 352 (Rušek et al., 2017). Для Китая указывается 403 вида инвазивных растений (Нао, Ма, 2022). По данным базы данных PLANTS, курируемой Министерством сельского хозяйства США (USDA), в континентальной части США произрастает 755 инвазивных видов растений (DeMarco, 2015), и в целом чужеродные виды более распространены, чем аборигенные. Соответственно, данные, полученные по территории России, вполне сопоставимы с другими крупными государствами мира и более реалистичны, чем приведённые в работе Р. Руšek с соавт. (2017), согласно которой в России насчитывается 159 инвазивных видов. Полученные сведения крайне важны с точки зрения актуальной информации о состоянии биоразнообразия России и являются основой для составления моделей натурализации чужеродных видов в Северной Азии и Восточной Европе.

Ранее было показано, что инвазивность местообитаний для европейских регионов, несмотря на их различия по природным условиям, истории и социально-экономическому развитию, схожа (Chytrý et al., 2009). Также было выявлено, что важными предикторами относительного богатства инвазивных видов являются показатели антропогенного воздействия (ВВП на душу населения, плотность населения и доля сельскохозяйственных земель), тогда как влияние климата ме-

нее выражено (Dawson et al., 2017; Essl et al., 2019). При этом более высокая топографическая неоднородность снижает относительное богатство инвазионных видов, указывая на то, что горы, которые меньше изменены людьми, имеют более низкую долю инвазионных чужеродных видов (Essl et al., 2019). Эти выводы вполне отвечают двум важным гипотезам инвазионной биологии:

– успешность натурализации чужеродных видов выше в сильно нарушенных экосистемах, чем в относительно ненарушенных (Elton, 1958; Hobbs, Huenneke, 1992);

– по мере увеличения числа видов, попавших на определённую территорию, предполагается увеличение числа натурализовавшихся или инвазионных видов на этой территории (Lockwood et al., 2009).

Наиболее распространёнными инвазионными видами растений в мире считаются *Pontederia crassipes*, *Lantana camara*, *Leucaena leucocephala*, *Ricinus communis*, *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia*, *Chromolaena odorata*, *Pistia stratiotes*, *Erigeron canadensis*, *Cyperus rotundus* (Seebens et al., 2023). Однако такое положение зависит от источника данных. К примеру, база данных GloNAF определяет *Lantana camara*, *Calotropis procera*, *Pontederia crassipes*, *Sonchus oleraceus*, *Leucaena leucocephala*, *Centaurea solstitialis*, *Acanthospermum hispidum*, *Galinsoga parviflora*, *Lonicera japonica* и *Pennisetum purpureum* как наиболее распространённые инвазионные виды растений (Rušek et al., 2017). Среди перечисленных видов лишь *Erigeron canadensis* входит в наиболее распространённые инвазионные виды на территории Российской Федерации. Он же является наиболее распространённым чужеродным видом в Европе. Общими видами с европейским списком являются также *Amaranthus retroflexus* и *Helianthus tuberosus*. Отличия же, вероятно, обусловлены региональными особенностями.

Семейства с наибольшим числом инвазионных видов во флоре России – Asteraceae, Rosaceae и Fabaceae – лидирующие в чужеродной флоре мира в целом (Rušek et al., 2017; Seebens et al., 2023), а также в отдельных регионах – таких как Европа (Lambdon et al., 2008) или Китай (Hao, Ma, 2022). Это

самые крупные семейства растений мировой флоры (Christenhusz, Byng, 2016). Исключение составляет более крупное семейство Orchidaceae, однако традиционно оно считается «эталонным неинвазионным» (Rušek et al., 2017) в основном из-за высокоспециализированных систем опыления, эпифитизма и зависимости от специализированных микоризных ассоциаций (Richardson et al., 2000). Поскольку сложноцветные, злаки и бобовые обычно интродуцируют в больших количествах, то они, вероятно, источники большинства инвазионных видов. Выявленные различия семейственных спектров по федеральным округам не только являются отражением природных условий, но и обусловлены векторами инвазионных видов.

Ряд семейств сосудистых растений обладает высоким потенциалом для формирования натурализовавшихся видов (Rušek, Pergl и др., 2017). О показателе потенциального успеха натурализации представителей того или иного семейства может свидетельствовать значение индекса натурализации семейства (Family naturalization index), впервые применённого в работе М. Rejmánek с соавт. (1991; Jimenez et al., 2008). В России этот индекс использован на материалах по флоре Среднего Поволжья (Сенатор, 2019): было выявлено, что представители семейств Amaranthaceae, Brassicaceae и Rosaceae являются наиболее успешными «захватчиками». Ранее Р. Руšek (1998) отмечал, что наибольшее число потенциальных «захватчиков» содержится именно в семействах Chenopodiaceae и Brassicaceae. Наибольшие значения индекса натурализации, выявленные для семейств Chenopodiaceae и Brassicaceae, объясняются эволюционной приспособленностью их представителей к произрастанию в экстремальных экологических условиях, что объясняет успешность их натурализации. Представители семейства Rosaceae – широко культивируемые виды, что и обусловило высокие значения индекса натурализации этого семейства.

Преобладание травянистых чужеродных растений, и особенно однолетних, над древесными в спектре жизненных форм является общей закономерностью (Kowarik 1995; Schippers et al., 2001; Rušek et al., 2017). Это

объясняется и большей способностью к диссеминации, и высокой скоростью распространения однолетних растений, а также способностью проходить жизненный цикл за короткое время и, как следствие, к меньшему влиянию климатических условий, успешному закреплению на антропогенных местобитаниях (Rušek et al., 2017).

Установленное преобладание инвазионных для территории России видов растений с евразийским, американским и азиатским типами ареалов в целом соответствует такому порядку для мировой чужеродной флоры. Так, большинство видов, натурализовавшихся хотя бы в одном регионе мира, происходит из Азии (32,0%, в том числе из умеренного пояса – 20,3%, из тропического – 11,7%), Северной Америки (17,1%), Европы (15,1%) и Африки (14,3%) (Rušek et al., 2017). Если рассматривать чужеродные растения на Европейском континенте, то соотношение несколько иное – 45,8% из них являются выходцами из Северной и Южной Америки, 45,9% – из Азии, 20,7% – из Африки и 5,3% – из Австралии (Lambdon et al., 2008). Представленные примеры подтверждают вывод о том, что виды, произрастающие в Старом Свете, становятся инвазионными чаще, чем виды из других регионов (Di Castri, 1989; Rušek, 1998). Действительно, если рассматривать только 200 наиболее широко распространённых чужеродных видов, успешность которых определяется по числу регионов, в которые они внедрились, то среди них доля европейских, африканских и тропических азиатских значительно выше, тогда как доля видов из Австралии и Северной Америки ниже (Rušek et al., 2017). Существующую гипотезу о том, что континент происхождения и вектор интродукции связаны между собой (Zenni, 2014), ещё только предстоит апробировать на данных, полученных с территории Российской Федерации.

Среди анализируемых инвазионных видов *Acer negundo*, *Bunias orientalis*, *Erigeron canadensis* и *Malus domestica* появились до 1799 г., 53 вида – до 1899 г., 42 – до 1999 г. и *Hydrilla verticillata* – после 2000 г. Такая ситуация отражает устойчивый рост интродукции чужеродных видов растений, наблюдаемым

в странах Центральной и Западной Европы с начала XIX в. (Seebens et al., 2023). Заметим, что со временем эта тенденция не замедляется. Следовательно, учитывая временные задержки между интродукцией, натурализацией и широким распространением (Crooks, 2005), в будущем можно ожидать появление ещё большего числа новых инвазионных видов.

Заключение

Представленные в настоящей статье данные являются результатом первого масштабного исследования инвазионных видов растений, произрастающих на территории Российской Федерации. Полученные современные сведения о составе инвазионной флоры из ряда регионов позволяют описать масштабы инвазии и выявить биогеографические закономерности. Мы понимаем, что выявляемые особенности распространения и натурализации инвазионных видов зависят от имеющихся к настоящему времени материалов и, поскольку существуют пробелы в данных по ряду российских регионов, иногда трудно отличить искажения данных от истинных биогеографических закономерностей. Кроме того, исследования, основанные на ранее опубликованной информации, в решающей степени зависят от качества оценки конкретных видов растений с точки зрения их таксономической принадлежности, времени их появления на новой территории и инвазионного статуса (Rušek et al., 2004; Lambdon et al., 2008). Однако по мере продолжения исследований такие пробелы постепенно восполняются.

Комплексный анализ выявил высокое разнообразие инвазионной фракции флоры России по таксономической, биоморфологической и хорологической структуре и длительности произрастания инвазионных видов, что связано со значительной территорией и, как следствие, с разнообразием природно-климатических и социально-экономических условий.

Так, 586 инвазионных видов флоры России принадлежат к 351 роду и 87 семействам. Ведущими по числу видов семействами являются Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae,

Brassicaceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Lamiaceae, Boraginaceae, Plantaginaceae. Характерно преобладание непреднамеренно интродуцированных североамериканских видов, расселяющихся из ранее сформировавшихся в Европе вторичных ареалов.

В спектре жизненных форм лидируют малолетние травянистые растения (42%), доля многолетних травянистых растений ниже (34%), в меньшей степени представлены древесные растения (24%). В европейской части России древесные виды представлены в большей степени, чем в азиатской части. От регионов Средней России к северу снижается доля древесных растений и возрастает доля многолетних растений, тогда как число монокарпиков достоверно не изменяется; к востоку снижается доля древесных растений, повышается доля монокарпиков и многолетних травянистых растений, а к югу возрастает доля древесных растений и монокарпиков и снижается число многолетних травянистых растений.

Установленное преобладание инвазионных для территории России видов растений с евразийским, американским и азиатским типами ареалов в целом соответствует таковому порядку для мировой чужеродной флоры. Видов с голарктическим типом ареала, а также видов-гемикосмополитов относительно немного, что не подтверждает существующую гипотезу о более успешной инвазии видов с обширными первичными ареалами.

Наиболее «давними» инвазионными видами являются *Erigeron canadensis* и *Acer negundo*, первые сборы которых сделаны в 1781 г. Длительность произрастания инвазионных видов варьирует в очень широких пределах – от 2 до 220 лет. Достоверной зависимости между временем первого появления чужеродного вида и его современным инвазионным статусом не выявлено, однако отмечена тенденция сокращения длительности произрастания инвазионных видов при дальнейшем расширении их вторичного ареала.

Согласно индексу инвазионности, отражающему степень негативного влияния чужеродных инвазионных видов, наибольшему воздействию подвергаются Центральный и Приволжский федеральные округа, наимень-

шему – Северо-Кавказский федеральный округ.

Результаты, полученные в ходе проведенного исследования, могут быть использованы для построения гипотез, объясняющих различия в пространственном распределении инвазионных видов, а также роль действующих факторов. С практической точки зрения представленные материалы по инвазионной флоре России, так же как и созданная база данных «ИРИС: Изучение растительных инвазий страны», могут стать весомым вкладом в разработку национальной стратегии управления чужеродными видами и создания Чёрной книги флоры России.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук № 126020216354-6 «Устойчивость естественных экосистем, сообществ и видов к биологическим инвазиям: индикаторы инвазионной активности и меры контроля расселения чужеродных видов растений»..

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Чужеродные виды растений первого инвазионного статуса на Южном Урале // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, № 2. С. 40–44. DOI: 10.5281/zenodo.13323786
- Васюков В.М., Иванова А.В., Ильина В.Н., Козловская О.В., Митрошенкова А.Е., Макарова Ю.В., Файзулин А.И. Чёрная книга растений Самарской области. Самара: ИЭВБ РАН, 2023. 172 с.
- Виноградова Ю.К. Зависит ли инвазионная активность чужеродных видов растений от их жизненной формы? // Материалы 10-й Международ. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2019. Т. 1. С. 115–119.
- Головкин Б.Н. Культурный ареал растений. М.: Наука, 1988. 178 с.

- Камелин Р.В. География растений: учеб. пособие. СПб: Изд-во ВВМ. 2018. 306 с.
- Комаров В.Л. Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, 1930. Т. 3. С. 140–141.
- Кохно Н.А. Итоги и теоретические основы интродукции на Украине видов рода Клен: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1970. 47 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Введение в инвазионную биологию растений. М.: Т-во КМК, 2024. 165 с.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–86.
- Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2023623723 «ИРИС: Изучение растительных инвазий страны» от 01 ноября 2023 г. Авторы: Ю.К. Виноградова, С.А. Сенатор, А.В. Баринов.
- Сенатор С.А. Об использовании индекса натурализации семейства как показателя успеха инвазионных видов // Флора и растительность в меняющемся мире: проблемы изучения, сохранения и рационального использования: мат. Международ. науч. конф. Минск: Колорград, 2019. С. 252–254.
- 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
- Серегин А. П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ [Электронный ресурс]. М.: МГУ, 2025. Режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения 17.07.2025).
- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.
- Шмараева А.Н., Козловский Б.Л., Макарова Л.И. Структура инвазионной фракции флоры Ростовской области // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, № 1. С. 206–210. DOI: 10.5281/zenodo.10937753
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 242–266.
- Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181. Pp. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Di Castri F. History of biological invasions with special emphasis on the OldWorld. In: Biological Invasions: A Global Perspective. New York: John Wiley and Son, 1989. Pp. 1–30.
- Chytrý M., Pyšek P., Wild J., Pino J., Maskell L.C., Vilá M. European map of alien plant invasions, based on the quantitative assessment across habitats // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15. Pp. 98–107.
- Christenhusz M.J.M., Byng J. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. 2016. Vol. 261. Pp. 201–217. DOI:10.11646/phytotaxa.261.3.1
- Crooks J.A. Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow motion // ÉcoScience. 2005. Vol. 12. P. 316–329.
- DeMarco E. Invasive plants taking over the U.S. Study finds native flora being crowded out by outsiders [Electronic resource]. 30.01.2015. URL: <https://www.science.org/content/article/invasive-plants-taking-over-us>. Accessed 09.07.2025
- Dawson W., Moser D., van Kleunen M., Kreft H., Pergl J., P. Pyšek, Weigelt P., Winter M., Lenzner B., Blackburn T.M., Dyer E.E., Cassey Ph., Scrivens S.L., Economo E.P., Guénard B., Capinha C., Seebens H., García-Díaz P., Nentwig W. García-Berthou E., Casal Ch., Mandrak N.E., Fuller P., Meyer C., Essl F. Global hotspots and correlates of alien species richness across taxonomic groups // Nature Ecology & Evolution. 2017. Vol. 1, 0186.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.
- Essl F., Dawson W., Kreft H., Pergl J., Pyšek P., van Kleunen M., Weigelt P., Mang T., Dullinger S., Lenzner B., Moser D., Maurel N., Seebens H., Stein A., Weber E., Chatelain C., Inderjit, Genovesi P., Kartesz J., Morozova O., Nishino M., Nowak P.M., Pagad S., Shu W., Winter M. Drivers of the relative richness of naturalized and invasive plant species on Earth // AoB PLANTS. 2019. Vol. 11: plz051. DOI: 10.1093/aobpla/plz051
- Guo Q., Cade B.S., Dawson W., Essl F., Kreft H., Pergl J., van Kleunen M., Weigelt P., Marten W., Pyšek P. Latitudinal patterns of alien plant invasions // Journal of Biogeography. 2021. Vol. 48. Pp. 253–262. <https://doi.org/10.1111/jbi.13943>
- Hao Q., Ma J.S. Invasive alien plants in China: An update // Plant Diversity. 2022. Vol. 45(1). Pp. 117–121. DOI: 10.1016/j.pld.2022.11.004. PMID: 36876311; PMCID: PMC9975470
- Hobbs R.J., Huenneke L.F. Disturbance, diversity, and invasion – Implications for conservations // Conservation Biology. 1992. Vol. 6. Pp. 324–337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>
- Jimenez A., Pauchard A., Cavieres L.A., Marticorena A., Bustamante R.O. Do climatically similar regions contain similar alien floras? A comparison between the mediterranean areas of Central Chile and California // Journal of Biogeography. 2008. Vol. 35. Pp. 614–624.
- Kearney S.G., Carwardine J., Reside A.E., Fisher D.O., Maron M., Doherty T.S., Legge S., Silcock J., Woinarski J.C.Z., Garnett S.T., Wintle B.A., Watson J.E.M. The threats to Australia's imperilled species and implications for a national conservation response // Pacific Conservation Biology. 2019. Vol. 25(3). Pp. 231–244. <https://doi.org/10.1071/PC18024>
- Kowarik I. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (eds.). Plant invasions: general aspects and special problems. Amsterdam: SPB Academic Publishers, 1995. Pp. 15–38.
- Lambdon Ph.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu

- P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot Ph., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. Pp. 101–149.
- Lockwood J.L., Cassey P., Blackburn T.M. The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology // *Diversity and Distributions*. 2009. Vol. 15. Pp. 904–910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Merker V., Abramova L., Golovanov Y. Development of the “black list” of the flora for the Chelyabinsk Region of Russia // *E3S Web of Conferences* 389, 02026. 2023 <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202338902026>
- POWO. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <https://powo.science.kew.org/> Accessed 10 July 2025.
- Pyšek P. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? // *Oikos*. 1998. Vol. 82. Pp. 282–294.
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Dullinger S., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Genovesi P., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Maurel N., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D., Nowak P.M., Pagad S., Patzelt A., Pelsler P.B., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Weber E., Wieringa J.J., Baptiste M.P., van Kleunen M. Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // *Preslia*. 2017. Vol. 89. Pp. 203–274. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.203>
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G., Williamson M., Kirschner J. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // *Taxon*. 2004. Vol. 53. Pp. 131–143.
- Rejmánek M., Thomsen C.D., Peters I.D. Invasive vascular plants of California. In: *Biogeography of mediterranean invasions* (ed. by R.H. Groves and F. di Castri). Cambridge: Cambridge University Press, 1991. Pp. 81–101.
- Richardson D.M., Allsopp N., D’Antonio C.M., Milton S.J., Rejmanek M. Plant invasions: the role of mutualisms // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2000. Vol. 75(1). Pp. 65–93. <https://doi.org/10.1017/S0006323199005435>
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definition // *Diversity and Distribution*. 2000. Vol. 6. Pp. 93–107.
- Seebens H., Bacher S., Blackburn T.M., Capinha C., Dawson W., Dullinger S., Genovesi P., Hulme Ph.E., van Kleunen M., Kühn I., Jeschke J.M., Lenzner B., Liebhold A.M., Pattison Z., Pergl J., Pyšek P., Winter M., Essl F. Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050 // *Global Change Biology*. 2020. Vol. 27(5). Pp. 970–982. DOI: 10.1111/gcb.15333
- Seebens H., Meyerson L.A., Rahlao S.J., Lenzner B., Tricarico E., Aleksanyan A., Courchamp F., Keskin E., Saeedi H., Tawake A., Pyšek P. Chapter 2: Trends and status of alien and invasive alien species. In: Roy H.E., Pauchard A., Stoett P. & Renard Truong T. (eds), *The thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Bonn: IPBES secretariat, 2023. URL: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430726>
- Schippers P., van Groenendael J.M., Vleeshouwers L.M., Hunt R. Herbaceous plant strategies in disturbed habitats // *Oikos*. 2001. Vol. 95. Pp. 198–210. <https://doi.org/10.1034/j.1600-7062001950202.x>
- van Kleunen M., Pyšek P., Dawson W., Essl F., Kreft H., Pergl J., Weigelt P., Stein A., Dullinger S., König C., Lenzner B., Maurel N., Moser D., Seebens H., Kartesz J., Nishino M., Aleksanyan A., Ansong M., Antonova, L.A., Barcelona L.A., Breckle S.W., Brundu G., Cabezas F.J., Cardenas D., Cardenas-Toro J., Castano N., Chacon E., Chatelain C., Conn B., de Sa Dechoum M., Dufour-Dror J.-M., Ebel A.L., Figueiredo E., Fragman-Sapir O., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Jogan N., Krestov P., Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Nickrent D., Nowak A., Patzelt A., Pelsler P.B., Shu W.-S., Thomas J., Uludag A., Velayos M., Verkhosina A., Villasenor J.L., Weber E., Wieringa J.J., Yazlık A., Zeddám A., Zykova E., Winter M. The Global naturalized alien Flora (Glo NAF) database // *Ecology*. 2019. Vol. 100(1). e02542. 10.1002/ecy.2542
- Vinogradova Y.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S. Plant Invasion Research in Russia: Basic Projects and Scientific Fields // *Plants*. 2021. Vol. 10. P. 1477. <https://doi.org/10.3390/plants10071477>
- Vinogradova Y., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. Pp. 1931–1943. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1686-3>
- Zenni R.D. Analysis of introduction history of invasive plants in Brazil reveals patterns of association between biogeographical origin and reason for introduction // *Austral Ecology*. 2014. Vol. 39. Pp. 401–407. <https://doi.org/10.1111/aec.12097>

COMPREHENSIVE ANALYSIS OF INVASIVE FLORA OF RUSSIA

© 2025 Vinogradova Yu.K.^{*}, Senator S.A.^{**}

Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences
e-mail: ^{*}gbsad@mail.ru; ^{**}stsenator@yandex.ru

The article presents the results of an analysis of the invasive flora of Russia based on the materials contained in the database “IRIS: study of plant invasions of the country”. The taxonomic, biomorphological, and chorological structure of the invasive flora, as well as the duration of growth of the most aggressive species in their regions of occurrence, has been analyzed. Invasive species (586 species from 351 genera and 87 families) are considered as a group of alien naturalizing neophytes: archaeophytes and ephemerophytes are not included in this category, as well as native species that cause ecological, socio-economic damage. The invasive flora is characterized by the predominance of unintentionally introduced North American species, which spread from the secondary ranges previously formed in Europe. The leading families in terms of the number of species are Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae, Brassicaceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Lamiaceae, Boraginaceae, Plantaginaceae. Annual herbaceous plants are the leaders in the spectrum of life forms (42%), the proportion of perennial herbaceous plants is lower (34%), woody plants are less represented (24%). In the chorological spectrum, the leading position is occupied by widespread species with Eurasian (32%), American (19%) and Asian (15%) types of natural ranges. The features of the distribution of the taxonomic and life forms of invasive species according to federal districts are described. There are relatively few species with the Holarctic type of range, as well as hemicosmopolitan species, which does not confirm the existing hypothesis of a more successful invasion of species with the wide primary ranges. In the chorological spectrum, the leading position is occupied by widespread species with Eurasian (32%), American (19%) and Asian (15%) types of the natural ranges. However, there are relatively few species with the Holarctic type of range, as well as hemicosmopolitan species, which demonstrates that the hypothesis of more successful invasion of species with a wide natural range is not universal. *Erigeron canadensis* and *Acer negundo* are the longest-standing invasive species. Their first herbarium specimens were collected in 1781. The duration of growth of invasive species varies from 2 to 220 years. A tendency to reduce the duration of growth of alien species during their subsequent dispersal in the country was noted. A new indicator “the index of invasiveness of the territory” is proposed. This indicator reflects the degree of negative impact of alien invasive species. It is noted that the Central and Volga federal districts are most affected, and the North Caucasus federal district is least affected. The article highlights the current state of plant invasions in Russia, identifies gaps in research, and outlines ways for further research to document invasions of alien plants.

Keywords: invasive species; Black Book of Flora; floristic analysis

ПЕРВАЯ НАХОДКА *OBESOGAMMARUS CRASSUS* (G.O. SARS, 1894) (AMPHIRODA) В ОЗЕРЕ ИЛЬМЕНЬ

© 2025 Ивичева К.Н.^{a,*}, Солдатенко Е.В.^{b,**}, Бесаева Е.А.^{a,b,***}

^aСанкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

^bЗоологический институт Российской академии наук

e-mail: *ivicheva@niorh.vniro.ru; **Elena.Soldatenko@zin.ru; ***e.stratanenko@mail.ru

Поступила в редакцию 25.09.2025. После доработки 06.02.2026. Принята к публикации 16.02.2026

В 2024 г. понто-каспийский бокоплав *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) впервые был обнаружен в озере Ильмень Новгородской области. Предполагается, что он был интродуцирован в водоём из устья Днепра в начале 80-х годов прошлого века совместно с другими видами ракообразных. Ранее на Северо-Западе России этот вид ракообразных был отмечен только в Калининградской области. В озере Ильмень данный вид-вселенец был встречен на литорали на твёрдых грунтах, в зарослях высшей водной растительности. Морфология ильменских представителей *O. crassus* была детально изучена методами световой и сканирующей электронной микроскопии. У исследованных экземпляров выявлены отклонения в ряде морфологических признаков по сравнению с первоописанием вида, что может быть связано с лучшей сохранностью материала и более высокой разрешающей способностью электронной микроскопии или что может отражать существующую внутривидовую изменчивость.

Ключевые слова: инвазия, вселение, понто-каспийские виды, Новгородская область, озеро Ильмень, литораль, зообентос

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-56-66

Введение

Появление чужеродных видов беспозвоночных в водоёмах может быть обусловлено непреднамеренной или преднамеренной интродукцией. Непреднамеренное расселение чужеродных видов происходит главным образом по судоходным водным путям [Panov et al., 2009]. Так, на Северо-Западе России основным коридором расселения служит Волго-Балтийский водный путь, соединяющий бассейны Волги и Балтийского моря. Известно, что количество видов-вселенцев закономерно снижается с увеличением широты. Это обусловлено в первую очередь климатическими факторами [Gollasch, 2006]. В последние десятилетия отмечается повсеместное потепление климата, что способствует смещению ареалов южных видов в северном направлении [Didham et al., 2005].

Преднамеренная интродукция проводится организованно и с конкретными целями. На Северо-Западе России (как и на всей территории бывшего Советского Союза в целом) интродукция различных видов беспозвоночных

осуществлялась с целью улучшения кормовой базы естественных водоёмов. В период с 1950-х по 1980-е годы лабораторией акклиматизации Государственного научно-исследовательского института озёрного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) проводились мероприятия по вселению беспозвоночных [Иоффе, 1968]. Регионами-донорами выступали Каспийский и Азово-Черноморский бассейны, а также оз. Байкал. Основными организмами-вселенцами были ракообразные: амфиподы и мизиды. Они были выбраны для этих целей благодаря крупным размерам, высокой калорийности и доступности в качестве пищи для рыб. Интродукция осуществлялась путём отбора организмов (обычно при помощи дночерпателей и драг) в одном водоёме и перенесения их в другой – за сотни и даже тысячи километров. Вместе с организмами, предназначенными для преднамеренной интродукции, завозились сопутствующие виды. Так, например, было с вселением амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 из

оз. Байкал в водоёмы европейской части СССР, начиная с 1960-х годов. Считалось, что из двух видов успешно прижился только *G. fasciatus*, подтверждением чему служили его находки в водоёмах-реципиентах. Вселение *M. possolskii* прошло незаметно, этот вид в европейской части России был впервые идентифицирован в 2000 г. в Ладожском озере [Barbashova et al., 2013]. Наиболее масштабные работы по вселению проводились институтом на Каунасском водохранилище в Литве [Иоффе, 1974], где, по экспертным оценкам, могло быть выпущено в общей сложности до 50 видов беспозвоночных. Успех интродукции в водохранилище был обусловлен тем, что мероприятия осуществлялись сразу после его заполнения водой и вселенные виды успешно осваивали вновь созданные экологические ниши. Интродуцированные в это водохранилище виды позднее расселились по водоёмам бассейна Балтийского моря. Так, например, *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) [Иоффе, 1974] широко расселился в бассейне р. Неман и достиг Балтийского моря [Березина, 2023]. В 2006 г. *P. robustoides* был впервые отмечен в Волховской губе Ладожского озера [Kurashov, Barbashova, 2008]. Следует отметить, что в 2014 г. численность этого вида в Волховской губе значительно увеличилась [Барбашова и др., 2021].

Объектами-реципиентами часто выступали и северные озёра, в которых требовалось увеличить кормовую базу для рыб. В качестве одного из таких объектов было использовано оз. Ильмень [Иоффе, 1948]. В 1973 г. в оз. Ильмень было осуществлено вселение байкальской амфиподы *G. fasciatus*, понто-каспийских мизид *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) и *Paramysis intermedia* (Czerniavsky, 1882). Бокоплавы *G. fasciatus* были обнаружены в пробах бентоса лишь на шестой год после начала выпуска [Саватеева, 1985]. Из мизид после вселения была отмечена только *P. intermedia*, образующая локальные скопления вдоль западной границы озера. В 1980-х годах, по архивным данным ГосНИОРХ, рассматривался вопрос вселения в оз. Ильмень понто-каспийского бокоплава *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1899). В 1984 г. в нижнем течении р. Днепр было

отловлено 25 тыс. гаммарид и 10 тыс. корофиумов (видовая идентификация в отчёте не приводится), которые были доставлены в г. Великий Новгород и помещены в аквариумы. Точная судьба этих бокоплавов неизвестна, предположительно они были выпущены в оз. Ильмень. Наиболее подробные исследования зообентоса оз. Ильмень были проведены в 1981 г. [Саватеева, 1985], затем последовал длительный перерыв. Исследования зообентоса озера возобновились в 1997 г. В 1997—2007 гг. в озере были отмечены единичные особи *G. fasciatus* и *P. intermedia* [Андреева, 2011], однако исследования охватывали преимущественно глубоководную часть озера, зарослевая литораль озера в этот период не изучалась.

Целью данной работы было исследование литоральных биотопов озера на предмет обнаружения вселённых в него амфипод.

Материалы и методы

Отбор проб на литорали оз. Ильмень осуществляли 4 августа 2024 г. Всего было обследовано 3 участка на западном берегу озера: в устьях рек Веронда, Веряжа и в истоке р. Волхов. Пробы отбирали на глубинах 0–0,5 м. При сборе материала использовали скребок, проводили смывы с растений и корней, а также ручной сбор бокоплавов. Учитывались все организмы зообентоса, отмеченные в пробах. Проводили пересчёт на метр квадратный.

Озеро Ильмень – одно из крупнейших озёр Европы, расположено на северо-западе России в Новгородской области и относится к бассейну Балтийского моря. Оно соединяется с Ладожским озером рекой Волхов. Площадь озера в разные периоды года и в зависимости от многоводности может изменяться от 660 до 2230 км². Средняя площадь оз. Ильмень составляет 1120 км² [Экосистема..., 1997]. Площадь зеркала озера может изменяться втрое, а колебания уровня воды могут достигать 7 м. Степень минерализации увеличивается с севера на юг в 2–2,5 раза, что является следствием разной минерализации впадающих в озеро рек. Озеро мелководное, средняя глубина в профундали составляет 4 м. Дно плоское, сложено 9–10-метровым слоем ила [Экосистема..., 1997]. Основным типом

грунта в озере являются илы, занимающие всю профундаль. Площадь зарастания озера около 9% [Экосистема..., 1997].

Таксономическую идентификацию отловленных бокоплавов осуществляли в лабораторных условиях. Для диагностики особей авторами изначально были использованы определители [Старобогатов, 1995; Березина, 2016; Буруковский и др., 2019]. Ввиду некоторых морфологических несоответствий возникла необходимость рассмотреть весь комплекс видовых признаков, начиная с первоописания [Sars, 1894], свериться с материалами коллекции ЗИН РАН, а также проанализировать сведения по всем представителям амфипод, которые опубликованы в целом ряде работ [Совинский, 1904; Karaman, 1931; Schellenberg, 1944; Cărauşu et al., 1955; Stock, 1974; Barnard & Barnard, 1983; Stock et al., 1998; Grabowski et al., 2006].

Детализированные фотографии морфологии пойманных амфипод (3 экз.) выполнялись с помощью стереоскопического микроскопа Nikon SMZ 25 с моноблоком на базе ЦКП «Таксон» ЗИН РАН. На микроскопе Микромед 3 (Professional) были изучены 2 отпрепарированных экземпляра.

Для детального изучения таксономических особенностей пойманных бокоплавов был применён сканирующий электронный микроскоп (СЭМ); таким методом исследовано 4 экземпляра. Предварительную обработку объектов выполняли с использованием двух методик: 1) проведение объекта через серию спиртовых растворов с понижающейся концентрацией до дистиллированной воды, очистка образца с помощью ультразвукового очистителя в воде, затем обезвоживание в серии спиртов и сушка в гексаметилдисилазане [Воск, 1987]; 2) очистка объекта с использованием раствора молочной кислоты, промывка в дистиллированной воде, обезвоживание в спиртах и сушка в гексаметилдисилазане. Съёмку проводили без напыления в сканирующем электронном микроскопе Hitachi TM-1000 (на базе ЦКП «Таксон» ЗИН РАН), поэтапно удаляя различные части тела.

Уровенный режим озера реконструировали в программе QGIS на основе космоснимков.

Результаты

Из трёх обследованных участков оз. Ильмень бокоплавов были отмечены только на двух: в устье р. Веронда (58,314086 с.ш., 31,002348 в.д.) и в истоке р. Волхов (58,477760 с.ш., 31,275659 в.д.) (рис. 1). В устье р. Веряжа пробы собирали в зарослях сусака и рдеста на илистых грунтах. Бокоплавов в данном биотопе не были найдены. В устье р. Веронда грунты были представлены глиной с примесью песка и щебня, а также ракушечника – раковин *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Комплекс макрофитов на данном участке формировали заросли осоки, сусака, ситняка (*Eleocharis palustris*) и полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera*). Бокоплавов здесь были собраны в большом количестве, основная масса их отмечалась на стеблях и в корнях растений на глубинах 0–0,3 м. В устье р. Веронда они встречались в прибойной зоне вместе с мелкими раковинами *D. polymorpha* (размером до 4 мм) и хирономидами *Cricotopus* gr. *sylvestris*. Численность бокоплавов в зарослях *E. palustris* и *A. stolonifera* составила 770 экз/м², биомасса – 7,6 г/м². В целом на их долю приходилось 25% общей численности и 75% общей биомассы сообщества водных макробеспозвоночных на исследованном участке оз. Ильмень. В истоке р. Волхов в зарослях осоки были найдены 4 экземпляра амфипод размером 4 мм.

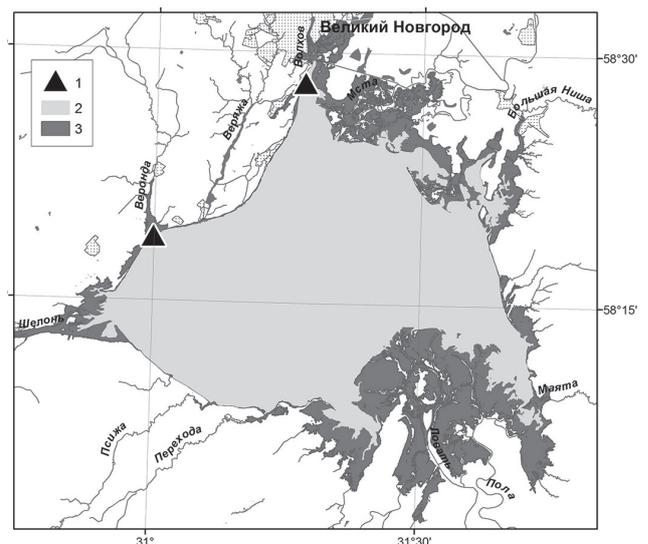


Рис. 1. Находки *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) в оз. Ильмень 04.08.2024 и уровень озера в вегетационный период 2024 г.: 1 – находки вида; 2 – уровень озера в межень (25.08.2024); 3 – уровень озера в половодье (06.05.2024).



Рис. 2. Общий вид *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894), самец. Масштаб – 5 мм.

Общее количество ракообразных, собранных на исследованных участках литоральной зоны оз. Ильмень, составило около 1320 особей, все они были определены как *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894). В коллекцию пресноводных ракообразных ЗИН РАН помещены 3 спиртовых экземпляра – № 55215 с пометкой «впервые обнаруженный в оз. Ильмень».

Диапазон длин пойманных самок 11–15,5 мм, самцов 11–18 мм. На момент лова большинство особей популяции *O. crassus* являлись половозрелыми. Тело короткое и крепкое (рис. 2); голова имеет хорошо обозначенные межантеннальные лопасти, с тупо закругленным верхним углом и почти прямым закругленным нижним; обе вырезки одинаковой глубины (рис. 3, А).

Глаза почкообразной формы с темным пигментом (см. рис. 2), но после сушки для СЭМ не видны (рис. 3, А). Антенны 1 (A1) и 2 (A2) примерно равной длины, короткие (едва достигают 1/3 длины тела) (рис. 3, А, В). Первый членик стебля антенны 1 (A1) расширен и равен двум другим, вместе взятым, жгутик значительно длиннее стебля, добавочный жгутик (af) 4–5-членистый, его совокупная длина равна 2-му членику стебля. Антенна 2 (A2) имеет обычное для рода строение (рис. 3, В).

Передние коксальные пластинки среднего размера; их дистальные края слабо зазубрены, округлые и окаймлены длинными

щетинками; пластинка 1 (C1) заметно расширяется дистально (рис. 3, А); пластинка 2 (C2) немного заужена (рис. 3, С); пластинка 4 (C4) самая крупная (рис. 3, А, D). Гнатоподы у самки не очень сильные (рис. 3, А, С), у самца развиты сильнее. Гнатопод 2 имеет большой проподит овально-четырёхугольной формы, ладонь почти поперечная. У всех трёх задних переоподов 5–7 (рис. 3, Е, F, G) базиподиты заметно расширены: у переопода 5 (рис. 3, Е) базиподит имеет округло-четырёхугольную форму, с несколько выступающим задним нижним углом; у переопода 6 (рис. 3, F) он несколько больше, сильно расширен сзади, с резко изогнутым и отчётливо зазубренным задним краем, каждый зубец несёт щетинку.

Базиподит переопода 7 (рис. 3, G) массивный, с выпуклым зубчатым задним краем, снабжённым короткими и редкими щетинками, которые имеются также на его боковой стороне; задненижняя лопасть достигает мериоподита. Эпимеральные пластинки 2 (Ep2) и 3 (Ep3) имеют заострённые задненижние углы и вдоль нижнего края несут редкие щетинки (рис. 3, А, H). Уросомит 1 (Ur1) у всех изученных особей имеет 4 шипа, расположенных в один ряд дугой на небольшом возвышении около заднего края сегмента; уросомит 2 (Ur2) несёт аналогичный ряд из 4 шипов; уросомит 3 (Ur3) несёт по паре шипов по бокам, а посередине попарно расположенные щетинки (рис. 3, I). Уроподы 1 (U1) и 2 (U2) (рис. 3, J) сходного строения, имеют ветви почти одинакового размера, на апикальном крае (рис. 3, K) каждая ветвь имеет комплекс шипов – один большой и четыре меньшего размера. Уропод 3 (U3) (рис. 3, L) с ланцетовидным экзоподитом (or), окружённым длинными перистыми щетинками; эндоподит (ir) в 3–4 раза короче экзоподита. Длина тельсона (рис. 3, M) немного превышает его ширину; каждая доля на апикальном крае несёт по 2 шипа и по 2 длинные щетинки с каждой стороны, отмеченные Сарсом [Sars, 1894], а также по одной тонкой короткой наружной щетинке, выявленной на СЭМ; на латеральных сторонах в нижне-средней части имеется по одной чувствительной щетинке в виде кисточки.

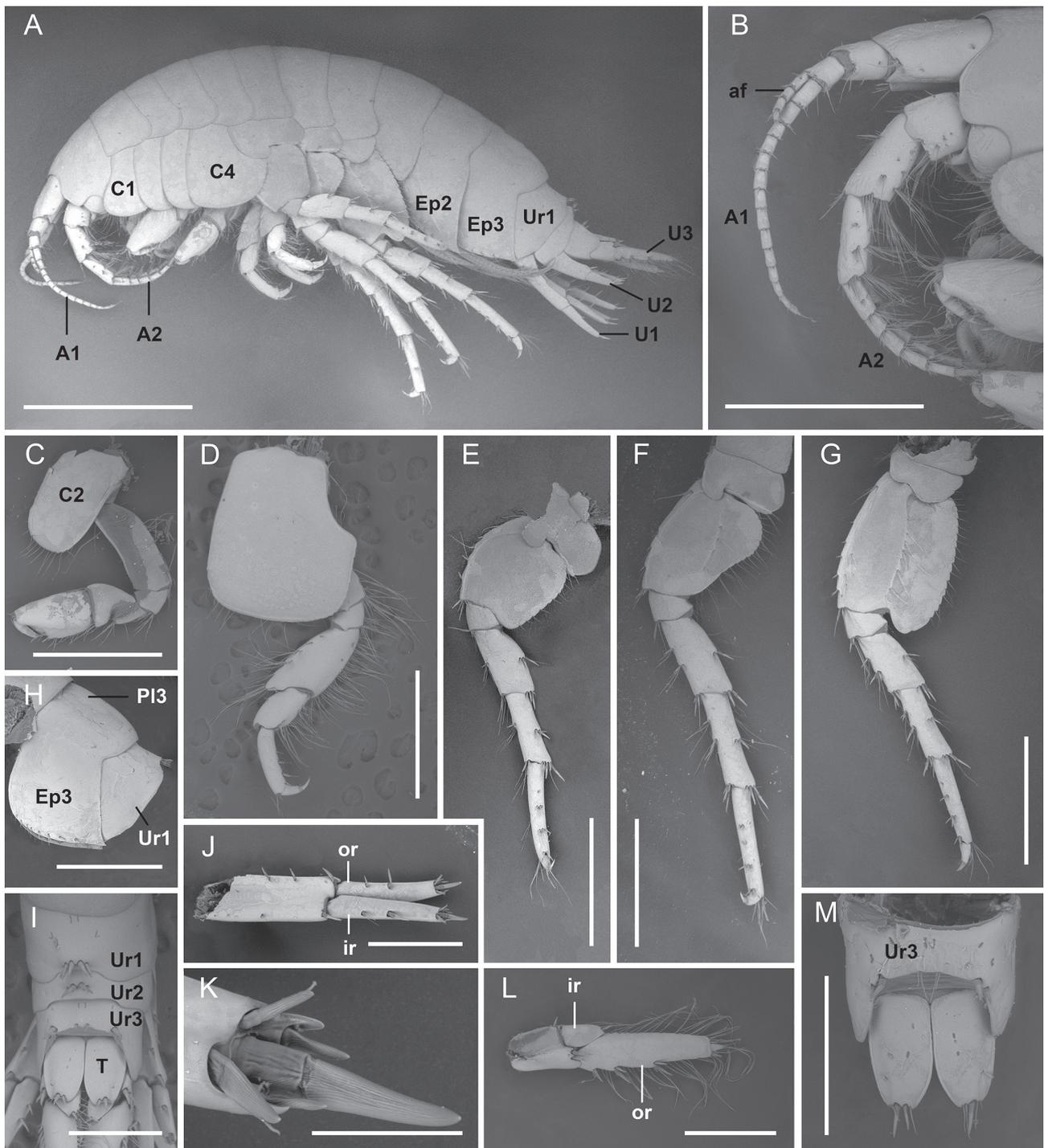


Рис. 3. Особенности внешней морфологии *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894), выявленные с помощью СЭМ, иллюстрирующие основные таксономические признаки: А – общий вид, самка (фотография сшита); В – строение антенн; С – гнатопод 2; D – переопод 4; E – переопод 5; F – переопод 6; G – переопод 7; H – плеонит и эпимеральная пластинка 3; I – уросома и тельсон; J – уропод 1; K – апикальный конец уропода 2; L – уропод 3; M – тельсон. Обозначения: A1 – антенна 1; A2 – антенна 2; af – добавочный жгутик; C1 – коксальная пластинка 1; C2 – коксальная пластинка 2; C4 – коксальная пластинка 4; Ep2 – эпимеральная пластинка 2; Ep3 – эпимеральная пластинка 3; ir – эндоподит; or – экзоподит; Pl3 – плеонит 3; T – тельсон; U1 – уропод 1; U2 – уропод 2; U3 – уропод 3; Ur1 – уросомит 1; Ur2 – уросомит 2; Ur3 – уросомит 3. Масштаб: А – 2 мм; В–Н – 1 мм; I, J – 0,5 мм; K – 100 мкм; L, M – 0,5 мм.

Обсуждение

Obesogammarus crassus (G.O. Sars, 1894) – солоноватоводный вид понто-каспийского происхождения. В нативном ареале показал

способность к расселению в пресных водах вверх по течению впадающих притоков. Согласно литературным данным, обитает на заиленных и илистых грунтах, иногда среди ма-

крофитов и на камнях [Иоффе, 1968]. Наряду с другими видами был непреднамеренно вселён в Каунасское водохранилище в 1960–1961 гг. [Иоффе, 1968]. Вид расселился по бассейну р. Неман [Gumuliauskaitė, Arbačiauskas, 2008; Arbačiauskas et al., 2011], попал в Куршский залив Балтийского моря и начал расселяться по его побережью. На западе он достиг Нидерландов, на севере – побережья Швеции [URL <https://www.gbif.org/>, 2025]. На территории Северо-Запада России в настоящее время вид зарегистрирован только в Калининградской области [Березина, 2023]. Вселение понто-каспийских бокоплавов осуществлялось также в Киевское водохранилище на р. Днепр [Иоффе, 1968], где *O. crassus* наряду с другими видами успешно натурализовался и расселился вверх по течению Днепра [Макаренко, 2018]. Другой путь миграции *O. crassus* по территории России – р. Волга, где он расселяется естественным путём по системе водохранилищ. Самой северной точкой его обитания в бассейне р. Волга в настоящее время является Куйбышевское водохранилище [Токинова, Бердник, 2021] (рис. 4).

Obesogammarus crassus в Каспийском, Азовском и Чёрном морях доминирует в зарослях высшей водной растительности [Иоффе, 1968]. Заселяясь в водоём, он практически сразу начинает доминировать в литоральных сообществах. Вид показал способность к самостоятельному расселению, что наблюдается на литорали Балтийского моря. С 2008 г. *O. crassus* активно расселяется по территории Беларуси по рекам бассейна Днепра [Семенченко и др., 2021].

По данным специалистов, занимающихся изучением этой группы донных организмов [Konopačka & Jazdzewski, 2002; Буруковский и др., 2019; Dobson, 2012], *O. crassus* морфологически очень схож с другим понто-каспийским видом – *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894). Многие авторы даже указывают на совместное обитание этих двух видов [Berezina et al., 2011; Макаренко, 2018]. Для Куйбышевского и Камского водохранилищ одними авторами данный вид не отмечен [Курина, Селезнёв, 2019], в то время как А.В. Мельникова [2022] упоминает *O. crassus* как одного из вселенцев в Куйбышевском во-

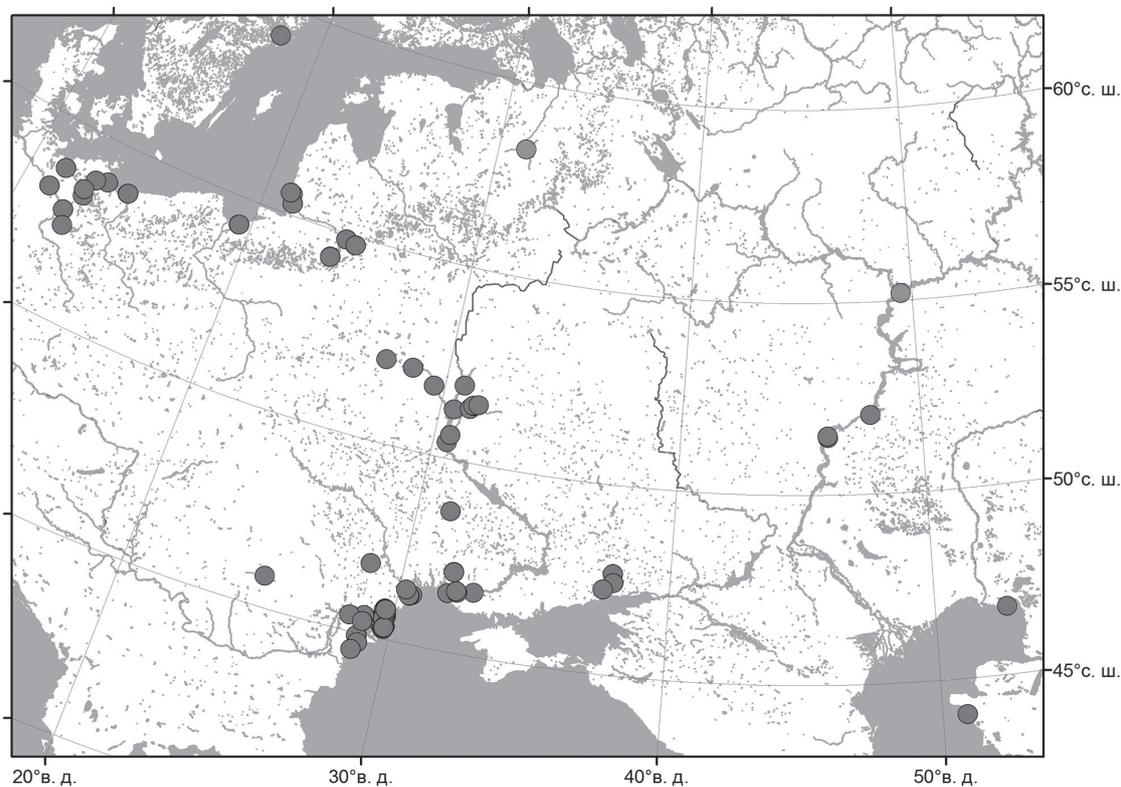


Рис. 4. Карта распространения *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) на территории Европы (места находок вида приведены по данным GBIF и литературным источникам [Gumuliauskaitė, Arbačiauskas, 2008; Arbačiauskas et al., 2011; Мельникова, 2022]).

дохранилище. Предыдущее упоминание этого вида в Куйбышевском водохранилище относится к 1941–1942 гг. [Токинова, Бердник, 2021].

Для видового определения пойманных в оз. Ильмень амфипод авторы прежде всего полагались на комплекс признаков, приведённых в первоописании [Sars, 1894], и на материалы коллекции ЗИН РАН. Однако некоторые особенности изученных экземпляров не укладываются в классическую схему описания вида: переопод 7 у изученных экземпляров является практически идентичной копией изображения Сарса [Sars, 1894], но без ряда длинных щетинок у основания лопасти; *уросомит* 1 (Ur1) у всех изученных особей имеет 4 шипа, тогда как в первоописании отмечены только «тонкие щетинки, без шипов»; стебелек уросода 2 имеет боковые шипы; на тельсоне присутствует дополнительная боковая щетинка. Некоторые отличия в строении изученных экземпляров по сравнению с описанием Сарса [Sars, 1894] объясняются прежде всего обработкой материала хорошей сохранности (не музейного), более высокой степенью детализации структур (с помощью СЭМ) и особенностями изменчивости, которые отмечали в своих исследованиях другие авторы [Cărăușu et al., 1955; Stock, 1967, 1974; Karaman & Pinkster, 1977]. Мы не разделяем мнения некоторых коллег [Konopacka & Jażdżewski, 2002; Konopacka, 2003; Jażdżewski & Konopacka, 2004; Jażdżewski et al., 2004; Dobson, 2012] относительно различий *P. robustoides* и *O. crassus* по строению переопода 7 и рисунка шипов уросомы, поэтому пытались учесть весь комплекс признаков, в том числе строение тельсона и базиподита переопода 6 (форма последнего специфична исключительно для *O. crassus*). В то же время на основе морфологии нельзя исключать, что *O. crassus* может оказаться комплексом видов, на что опосредованно указывают данные молекулярно-генетических исследований [Hou & Sket, 2016; Sket & Hou, 2018].

Обнаружение *O. crassus* в пресноводном озере интересно тем, что оно не вписывается в имеющиеся данные об экологическом диапазоне этого вида, полученные для водоёмов Центральной Европы [Konopacka, 2003,

2004; Jazdzewski et al., 2004, 2005; Grabowski et al., 2006, 2007]. В Вислинской и Щецинской лагунах и в дельте Вислы *O. crassus* является исключительно эвригалинным видом и не обнаруживается в условиях постоянной пресной воды выше по течению рек. Появление этого вида в оз. Ильмень позволяет предположить, что *O. crassus* является комплексом криптоических видов с различной толерантностью к опреснению. Эти виды могут иметь сходную морфологию, но различаются физиологическими адаптациями к солёности, что позволило одному из них освоить пресноводную экосистему озера. В пользу предположения о существовании комплекса видов свидетельствует также сообщение о нахождении *O. crassus* в других пресноводных водоёмах – например в р. Припять [Semenchenko & Vezhnovetz, 2008].

Мы предполагаем, что вид мог быть случайно интродуцирован в оз. Ильмень вместе с другими чужеродными видами понто-каспийского комплекса: с мизидами в 1973 г. или с «загадочными» бокоплавами, доставленными из низовьев Днепра в 1984 г. К сожалению, комплексные исследования озера проводились с длительными перерывами в конце прошлого века. При этом большая часть работ затрагивала преимущественно профундаль озера [Саватеева, 1985; Андреева, 2011]. По данным последних исследований, в профундали озера бокоплавы отсутствуют [Ивичева и др., 2024]. По всей видимости, расселение *O. crassus* по оз. Ильмень прошло незаметно для многих исследователей, в том числе по причине отсутствия сборов из литоральной зоны озера.

Массовые скопления *O. crassus* в литорали оз. Ильмень в августе 2024 г. могут быть связаны с уровнем режимом конкретного периода изучения, – когда места его обитания стали доступны для сбора проб. Уровни воды могут значительно изменяться в течение вегетационного сезона в зависимости от условий текущего года (от осадков и испарения). При сборе материала на участке озера, где в массе были отмечены бокоплавы, наблюдались значительные колебания уровня воды. Так, по данным космических снимков, площадь оз. Ильмень на 06.05.2024 составила 1314

м², на 25.08.2024 – 940 м² (см. рис. 1). Также вспышка развития исходно южного вида может объясняться климатическими показателями конкретного года (суммой температур). Расширение ареалов южных видов на север укладывается в концепцию глобального потепления, что наблюдается и у других южных вселенцев [Ivicheva, Filonenko, 2024].

Заключение

В августе 2024 г. в оз. Ильмень Новгородской области был впервые отмечен бокоплав понто-каспийского происхождения *Obesogammarus crassus*. Морфологически вид схож с другим бокоплавом понто-каспийского комплекса – *Pontogammarus robustoides*, который довольно широко расселился на Северо-Западе России. Однако детализированные снимки основных морфологических структур ильменских бокоплавов, полученные нами с помощью сканирующей электронной микроскопии, соответствуют первоописаниям Сарса [Sars, 1894] для *O. crassus*. На настоящий момент подтвержденные находки этого вида на Северо-Западе России известны только в Калининградской области. Бокоплав *O. crassus*, вероятно, был интродуцирован в оз. Ильмень в 1984 г. из устья р. Днепр. Исследования донных сообществ литоральной части озера с момента предполагаемого вселения не проводились. Ранее для озера указывался другой вид-вселенец, но байкальского происхождения – *Gmelinoides fasciatus*. Описанные нами находки *O. crassus* в оз. Ильмень локализованы исключительно на литорали, в зарослях высшей водной растительности. Расселение вида по литоральной зоне оз. Ильмень, возможно, является следствием глобального потепления и соответствует тенденции расселения видов на север.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» 2025 год: № 076-00005-25-00 и государственного задания ФГБУН Зоологический институт РАН (№ 125012800918-9).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотруднику ЗИН РАН к.б.н. Н.А. Березиной за полезные консультации, сотрудникам Санкт-Петербургского филиала ФГБНУ «ВНИРО» к.б.н. О.А. Павловой и к.б.н. Ю.А. Малининой за содействие в сборе материала, сотруднику Вологодского филиала ФГБНУ «ВНИРО» к.б.н. И.В. Филоненко за работу с космоснимками. Сканирующая электронная микроскопия выполнялась на базе ЦКП «Таксон» ЗИН РАН (<http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/>).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Андреева Е.А. Пространственное распределение и сезонная динамика макрозообентоса озера Ильмень // в сб. науч. тр.: Исследования экосистем крупных рыбопромысловых водоёмов Северо-Запада России, ред. О.И. Мицкевич. СПб.: Нестор-История, 2011. Вып. 341. С. 168–188.
- Барбашова М.А., Трифонова М.С., Курашов Е.А. Особенности пространственного распределения инвазивных видов амфипод в литорали Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 1. С. 13–26. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-1-13-26>
- Березина Н.А. Амфиподы // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2: Зообентос. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 122–145.
- Березина Н.А. Анализ фауны амфипод континентальных водоёмов Северо-Запада европейской части России // Зоологический журнал. 2023. Т. 102, № 10. С. 1104–1117. <https://doi.org/10.31857/S0044513423090039>
- Буруковский, Р.Н., Судник С.А., Гусев А.А. О пресноводных амфиподах Калининградской области // Балтийский морской форум: мат. 7-го Международного Балтийского морского форума. В 6 т. Калининград, 07–12 октября 2019 г. Т. 3. Калининград, 2019. С. 212–221.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В., Шацкий А.В. Оценка кормности озёр и водохранилищ Северо-Двинской и Волго-Балтийской водной системы по зообентосу // Рыбохозяйственная наука. История, современность,

- перспективы: мат. Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию Санкт-Петербургского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»), г. Санкт-Петербург, 23–24 октября 2024 г. СПб., 2024. С. 186–189.
- Иоффе Ц.И. Донная фана крупных озёр Балтийского бассейна и её рыбохозяйственное значение (Ладожское озеро и др.) // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 26, № 2. С. 89–144.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Иоффе Ц.И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путём акклиматизации беспозвоночных // Известия ГосНИОРХ. 1974. Т. 100. С. 3–9.
- 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.
- Макаренко А.И. Размерно-весовые зависимости нативных и чужеродных видов амфипод (Amphipoda, Crustacea) на территории Беларуси // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2018. № 4. С. 20–28.
- Мельникова А.В. Высшие ракообразные Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Актуальные проблемы изучения ракообразных: сб. тез. Научно-практической конференции, Борок, 23–25 мая 2022 г. Севастополь: ФГБНУ «Институт природно-технических систем», 2022. С. 41.
- Саватеева Е.В. Результаты вселения понто-каспийских мизид в озеро Ильмень // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 232. С. 3–33.
- 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. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-2-85-92>
- Совинский В.К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемого с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции // Записки Киевского общества естествоиспытателей. 1904. Т. 18. С. i-xiii, 1–487, 1–216 (4 табл.).
- Старобогатов Я.И. Отряд Amphipoda // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под. ред. С.Я. Цалолихина. СПб: ЗИН, 1995. Т. 2: Ракообразные. С. 184–206.
- Токинова Р.П., Бердник С.В. Аннотированный список пресноводных ракообразных (Arthropoda) Татарстана // Российский журнал прикладной экологии. 2021. № 1(25). С. 21–35. <https://doi.org/10.24411/2411-7374-2020-10038>
- Экосистема озера Ильмень и его поймы. СПб.: изд-во Санкт-Петербургского университета, 1997. 276 с.
- Arbačiauskas K.; Višinskienė G.; Smilgevičienė S.; Rakauskas V. Non-Indigenous Macroinvertebrate Species in Lithuanian Fresh Waters. Part 1: Distributions. Dispersal and Future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011. No. 40. 12 p. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011075>.
- Barbashova M.A., Malyavin S.A., Kurashov E.A. First finding of Baikalian amphipod *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4, no. 4. P. 219–224.
- Barnard J.L., Barnard C.M. Freshwater Amphipoda of the World. I. Evolutionary Patterns and II // Handbook and Bibliography. 1983. Mt. Vernon, Virginia: Hayfield Associates. 830 p.
- Berezina N. A., Petryashev V. V., Razinkovas A., Lesutienė J. (2011). Alien Malacostracan Crustaceans in the Eastern Baltic Sea: Pathways and Consequences // In In the Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts. 2011. Springer Netherlands. P. 301–322. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0591-3_10
- Bock C. A quick and simple method for preparing soft insect tissues for scanning electron microscopy using Carnoy and hexamethyldisilazane // Beitrage elektronenmikroskopischen Direktabbildung Oberflächen. 1987. Vol. 20. P. 209–214.
- Cărăușu S., Dobreanu E., Manolache C. Fauna Republicii Populare Române. Vol. IV: Crustacea. Fascicula 4: Amphipoda. (forme salmastre și de apă dulce). București: Editura Academiei Republicii Populare Române. 1955. 410 p.
- Didham R.K., Tylisanakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M., Gemmel N.J. Are invasive species the drivers of ecological change? // Trends in Ecology & Evolution. 2005. Vol. 20, no. 9. P. 470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>
- Dobson M. Identifying invasive freshwater shrimps and isopod. 2012. Ambleside: Freshwater Biological Association. 29 p.
- Gollasch S. Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60, no. 2. P. 84–89. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0022-y>
- Grabowski M., Konopacka A., Jążdżewski K., Janowska E. Invasions of alien gammarid species and retreat of natives in the Vistula Lagoon (Baltic Sea, Poland) // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60, no. 2. P. 90–97. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0025-8>
- Grabowski M., Bacela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590, no. 1. P. 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>
- Gumuliauskaitė S., Arbačiauskas K. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes // Hydrobiologia. 2008. 599(1). P. 127–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9209-8>
- Hou Z., Sket B. A review of Gammaridae (Crustacea: Amphipoda): The family extent, its evolutionary history, and taxonomic redefinition of genera // Zoological Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 176. P. 323–348. <https://doi.org/10.1111/zoj.12318>

- Jażdżewski K., Konopacka A. Recent drastic changes in the gammarid fauna (Crustacea, Amphipoda) of the Vistula River deltaic system in Poland caused by alien invaders // *Diversity and Distributions*. 2004. Vol. 10. P. 147–156. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00062>.
- Jażdżewski K.A., Konopacka A. and M. Grabowski. Recent drastic changes in the gammarid fauna (Crustacea, Amphipoda) of the Vistula River deltaic system in Poland caused by alien invaders. 2004. *Diversity and Distributions* 10, 81–87.
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. Naturalization and spreading routes of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta) in the Volga-Baltic waterway // *Russian Journal of Biological Invasions*. Vol. 15, no. 3. 2024. P. 341–345. <https://doi.org/10.1134/S207511172470022X>
- Karaman S. III Beitrag zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslawiens, sowie einiger Arten aus Griechenland // *Prirodoslovne razprave Muzejskega društva za Slovenijo, Ljubljana*. 1931. Vol. 1. P. 31–36.
- Karaman S., Pinkster S. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea-Amphipoda). Part I. *Gammarus pulex*-group and related species // *Bijdragen tot de Dierkunde*. 1977. Vol. 47, no. 1. P. 1–97. <https://doi.org/10.1163/26660644-04701001>
- Konopacka A., Jażdżewski K. *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) – one more Ponto-Caspian gammarid species in Polish waters // *Fragmenta Faunistica*. 2002. Vol. 45. P. 19–26. <https://doi.org/10.3161/00159301FF2002.45.1.019>
- Konopacka A. Further step to the west – *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) (Crustacea, Amphipoda) already in the Szczecin Lagoon // *Lauterbornia*. 2003. Vol. 48. P. 67–72.
- Kurashov E.A., Barbashova M. A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from lake Ladoga, Russia // *Aquatic Invasions*. 2008. Vol. 3, no. 2. P. 253–256. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18>
- Obesogammarus crassus* (G.O.Sars, 1894) in GBIF Secretariat (2025). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025-05-27
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binemelis R., Copp G.H., Grabovski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: From concepts to environmental indicators // *Integr. Environ. Assess. Manag.* 2009. Vol. 5, no. 1. P. 110–126. https://doi.org/10.1897/IEAM_2008-034.1
- Sars G.O. Crustacea caspia. Contributions to the knowledge of the Carcinological Fauna of the Caspian Sea. Part III. Amphipoda. Gammarida // *Bulletin de l'Academie Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg, (Ser. 5)*. 1894. Vol. 1, no. 4. P. 343–378.
- Schellenberg A. Ueber das Vorkommen pontokaspischer Amphipoden im Sued- und Westbalkan // *Zoologischer Anzeiger*. 1944. Vol. 144, no. 9–10. P. 192–195.
- Semenchenko V., Vezhnovetz V. Two new invasive Ponto-Caspian amphipods reached the Pripyat River, Belarus // *Aquatic Invasions*. 2008. Vol. 3. P. 445–447. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.4.14>
- Sket B., Hou Z. Family Gammaridae (Crustacea: Amphipoda), mainly its *Echinogammarus* clade in SW Europe. Further elucidation of its phylogeny and taxonomy // *Acta Biologica Slovenica*. 2018. Vol. 61. P. 93–102. <https://doi.org/10.14720/abs.61.2.15898>
- Stock J.H. A revision of the European species of the *Gammarus locusta*-group (Crustacea, Amphipoda) // *Zoologische Verhandelingen*. 1967. Vol. 90, no. 1. P. 1–56.
- Stock J.H. The systematics of certain Ponto-Caspian Gammaridae (Crustacea, Amphipoda) // *Mitteilungen aus den Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*. 1974. Vol. 70. P. 75–95.
- Stock J.H., Mirzajani A.R., Vonk R., Naderi S., Kiabi B.H. Limnic and brackish water Amphipoda (Crustacea) from Iran // *Beaufortia*. 1998. Vol. 48, no. 9. P. 174–234.

THE FIRST RECORD OF *OBESOGAMMARUS CRASSUS* (G.O. SARS, 1894) (AMPHIPODA) IN LAKE ILMEN

© 2025 Ivicheva K.N.^{a,*}, Soldatenko E.V.^{b,**}, Besaeva E.A.^{a,b,***}

^a Saint Petersburg branch of VNIRO (GosNIORKH named after L.S. Berg)

^b Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences

e-mail: *ivicheva@niorh.vniro.ru; **Elena.Soldatenko@zin.ru; ***e.stratanenko@mail.ru

In 2024, the Ponto-Caspian amphipod *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) was first discovered in Lake Ilmen in the Novgorod region. It is assumed that it was introduced into the lake from the mouth of the Dnieper River in the early 1980s, together with other species of crustaceans. Previously, in the North-West of Russia, this species of crustacean was recorded only in the Kaliningrad region. In Lake Ilmen, this invading species was found in the littoral zone on hard substrates in thickets of higher aquatic vegetation. The morphology of Lake Ilmen specimens of *O. crassus* has been studied in detail by light and scanning electron microscopy. The studied specimens revealed deviations in a number of morphological characters compared to the original description of the species, which may be due to better preservation of the material and the higher resolution of electron microscopy, or may reflect existing intraspecific variability.

Key words: invasion, settlement, Ponto-Caspian species, Novgorod region, Lake Ilmen, littoral, zoo-benthos.

КРЕВЕТКА *PALAEOMON MACRODACTYLUS* – НОВЫЙ ВИД ФАУНЫ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ В АКВАТОРИЯХ С ПОВЫШЕННОЙ СОЛЁНОСТЬЮ

© 2025 Кулиш А.В.^{1,2,*}, Саенко Е.М.^{3**}

¹Керченский государственный морской технологический университет

²Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал ФИЦ ИнБЮМ

³Азово-Черноморский филиал ФГБУН ВНИРО

e-mail: *andreykulish1972@mail.ru; **saenko-em1@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.09.2025. После доработки 14.12.2025. Принята к публикации 04.02.2025

Palaemon macrodactylus – представитель нового вида фауны десятиногих ракообразных в лиманах западной части Азовского моря (залив Сиваш, Молочный лиман), характеризующихся водой повышенной солёности ($\geq 30\%$). Установлены самки, имеющие общую длину тела 39.9–61.0 мм. Описаны диагностические признаки, а также отдельные особенности биологии этого вида. Прослежены возможные пути вселения и векторы последующего распространения *P. macrodactylus* в Азовском море. Обсуждается возможное место данного вида в экосистеме Азовского моря.

Ключевые слова: *Palaemon macrodactylus*, Азовское море, инвазия, морфология, адаптация, питание.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-67-75

Нативный ареал креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae,) охватывает речные эстуарии и прибрежные воды западной части Тихого океана от залива Петра Великого и Хоккайдо на севере до южной части Корейского полуострова и Окинавы на юге [Johnson et al., 2013].

В водах Японии *P. macrodactylus* в большом количестве облавливали на мягких грунтах в биотопах морских трав *Zostera* sp. [Omori, Chida, 1988]. Держится большими группами. Питается преимущественно (75–93% содержимого пищевого комка) животной пищей [Sitts, Knight, 1979; González-Ortegón et al., 2010].

P. macrodactylus – один из самых успешных инвазионных видов в мировом океане, осуществивший с 60-х годов XX столетия экспансию как минимум в шесть регионов мира [обзор Johnson et al., 2013; Lejeune et al., 2014a]. В настоящее время *P. macrodactylus* продолжает расселяться, проникнув в Балтийское [Janas, Tutak, 2014] и Каспийское [Vejan et al., 2024] моря.

В Азово-Черноморском бассейне *P. macrodactylus* впервые была отмечена в 2002 г. у бере-

гов Румынии [Misu, Niță, 2009], а уже к 2009 г. она становится массовым видом. В 2009 г. *P. macrodactylus* обнаружена у берегов Болгарии [Raykov et al., 2010]. Затем *P. macrodactylus* попадает в Азовское море и распространяется в нём: в 2015 г. впервые шесть особей отловлены Кулишом А.В. в Арабатском заливе [Кулиш, Левинцова, 2019; Кулиш, 2022]; в 2016 г. в сборах из дельты реки Дон и восточной приустьевой части Таганрогского залива установлены десять особей [Статкевич, 2022; Матишов и др., 2022]; в 2017–2018 гг. три личинки *P. macrodactylus* найдены в сборах планктона Керченского пролива [Евченко и др., 2019]; в 2018 г. – в Керченском проливе отловлено девять креветок [Тимофеев и др., 2019], кроме того, *P. macrodactylus* обнаружен в сборах Е.А. Марушко [Кулиш, Левинцова, 2019]; в этом же году две особи попались в восточной части Таганрогского залива [Статкевич, 2022], а в 2021 г. – в дельте Дона, в восточной части Таганрогского [Матишов и др., 2022] и в Арабатском заливах [Саенко, Котов, 2025], а в 2023 г. – в Обиточном заливе [Саенко, Котов, 2025].

До последнего времени распространение *P. macrodactylus* в Азовском море было

ограничено акваториями с невысокой солёностью, поэтому поимка *P. macrodactylus* в лиманах западной части моря, характеризующихся высокой солёностью, примечательна. Описание этого явления, а также попытка реконструкции проникновения *P. macrodactylus* в данный регион основная цель нашей работы.

Материал и методика

Материалом послужили три особи *P. macrodactylus*, выловленные в заливах западной части Азовского моря. Креветки попали в вентерь из капроновой дели с ячеей 8 мм.

Одна особь была поймана 21 марта 2024 г. в северной части Центрального (восточного) Сиваша, юго-западнее с. Червоное Херсонской области, на расстоянии 50 м от берега (рис. 1), на участке с координатами 46°10'–48,20" с.ш., 34°39'–31,62" в.д., на глубине 1.2 м, дно песчаное с мозаичным расположением скоплений *Ulva maeotica* (Proshkina-Lavrenenko) P.M. Tsarenko, 2011. Погодные условия в период лова: солнечно, ветер – 4 м/с СЗ (северо-западный), волнение – 0 баллов. Температура воды 5 °С, солёность – 33,0‰. В улове присутствовал, кроме *P. macrodactylus*, *Palaemon adspersus* Rathke, 1836. Улов вентеря составлял 1.9 кг креветок. Соотношение *P. adspersus* к *P. macrodactylus* составляло 800 : 1. Рыба в ловушке отсутствовала.

Ещё две особи были пойманы 21 марта 2024 г. вентерем, установленным на расстоя-

нии 100 м от берега в юго-западной части Молочного лимана (см. рис. 1), на участке с координатами 46°25'–14,66" с.ш., 35°21'–39,77" в.д., юго-восточнее с. Лиманское Запорожской области. Глубина в месте поимки – 1.1 м, дно песчаное с мозаичным расположением скоплений *U. maeotica*. Погодные условия в период лова: солнечно, ветер – 1 м/с СВ (северо-восток), волнение – 1 балл. Температура воды 7 °С, её солёность – 30,5‰. В ловушке найдены креветки *P. adspersus* и *P. macrodactylus*, а также *Crangon crangon* (L., 1758). Соотношение креветок в улове (0.5 кг): *P. adspersus* – 89%, *C. crangon* – 11%, *P. macrodactylus* – две особи. Прилова рыбы в ловушке не было.

При поимке креветки были зафиксированы в 4%-ном растворе формальдегида. При определении видовой принадлежности особей использовались диагностические ключи González-Ortegón, Cuesta (2006) и Кулиш (2021). У каждой особи измеряли общую (L_t – расстояние от начало рострума до конца тельсона) и стандартную длину (L_s – расстояние от края глазной орбиты до конца тельсона) с точностью до 0.01 см, а также индивидуальную массу особей (m) с точностью до 0.01 г. Вооружение рострума указывалось формулой $(a \frac{b}{c} d)$, где a – количество зубцов на срединном гребне за вертикалью заглазничной орбиты карапакса, b – количество зубцов по верхнему краю рострума, c – количество зубцов по нижнему краю рострума, d – количество зубцов на конце ро-

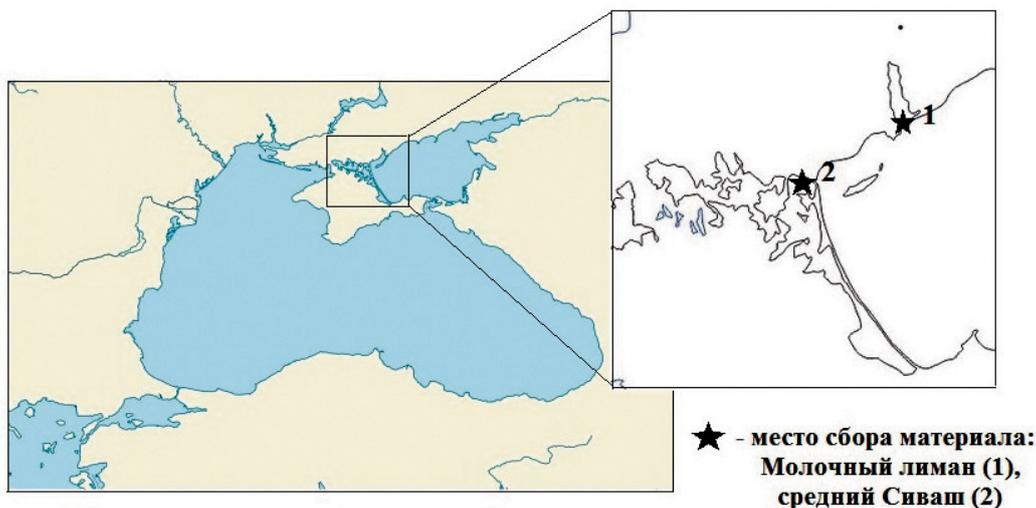


Рис. 1. Место поимки *Palaemon macrodactylus* в западной части Азовского моря.

струма (терминальные зубы) [Буруковский, 1974]. Пол креветок устанавливался по наличию (отсутствию) на второй паре плеопод отростка *Appendix masculina*. Состояние покровов тела определяли по методике авторов, используя трехбалльную шкалу: 0 – карапакс очень мягкий, его легко можно согнуть вдвое, при этом он не ломается; 1 – карапакс более жесткий, сгибается незначительно и может ломаться; 2 – карапакс предельно жесткий, его невозможно согнуть. Биологический анализ креветок выполнялся по общепринятой методике [Буруковский, 1992; Буруковский, 2012]. Под гонадосоматическим индексом принимаем отношение массы половых желёз к массе тела креветки, выраженное в процентах. Аналогично определялся гепато-соматический индекс. Взвешивание внутренних органов креветок выполнялось на весах ВТ-500 с точностью измерения 1 мг.

Результаты

Поимка *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Palaemonidae, Caridea, Decapoda) – первое обнаружение в северо-восточной части Азовского моря, характеризующейся океаническим уровнем солёности.

Описание и измерения. Пойманные экземпляры имели длину: общую (*Lt*) – 39.9,

61.0 и 42.7 мм соответственно для экземпляров *A*, *B* и *C* (обозначение особей здесь и далее по тексту) (рис. 2); стандартную (*Ls*) – 32.2, 47.5 и 35.3 соответственно. Они имели массу: соответственно 0.56, 2.09 и 0.92 г.

К сожалению, прижизненная окраска креветок не была описана, так как их сразу после вылова зафиксировали в 4%-ном растворе формальдегида, а описание их морфологии было выполнено в лаборатории спустя некоторое время.

Видовая принадлежность креветок к виду *P. macrodactylus* установлена на основании следующих морфологических признаков: 1) вооружение роострума составляло $3 \frac{11}{3}$ 0, $3 \frac{10}{3}$ 1 и $3 \frac{10}{4}$ 2 для особей *A*, *B* и *C* соответственно; 2) нижний (вентральный) край роострума имеет двойной ряд щетинок (рис. 3, *A*); 3) бранхиостегальный шип расположен немного позади переднего края антеннального отдела карапакса (рис. 3, *B*); 4) нижняя часть постеролатерального края шестого сегмента абдомена не имеет дополнительного выступа (рис. 3, *C*); 5) короткая ветвь внешнего жгута антеннулы сростается не более чем на 20% своей длины (на ~ 5–7 сегментов в базальной части) с более длинной ветвью (рис. 3, *D*).

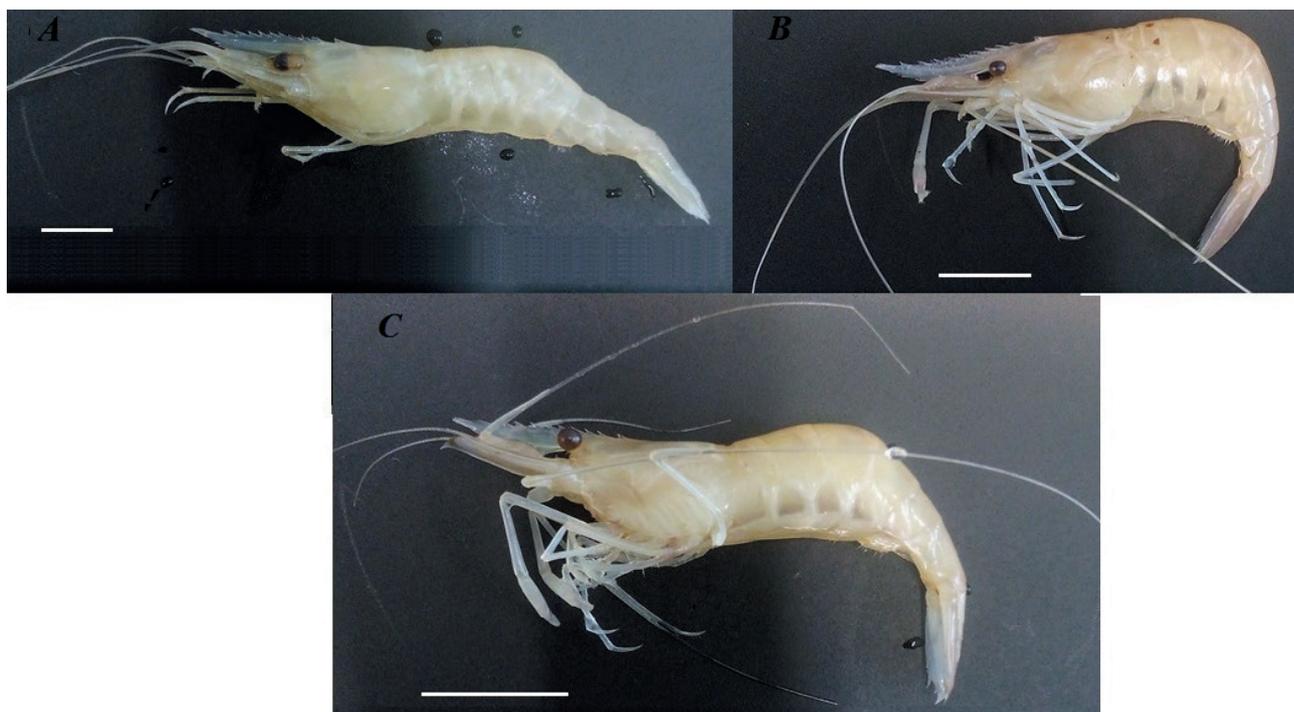


Рис. 2. Восточная креветка *Palaemon macrodactylus*, центральная часть залива Сиваш (*A*), Молочный лиман (*B*, *C*), 21 марта 2024 г. Масштаб – 1 см

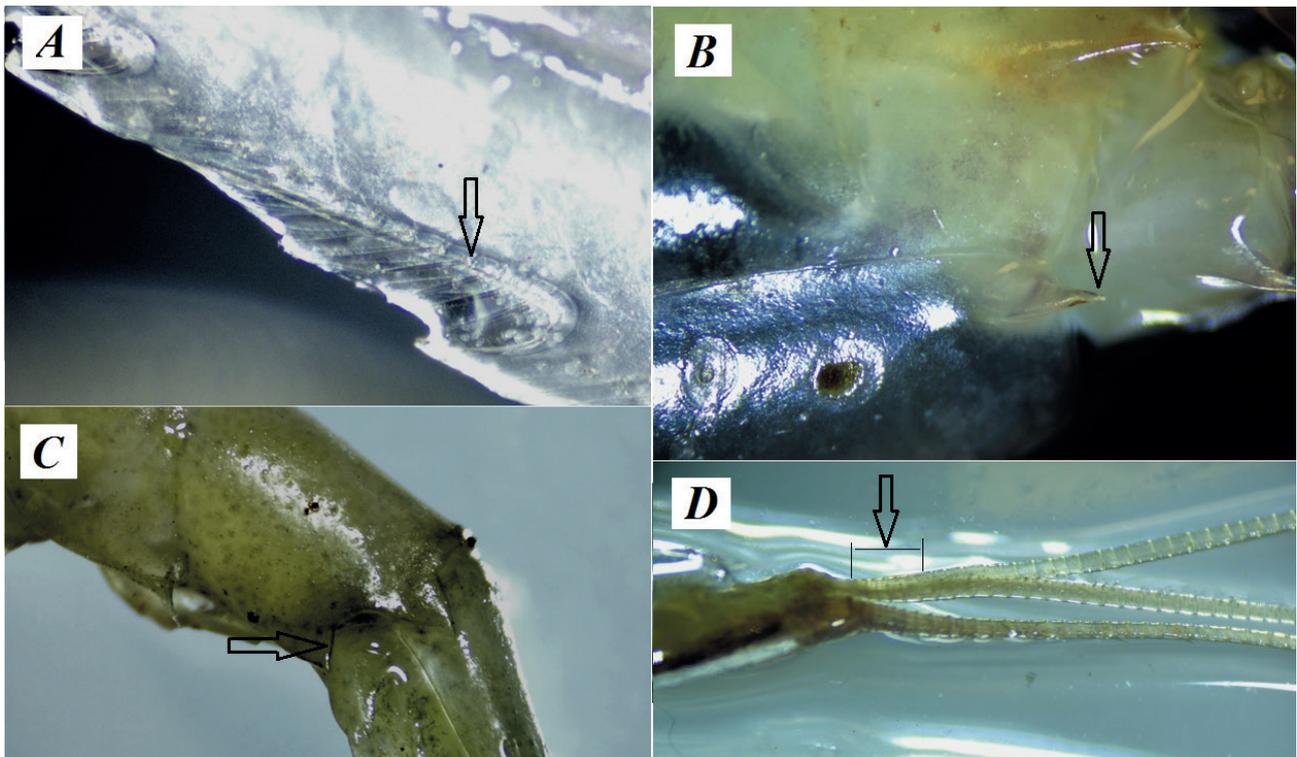


Рис. 3. Диагностические признаки *Palaemon macrodactylus*: *A* – щетинки нижнего края рострума; *B* – бранхиостегальный шип; *C* – постеролатеральный край шестого сегмента абдомена; *D* – базальная часть антеннулы.

Особенности биологии. Степень минерализации экзоскелета варьировала. Особь *A* из залива Сиваш имела мягкий карапакс (линочная стадия 1), что свидетельствует о недавней линьке. Карапакс креветок *B* и *C* из Молочного лимана был более жёстким (стадия 2 у особи *B*) до полного его обизвествления (стадия 2 у особи *C*). Это свидетельствует о начале периода, благоприятного для линьки креветок.

Все пойманные креветки *P. macrodactylus* были самками. Их яичники имели III (особь *A* из Сиваша и особь *B* из Молочного лимана) и IV стадии зрелости (особь *C* из Молочного лимана) (рис. 4). Гонадосоматический ин-

декс самок *A* и *C* на III стадии развития гонад 1.43%, самки *B* на IV стадии – 0.97%. Величина гепато-соматического индекса варьировало от 1.46 до 5%. Две особи *P. macrodactylus* имели пустые желудки. У третьей (особь *B*, Молочный лиман) был полный желудок; 70% от его общего объёма состояло из детрита, а остальная часть его объёма (30%) – из фрагментов макрофитов, преимущественно *Phaeorhysaeae*, а также 4 песчинок размером от 0.75×0.75 мм до 1.00×0.93 мм и двух фрагментов корковых колоний мшанок. Масса желудка с пищей по отношению к массе тела креветки составляла 1.07%.

Обсуждение

За последнее столетие фауна десятиногих ракообразных в Азовском море пополнилась пятью видами-вселенцами: *Palaemon macrodactylus*; *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841); *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869); *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896; *Eriocheir sinensis* H.Milne Edwards, 1853 [Аносов, 2016; Кулиш, 2022; Тимофеев, Бондаренко, 2022].

Креветка *P. macrodactylus* – второй вид десятиногих ракообразных после голландского краба *R. harrisi*, не только успешно

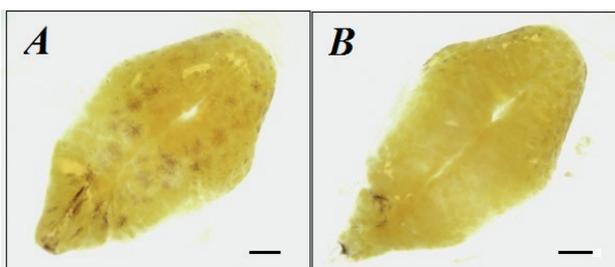


Рис. 4. Яичник самки *Palaemon macrodactylus* на IV стадии зрелости: *A* – вид с дорсальной стороны; *B* – вид с вентральной стороны. Масштаб – 1 мм.

акклиматизировавшийся в Азовском море, но и достигший значительной численности и биомассы (особенно в его восточной части). *P. macrodactylus* вместе с другими представителями рода *Palaemon* (*Palaemon adspersus* Rathke, 1836; *Palaemon elegans* Rathke, 1836) облавливается в Азовском море промысловыми орудиями лова.

Возможно реконструировать следующую последовательность вселения и распространения *P. macrodactylus* в Азовском море (рис. 5).

Вероятно, проникновение *P. macrodactylus* в акваторию Азовского моря произошло в 2012–2014 гг. Первые её поимки в Арабатском заливе в 2015 г. [Кулиш, Левинцова, 2019; Кулиш, 2022] и в дельте Дона [Статкевич, 2022; Матишов и др., 2022] были представлены молодыми особями (3 самки и 6 самцов), длина карапакса (ДК) которых была от 4.5 до 12.3 мм у самок и от 6.2 до 8.8 мм. Половозрелость (у самок – яйценошение) *P. macrodactylus* наступает при ДК от 10.6 мм,

у самцов от 9.7 мм [Spivak et al., 2006; Тимофеев и др., 2019]. Примечательно, что крупных особей среди пойманных в 2015–2016 гг. в Азовском море не обнаружено, *P. macrodactylus* были или неполовозрелыми, или находились в начале своего репродуктивного периода. С 2017 г. отмечается успешный нерест креветки в Керченском проливе, где ежегодно по 2019 г. в пробах зоопланктона отмечаются её личинки [Евченко и др., 2019]. В 2018 г. произошла вспышка численности *P. macrodactylus* в Керченском проливе. В этот период отмечаются как крупные (ДК – 10.6 мм) половозрелые самки с кладками яиц на плеоподах [Тимофеев и др., 2019], так и самки без кладок и самцы различного размера [Кулиш, Левинцова, 2019]. Креветка начинает размножаться и в Таганрогском заливе, где в его восточной части в 2019 г. в сборах креветок отмечена самка (ДК – 16.0 мм) с кладкой яиц на IV стадии эмбрионального развития [Статкевич, 2022]. Соответственно в период

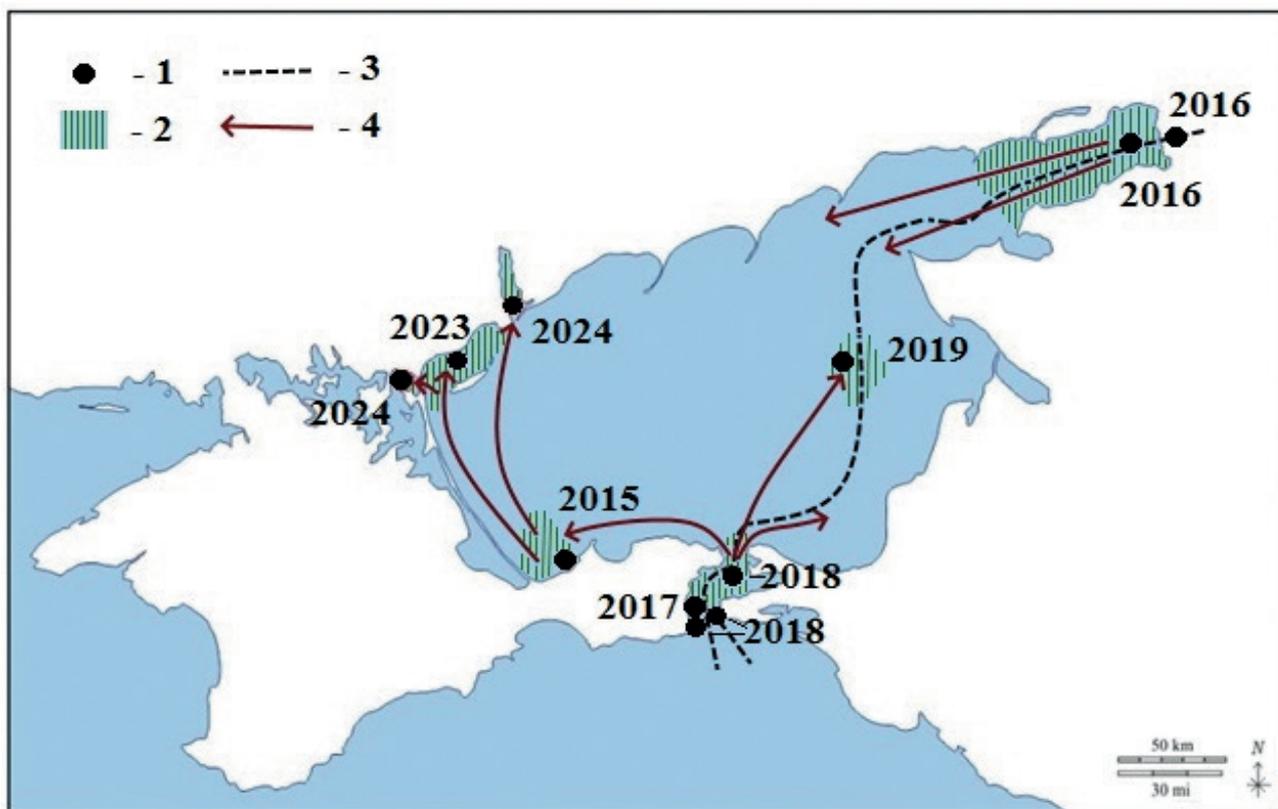


Рис. 5. Распространение *Palaemon macrodactylus* в Азовском море: 1 – места первой поимки особей *P. macrodactylus* в различных районах Азовского моря (2015 – [Кулиш, Левинцова, 2019; Кулиш, 2022]; 2016 – [Статкевич, 2022; Матишов и др., 2022]; 2017 – [Евченко и др., 2019]; 2018 – [Тимофеев и др., 2019; Кулиш, Левинцова, 2019]; 2019 – неопубликованные данные авторов; 2023 – [Саенко, Котов, 2025]; 2024 – данные авторов; 2 – районы с высокой численностью *P. macrodactylus*, по данным 2024 г.; 3 – путь движения судов класса «Река – Море» в Азовском море; 4 – направления распространения *P. macrodactylus* в Азовском море.

2017–2019 гг. *P. macrodactylus* сформировала нерестовые стада в Керченском проливе и Таганрогском заливе (включая дельту р. Дон), а также успешно размножается и наращивает свою численность. К 2022 г. в указанных районах происходит успешная натурализация креветки, о чём свидетельствуют многочисленные находки разноразмерных особей данного вида [Матишов и др., 2022]. С 2021 г. *P. macrodactylus* единично облавливаются промысловыми орудиями в Арабатском заливе, а с 2023 г. – и в Обиточном заливе [Саенко, Котов, 2025]. Наши сведения о распространении этого вида в западной части Азовского моря расширяют прежние границы ареала *P. macrodactylus*. Можно предположить, что он освоил практически всю акваторию Азовского моря.

Проблема проникновения *P. macrodactylus* в Азовское море и его распределения по акватории остаётся открытой. Принято считать, что существуют четыре способа распространения десятиногих ракообразных в Мировом океане [Rodríguez, Suárez, 2001; Johnson et al., 2013]. Это миграции по искусственным судоходным каналам, транспортировка на судах в балластных водах и на обрастаниях корпуса, интродукция через аквакультуру, а также естественное расселение в сопредельных акваториях. Учитывая расположение мест первых находок, *P. macrodactylus* в Азовское море могла быть занесена двумя способами: транспортировкой на судах или за счёт естественных миграций и переноса её личинок течениями. Второй вариант кажется маловероятным ввиду отсутствия находок данного вида креветки в эстуариях рек турецкого и кавказского побережья Чёрного моря как вероятных мест возможного заноса туда её личинок черноморскими течениями. Перенос судами, связанный с крупными международными портами, маловероятен по причине того, что первые находки креветки должны были быть в Керченском проливе (порт г. Керчь). Остаётся только то, что суда класса «Река – Море», совершающие регулярные грузоперевозки из портов Средиземного и Чёрного морей в Азовское море и по системе Волго-Донского канала в р. Волга и далее в Каспийское море, могли с балласт-

ными водами осуществить перенос личинок *P. macrodactylus*. Подтверждением указанного может служить обнаружение популяции *P. macrodactylus* в южной части Каспийского моря весной-летом 2015 г. [Vejan et al., 2024]. Суда указанного класса с балластными водами могли занести личинок креветки в порты городов Керчь и Ростов-на-Дону. Появление *P. macrodactylus* в Арабатском заливе возможно лишь путём естественного расселения планктонной личинки. Азовское море отличается сложной системой течений, которые в зависимости от местных гидрометеорологических условий (стока рек, направления ветров, климатических особенностей года) могут распространяться вдоль берегов моря как по часовой стрелке, так и против часовой стрелки [Гидрометеорологические условия..., 1986; Гидрометеорология и гидрохимия..., 1991]. Появление креветки в Арабатском заливе, а также её дальнейшее распространение в северо-западную часть моря (Утлюкский и Молочный лиманы, залив Сиваш) – результат заноса её личинок из Керченского пролива течением (с востока на запад вдоль южного и далее западного берега Азовского моря), формируемым восточным и северо-восточным ветрами [Гидрометеорологические условия..., 1986; Гидрометеорология и гидрохимия..., 1991]. Появление креветки в районе банок на дне юго-восточной части Азовского моря, вероятно, связано с заносом личинок из Керченского пролива течениями, формируемыми при доминировании западного ветра [Гидрометеорологические условия..., 1986; Гидрометеорология и гидрохимия..., 1991], или со сбросом с балластными водами судами в море. Расселение креветки в восточной и северной части Таганрогского залива обусловлено течениями, направленными от дельты р. Дон вдоль северных берегов Азовского моря [Гидрометеорологические условия..., 1986; Гидрометеорология и гидрохимия..., 1991]. Благодаря этому распространение *P. macrodactylus* в Азовском море в период после первичного вселения происходило переносом личинок течениями. К 2024 г. область распространения данного вида в Азовском море, подтвержденная многочисленными её поимками, охватывает акватории

Таганрогского залива, восточную открытую часть моря, Керченский пролив, Арабатский залив и центральную (восточную) часть залива Сиваш, Утлюкский и Молочный лиманы. Вероятно, сейчас *P. macrodactylus* расселился значительно шире и занимает практически всё Азовское море.

Креветка *P. macrodactylus* – эвригалинный вид, однако все её обнаружения как в пределах нативного ареала, так и в районах её расселения приурочены к опреснённым эстуарным экосистемам [Johnson et al., 2013]. Примечательным фактом, указанным этими авторами, является обнаружение в 2000 г. *P. macrodactylus* в гавани Мар-дель-Плата в Аргентине, где креветка образовала к 2004 г. устойчивую популяцию, обитая при солёности воды 32–33.7‰ [Spivak et al., 2006]. За всё время изучения креветки *P. macrodactylus* данное сообщение обнаружения вида в акваториях с океанической солёностью было единственным. Находка *P. macrodactylus* в лиманах западной части Азовского моря (залив Сиваш, Молочный лиман), характеризующихся по классификации А.М. Овчинникова водой повышенной солёности, значения которой составляют в указанных водоёмах 33.0 и 30.5‰ соответственно, свидетельствует о том, что данный вид креветок может образовывать самовоспроизводящиеся популяции и в этих условиях. Подтверждением служит то, что самки не только успешно созревают (особи из залива Сиваш и Молочного лимана, пойманные нами, имели сформированные половые железы без аномалий на III–IV стадиях развития), но и нерестятся (в Мар-дель-Плата (Аргентина) в 2000 г. обнаруженная самка имела на плеоподах кладку яиц [Spivak et al., 2006]) в условиях повышенной солёности воды. Установлено что, как эмбриональное развитие, так и рост личинок в воде океанической солёности в море и в условиях лабораторного культивирования при 35‰ тоже идёт без осложнений [Spivak et al., 2006]. Вид отличается высокой эврибионтностью [Newman, 1963]. Установлена высокая толерантность креветки *P. macrodactylus* к широкому диапазону температур, содержанию растворённого кислорода и солёности воды. Кроме того, *P. macrodactylus* более устойчив к стрессовым

ситуациям, связанным с резким изменением условий среды, превышая аналогичные показатели для ряда аборигенных видов креветок рода *Palaemon*, обитающих в морях Южной Европы [Lejeusne et al., 2014b]. Максимум активности особей *P. macrodactylus* наблюдается при температуре воды 22–32°C, а критическая температура, при которой начинается их гибель, – 33°C [Lejeusne et al., 2014b]. Критический порог солёности, вызывающий гибель креветки, 45‰ [Lejeusne et al., 2014b]. *P. macrodactylus* гораздо более устойчив к стрессовым гипоксическим условиям, чем аборигенные виды рода *Palaemon* [González-Ortegón et al., 2010].

Лиманы (заливы) западной части Азовского моря имеют малые глубины, относительно большие запасы донных осадков, контрастные по подвижности воды гидрологические зоны. Это приводит к резким сменам температуры воды и содержания растворённого в ней кислорода, а также к возникновению зон выбросов токсичных газов (сероводорода и др.). Экологические особенности *P. macrodactylus* позволяют им адаптироваться к указанным, порой критическим условиям этих водоёмов. Следует предположить, что креветка *P. macrodactylus* сможет в будущем сформировать в лиманах западной части Азовского моря, имеющих воду повышенной минерализации (30–35‰), многочисленные популяции и в перспективе станет обычным видом местной фауны, облавливаемым промысловыми орудиями лова, наряду с местными видами креветок [Саенко, Лужняк, 2025].

Заключение

Сведения о распространении *P. macrodactylus* в полузамкнутых лиманах (заливах) северо-западной части Азовского моря, характеризующихся повышенной солёностью ($\geq 30\%$), контрастным температурным режимом, возникновением зон с дефицитом растворённого в воде кислорода, подтверждают более широкие возможности к адаптации данного вида.

Анализ литературных данных и полученных авторами сведений свидетельствует о том, что *P. macrodactylus* распространился в пределах практически всех прибрежных ак-

ваторий Азовского моря. Это подтверждается её регулярными и не единичными поимками. Отсутствие находок в части вод южного, юго-восточного и северного побережья Азовского моря объясняется не присутствием в них условий, препятствующих распространению *P. macrodactylus*, а недостаточным уровнем исследованности указанных районов. Белое пятно в исследованности этого вида креветки – открытые участки моря.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках темы государственного задания (проект № 124030100100-0) 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».

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература

- Аносов С.Е. Характеристика фауны Decapoda Азово-Черноморского бассейна. Качественные и количественные изменения за последнее столетие: дис. на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология. Москва, 2016. С. 169.
- Буруковский Р.Н. О питании креветки *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Palaemonidae) в Вислинском заливе // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2012. Т. 5, № 2. С. 151–159.
- Буруковский Р.Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных: сборник научных трудов ВНИРО. М.: ВНИРО, 1992. С. 77–84.
- Буруковский Р.Н. Определитель креветок, лангустов и омаров. М.: Пищевая промышленность, 1974. 125 с.
- Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР. Т. 3: Азовское море. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 218 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. V: Азовское море. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. 236 с.
- Евченко О.В., Заремба Н.Б., Ребик С.Т. О находке личинок креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) в Керченском проливе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 27–34.
- Кулиш А.В. Идентификация видов креветок рода *Palaemon* Weber, 1795 Чёрного и Азовского морей // Влияние изменения климата на биологическое разнообразие и распространение вирусных инфекций в Евразии: мат. 23-й Международной научной конференции с элементами школы для молодых учёных, посвящённой 90-летию Дагестанского государственного университета, Махачкала, 15–16 октября 2021 г. Махачкала: АЛЕФ, 2021. С. 407–411.
- Кулиш А.В. Инвазионные виды Decapoda Чёрного и Азовского морей: видовой состав, динамика распространения, перспективы их вселения // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование: мат. 3-й Международной научно-практической конференции, Керчь, 13–18 сентября 2022 г. Симферополь: АРИАЛ, 2022. С. 172–185.
- Кулиш А.В., Левинцова Д.М. Фауна десятиногих ракообразных (Decapoda Latrelle, 1802) акватории Керченского пролива (Азовское море): ретроспектива изучения и современный состав // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, № 1. С. 53–78.
- Матишов Г.Г., Шохин И.В., Булышева Н.И., Коваленко М.В. Экспансия восточной креветки *Palaemon macrodactylus* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) в Азово-Донском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 3. С. 108–113.
- Саенко Е.М., Котов С.В. Мониторинг популяций промысловых ракообразных в Северном Приазовье в 2024 г. // Водные биоресурсы и среда обитания. 2025. Т. 8, № 1. С. 82–99.
- Саенко Е.М., Лужняк В.А. Состояние промысла креветок черноморских (*Palaemon adspersus*, *Palaemon elegans*) в Азовском море // Водные биоресурсы и среда обитания. 2025. Т. 8, № 2. С. 60–71.
- Статкевич С.В. Креветка *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae) в дельте реки Дон // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 123–128.
- Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В. Обнаружение грязевого краба *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869) (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 4. С. 69–79.
- Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea Decapoda Palaemonidae) в территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 110–119.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 2006. Vol. 86. P. 93–101.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A., Pascual E., Drake P. Assessment of the interaction between the white shrimp, *Palaemon longirostris*, and the exotic oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus*, in a European estuary (SW Spain) // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 1731–1745.

- Janas U., Tutak B. First record of the oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* M. J. Rathbun, 1902 in the Baltic Sea // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2014. Vol. 43. P. 431–435.
- Johnson M.L., Ashelby C.W., De Grave S. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): An interrogation of records and a synthesis of data // Crustaceana. 2013. Vol. 86. P. 594–624.
- Lejeusne C., Saunier A., Petit N., Be'guer M., Otani M., Carlton J.T., Rico C., Green A.J. High genetic diversity and absence of founder effects in a worldwide aquatic invader // Scientific Reports. 2014a. Vol. 4 (5808). P. 1–9.
- Lejeusne C., Latchere O., Petit N., Rico C., Green A.J. Do invaders always perform better? Comparing the response of native and invasive shrimps to temperature and salinity gradients in southwest Spain // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2014b. Vol. 136. P. 102–111.
- Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Vol. 5 (2). P. 119–132.
- Omori M., Chida Y. Life history of the caridean shrimp *Palaemon macrodactylus* with special reference to the difference in reproductive features among ages // Nippon Suisan Gakkaishi. 1988. Vol. 54 (3). P. 365–375.
- Raykov V.S., Lepage M., Pérez-Domínguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria // Aquatic Invasions. 2010. Vol. 5. P. 91–95.
- Rodríguez G., Suárez H. Anthropogenic dispersal of decapod crustaceans in aquatic environments // Interciencia, 2001. Vol. 26 (7). P. 282–288.
- Sitts R.M., Knight A.W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun // Biological Bulletin. 1979. Vol. 156. P. 356–368.
- Spivak E.D., Boschi E.E., Martorelli S.R. Presence of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Mar Del Plata Harbor, Argentina: first record from southwestern Atlantic waters // Biological Invasions. 2006. Vol. 8. P. 673–676.
- Vejan A., Patimar R., Jafaryan H., Gholizadeh M., Adineh H., Mostaf S.A. First record of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from southern Caspian Sea // BioInvasions Records. 2024. Vol. 13. Issue 2. P. 469–482.

THE SHRIMP *PALAEEMON MACRODACTYLUS* IS A NEW SPECIES OF THE WESTERN SEA OF AZOV FAUNA IN THE WATERS OF ELEVATED SALINITY

© 2025 Koulish A.V.^{1,2,*}, Saenko E.M.^{3,**}

¹Kerch State Maritime Technological University

²T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve, Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences

³Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Azov-Black Sea Branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”)

e-mail: *andreykulish1972@mail.ru; **saenko-em1@yandex.ru

The shrimps *Palaemon macrodactylus* have been seen for the first time in the estuaries of the western Sea of Azov (Sivash Bay, Molochny Estuary) characterized by water with increased salinity ($\geq 30\%$). The caught shrimps were females with a total body length ranging from 39.9 to 61.0 mm. They were described morphologically, their biological features were also given, in particular, maturity of gonads and nutrition specificities. The possible ways of invasion and vectors of subsequent spread of *Palaemon macrodactylus* in the Sea of Azov were traced. The potential place of this species in the ecosystem of the Sea of Azov is discussed.

Keywords: *Palaemon macrodactylus*, Sea of Azov, invasion, morphology, adaptation, nutrition.

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ИНВАЗИИ ЗЕРНОВКИ *ACANTHOSCELIDES PALLIDIPENNIS* (MOTSCHULSKY, 1874) (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: BRUCHINAE) В КЫРГЫЗСТАН

© 2026 Лопатина С.В.^{1,2*}, Бабюк Р.С.²

¹Томский филиал Федерального государственного бюджетного учреждения
«Всероссийский центр карантина растений» (ФГБУ «ВНИИКР»)

²Томский государственный университет, кафедра сельскохозяйственной биологии
e-mail: *lopatina.sof@mail.ru

Поступила в редакцию 12.01.2026. После доработки 24.01.2026. Принята к публикации 10.02.2026

Впервые для территории Кыргызстана из бобов аморфы кустарниковой *Amorpha fruticosa* L. (Fabaceae), собранных в 2025 г. на территории питомника декоративных растений в Чуйской области, был выведен североамериканский жук-зерновка *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874). Степень поврежденности семян составила 19.5%, массовый выход имаго отмечен в ноябре. Кроме того, в сборах аморфы кустарниковой вместе с жуками был обнаружен паразитоид *Pteromalus* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae).

Ключевые слова: Первое обнаружение, Кыргызстан, *Amorpha fruticosa*, *Acanthoscelides pallidipennis*, *Pteromalus*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-76-79

Введение

Среди множества путей проникновения чужеродных видов на новые территории ключевую роль играет интродукция растений [Lopez-Vaamonde et al., 2010]. Тесная связь с семенами бобовых растений позволила многим видам жуков-зерновок расселиться в регионах культивирования растений-хозяев, сформировав обширные вторичные ареалы [Лукьянович, Тер-Минасян, 1957].

Нативный ареал аморфы кустарниковой *Amorpha fruticosa* L. находится в Северной Америке. Благодаря разветвленной корневой системе это растение было преднамеренно интродуцировано в другие регионы мира в основном для закрепления почв и в качестве декоративного растения. Со временем она натурализовалась и стала активно распространяться, расширяя вторичный ареал. Сначала в Европу, а затем и в Россию *A. fruticosa* была завезена в XVIII в. и за два столетия распространилась по ботаническим садам, проявив склонность к натурализации [Коляда Н.А., Коляда А.С., 2017]. С 2006 г. аморфа кустарниковая входит в Список инвазивных

чужеродных растений Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений (англ. EPPO Lists of Invasive Alien Plants), что также говорит о её высоком потенциале распространения [EPPO Global Database, electronic resource]. В Средней Азии вид натурализовался в 1940-х гг. [Флора СССР..., 1945], в Кыргызстане отмечается распространение по меньшей мере в Чуйской [iNaturalist, electronic resource] и Ошской областях [Шамшиев и др., 2024].

Вслед за натурализовавшейся аморфой кустарниковой спустя 70 лет последовал её основной фитофаг – североамериканская зерновка *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874). Впервые в Европе её регистрировали в 1970-е гг. в Венгрии, но, вероятно, проникла она туда ещё раньше [Szentesi, 1999]. В настоящее время зарегистрирована во многих европейских странах: Германия, Австрия, Люксембург, Чехия, Венгрия, Польша, Румыния, Босния и Герцеговина, Болгария, Хорватия, Италия, Македония, Сербия, Украина [Anton, 2010; Beenen & Roques, 2010; Мартынов, Никулина, 2016; Czerwiński

& Szawaryn, 2025]; в южных провинциях Китая, Северной Кореи, Японии и в Соединенных Штатах [Wan, 1989; Tuda et al., 2001; Li et al., 2014]. На территории России отмечена в европейской части, на Северном Кавказе [Касаткин, 2000], в Приморском крае [Куприн и др., 2018]. В Центральной Азии вид отмечался в Таджикистане и в трёх областях на юге и юго-востоке Казахстана [Anton, 2010; Темрешев, Валиева, 2016]. Для Кыргызстана обнаружение *A. pallidipennis* приводится впервые.

Материал и методика

В конце августа 2025 г. на территории питомника декоративных растений КХ «Жердев Сад» (Кыргызская Республика, Чуйская область, с. Юрьевка, 42°45'20.6" с. ш., 75°00'11.9" в.д.) были собраны зрелые бобы *A. fruticosa*. Материал собирался в плотные пакеты для дальнейшей транспортировки в лабораторию, где был перемещён в пластиковые контейнеры для наблюдения за выходом вредителей. Идентификация имаго жука-зерновки выполнена доцентом кафедры сельскохозяйственной биологии Томского государственного университета, к.б.н. С.В. Лукьянцевым на основании морфологического описания [Kingsolver, 2004]. Иллюстрации выполнены С.В. Лопатиной в Томском филиале ФГБУ «ВНИИКР»: использован метод послойной фотографии на аппаратуре высокого разрешения с помощью микроскопа Olympus CX41 с системой визуализации на базе фотоаппарата Canon EOS 6D Mark II и программы Zerene Stacker, в которой снимки комбинировались послойно. Изученный материал хранится в коллекции кафедры сельскохозяйственной биологии Томского государственного университета.

Результаты и обсуждение

Acanthoscelides pallidipennis (Motschulsky, 1874). Материал. Кыргызстан: Чуйская обл., с. Юрьевка, питомник декоративных растений КХ «Жердев Сад», заросли вдоль забора, 42°45'20.6" с. ш., 75°00'11.9" в. д., 28.08.2025, Р.С. Бабюк – 133 ♂, 111 ♀.

В августе 2025 г. при осмотре собранных бобов *A. fruticosa* были обнаружены лётные

отверстия, характерные для жуков-зерновок (рис. С, D) и сами жуки (рис. А, В).

Заражение семян аморфы кустарниковой жуками-зерновками составило 19.5%, что ниже уровня заражения интродуцированных популяций в Венгрии (61%) [Szentesi, 1999] и Японии (56%) [Tuda et al., 2001], в то время как поражённость семян в различных точках ДНР существенно варьировала от 2.7 до 50.5% [Мартынов, Никулина, 2016]. В лабораторных условиях при постоянной температуре 25±2°C и относительной влажности 50% массовый выход имаго отмечен в ноябре.

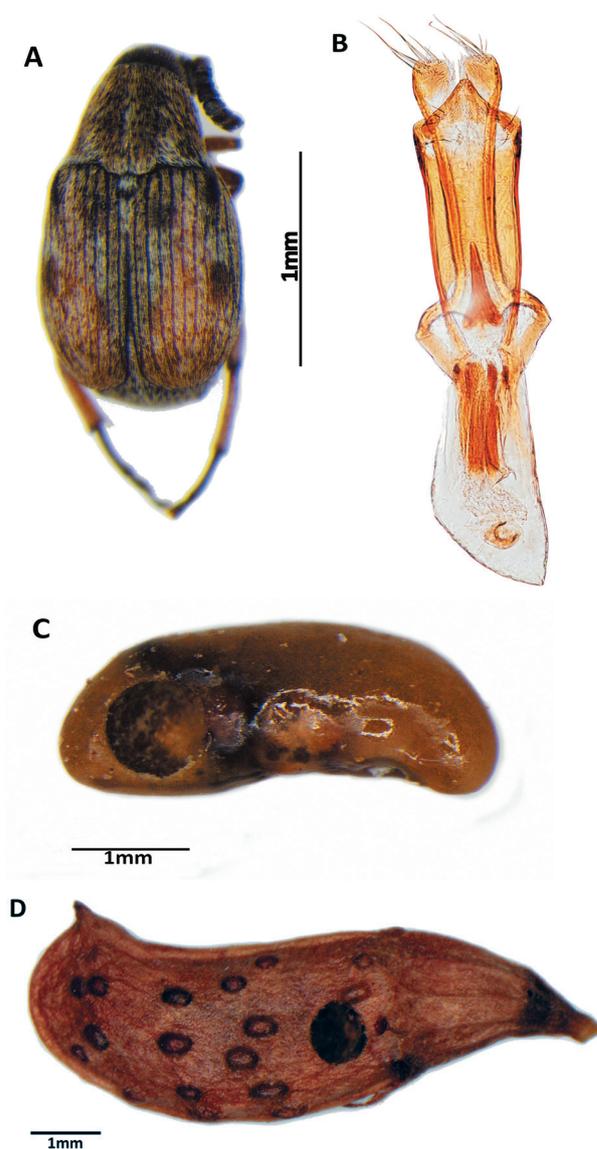


Рис. *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874): А – имаго самца; В – гениталии самца; С – семя аморфы кустарниковой с лётным отверстием; D – плод аморфы кустарниковой с лётным отверстием

Вероятно, инвазия зерновки произошла из Казахстана, поскольку Чуйская область Кыргызстана имеет общую границу с Жамбылской и Алматинской областями Казахстана, на территории которых ранее регистрировалась зерновка [Темрешев, Валиева, 2016].

Кроме того, в сборах аморфы кустарниковой вместе с жуками был обнаружен паразитоид *Pteromalus* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) (1♂). Достоверно трофическая связь паразитоида с *A. pallidipennis* не установлена. В течение многомесячного наблюдения выхода паразитоидов не наблюдалось.

Литература

- Касаткин Д.Г. Материалы к изучению фауны жуков-зерновок (Coleoptera: Bruchidae) юга европейской части России и Северного Кавказа // Известия Харьковского энтомологического общества. 2000. Т. 8, № 1. С. 95–106.
- Коляда Н.А., Коляда А.С. Встречаемость *Amorpha fruticosa* L. на юге Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 67–71.
- Куприн А.В., Коляда Н.А., Касаткин Д.Г. Новый инвазивный вид *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera: Bruchidae) в фауне Дальнего Востока России // Дальневосточный энтомолог. 2018. № 360. С. 25–28. <https://doi.org/10.25221/fee.360.4>
- Лукьянович Ф.К., Тер-Минасян М.Е. Жуки-зерновки (Bruchidae). Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 24, вып. 1. М.-Л., Изд. АН СССР, 1957. 211 с.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12, № 1. С. 41–51. <https://doi.org/10.23885/1814-3326-2016-12-1-41-51>
- Темрешев И.И., Валиева Б.Г. Инвазия зерновки *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) в Казахстан // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15, № 6. С. 527–529.
- Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова: в 30-ти т. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. Т. 11: Бобовые. 1945. 432 с.
- Шамшиев Б.Н., Абсатаров Р.Р., Маметова К.К. Анализ видового состава древесно-кустарниковых пород, их роль в структуре городских парков г. Ош // Бюллетень науки и практики. 2024. Т. 10, № 8. С. 123–139. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/105/14>
- Anton K.W. Chrysomelidae, Bruchinae. I. Löbl, A. Smetana (Eds). Catalogue of Palearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. 2010. Stenstrup. P. 339–354.
- Beenen R. & Roques A. Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Chapter 8.3 // BioRisk. 2010. Vol 4. P. 267–292. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.52>
- Czerwiński T., Szawaryn K. First record of *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in Poland // Fragmenta Faunistica. 2025. Vol. 68, no. 1. P. 27–33. <https://doi.org/10.3161/00159301FF2025.68.1.03>
- EPPO Global Database: EPPO Lists of Invasive Alien Plants (Electronic resource) https://www.eppo.int/ACTIVITIES/invasive_alien_plants/iap_lists (accessed 18.12. 2025).
- iNaturalist: Observations (Electronic resource) <https://www.inaturalist.org/observations> (accessed 18.12. 2025).
- Kingsolver J.M. Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta, Coleoptera). U.S. Department of Agriculture. Technical Bulletin. 2004. Vol. 1. No. 1912. 636 p.
- Li Y., Wang Z., Guo J., Napoles J.R., Ji Y., Jiang C. & Zhang R. Contribution to the knowledge of seed-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) in Xinjiang, China // ZooKeys. 2014. Vol. 466. P. 13–28. <https://doi.org/10.3897/zookeys.466.7283>
- Lopez-Vaamonde et al. Invaded habitats. Chapter 4. In: Roques A et al. (Eds) Alien terrestrial arthropods of Europe // BioRisk. 2010. Vol. 4, no. 1. P. 45–50. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.66>
- Szentesi Á. Predispersal seed predation of the introduced false indigo, *Amorpha fruticosa* L. in Hungary // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1999. Vol. 45, no. 2. P. 125–141.
- Tuda M., Shima K., Johnson C.D., Morimoto K. Establishment of *Acanthoscelides pallidipennis* (Coleoptera: Bruchidae) feeding in seeds of the introduced legume *Amorpha fruticosa*, with a new record of its *Eupelmus* parasitoid in Japan // Applied Entomology and Zoology. 2001. Vol. 36. P. 269–276.
- Wan X.M. First report of quarantine pest *Acanthoscelides pallidipennis* in Jiangxi Province // Journal of Jiangxi Forestry Science and Technology. 1989. Vol. 5. P. 34–35.

**INVASION RANGE EXPANSION OF THE SEED-BEETLE
ACANTHOSCELIDES PALLIDIPENNIS (MOTSCHULSKY, 1874)
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, BRUCHINAE)
IN KYRGYZSTAN**

Lopatina S.V.^{1,2*}, Babiuk R.S.²

¹Tomsk Branch of All-Russian Plant Quarantine Center (VNIIKR)

²Tomsk State University, Department of Agricultural Biology

e-mail: *lopatina.sof@mail.ru

For the first time in Kyrgyzstan, the North American species of seed beetle *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) was bred from the beans of the indigo bush *Amorpha fruticosa* L. (Fabaceae), collected in 2025 on the territory of an ornamental plant nursery in the Chui Region. The level of seed damage was 19.5%, emergence of adults was recorded in November. In addition, the parasitoid *Pteromalus* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) was found in the indigo bush collections together with the beetles.

Key words: first record, Kyrgyzstan, *Amorpha fruticosa*, *Acanthoscelides pallidipennis*, *Pteromalus*.

LAMPRODILA FESTIVA (LINNAEUS, 1767) (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В МОЖЖЕВЕЛОВЫХ РЕДКОЛЕСЬЯХ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА РЕГИОНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ «ИСТИСУ-КАКА» (РЕСПУБЛИКА ДАГЕСТАН)

© 2025 Садыкова Г.А.*, Алиев Х.У.**

Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, Махачкала, 36700, *Russia*
e-mail: *sadykova_gula@mail.ru; **alievxu@mail.ru

Поступила в редакцию 09.07.2025. После доработки 05.02.2026. Принята к публикации 16.02.2026

В работе приводятся сведения об угрожающем распространении инвазивного вредителя представителей семейства Cupressaceae – кипарисовой радужной златки (*Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767)) и первой находке вредителя на территории государственного природного заказника регионального значения «Истису-Кака» (Республика Дагестан).

Рекогносцировочные исследования, проведённые в 2025 г. в можжевельных редколесьях Предгорного Дагестана на площади более 80 га на территории государственного природного заказника регионального значения «Истису-Кака», выявили поражение особей краснокнижного вида Дагестана и России *Juniperus polycarpus* K. Koch и ресурсного *Juniperus oblonga* M. Vieb.

В результате обследования около 250 особей можжевельника и обработки более 30 срезов выделены признаки поражения, характерные для обоих видов: побурение хвои; усыхание отдельных ветвей кроны; лёгкие отверстия; утолщения побегов в зоне кладки личинок и дозревания гусеницы; ходы гусениц и разрушение древесины; высыхание куста.

Определено процентное соотношение здоровых, поражённых и сухих особей (5, 15, 80% у *J. oblonga* и 15, 35, 50% у *J. polycarpus* соответственно) в популяции.

С учётом скорости распространения вредителя *Lamprodila festiva*, масштабов и степени поражения особей видов рода *Juniperus* в популяции и отсутствия фитосанитарных мероприятий можно говорить о полной деградации и возможном исчезновении в течение 5–10-летнего периода популяций можжевельника на территории государственного природного заказника регионального значения «Истису-Кака» и Предгорного Дагестана в целом.

Ключевые слова: инвазия, вредитель, *Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767), заказник «Истису-Кака», охраняемый вид, *Juniperus polycarpus* K. Koch, *Juniperus oblonga* M. Vieb., Дагестан.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-80-88

Введение

В последние 20 лет на евроазиатском континенте остро стоит проблема агрессивной экспансии инвазивного вредителя *Lamprodila festiva*, естественный ареал которого охватывает Средиземноморье, Северную Африку, Южную Европу, южную часть Центральной Европы и Юго-Западную Азию [Волкович, Карпун, 2017; Musolin et al., 2022; Keszthelyi et al., 2024]. В естественных условиях *L. festiva* поселяется и живёт на представителях рода *Juniperus*, *Cupressus* и *Tetraclinis* (*T. articulata* (Vahl) Mast. в Северной Африке). Наблюдаемое быстрое расширение ареала вредителя по всей Европейской части континента про-

исходит за счёт заселения им интродуцированных представителей родов семейства Cupressaceae: *Juniperus*, *Cupressus*, *Tetraclinis*, *Thuja*, *Platycladus*, *Thujopsis*, *Chamaecyparis* и *Callitris*. Как отмечают многие авторы, основным фактором, ускоряющим процесс расселения жука-вредителя, является антропогенный – процесс перевозки на дальние расстояния уже поражённых саженцев в результате коммерческой деятельности [Razinger et al., 2013; Schmidt et al., 2014; Shiryaeva, 2019; Губин и др., 2020; Ширяева, 2022; Карпун и др., 2023; Карпун, Журавлёва, 2023; Ширяева, 2023].

На территории Российской Федерации впервые сведения об усыхании интро-

дуцированных представителей семейства Cupressaceae (туи, можжевельника китайского, кипарисовников) отмечены в 2013 г. в районе Большого Сочи на Черноморском побережье Кавказа. В 2016 г. при обследовании больных деревьев обнаружены чечевицеобразные лётные отверстия и ходы, в которых были обнаружены личинки и жуки златки [Карпун, Волкович, 2016]. Предполагается, что вредитель завезён вместе с посадочным материалом из Европы, предназначенным для озеленения олимпийских объектов в 2011–2012 гг. [Карпун, Волкович, 2016].

На протяжении 7 лет после идентификации вредителя данные о поражении *L. festiva* представителей семейства Cupressaceae из аборигенной флоры на территории Российской Федерации никем не приводились. Впервые о заселении вредителем арчовых редколесий Черноморского побережья в окрестностях посёлков Сукко и Большой Утриш и на полуострове Абрау указывает Хачиков Е.А с соавторами [Khachikov et al., 2023].

Несмотря на многочисленные публикации об угрозе полной деградации сообществ кипарисовых, в том числе реликтовых можжевельниковых лесов, и на тревогу научного сообщества за расширение ареала инвазивного вредителя на территории Российской Федерации [Khachikov et al., 2023], никаких фитосанитарных мер со стороны Россельхознадзора и других ответственных органов власти не последовало. Кроме того, в Национальных докладах о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации за 2016–2024 гг. приводятся сведения о новых для территории Российской Федерации вредителях лесных культур (бронзовая берёзовая златка (*Agrilus anxius* Gory), ясеневая изумрудная златка (*Agrilus planipennis* Fairmaire)), при этом отсутствует какая-либо информация о кипарисовой златке (*Lamprodila festiva*).

В работе Н.Н. Карпун и Е.Н. Журавлёвой [Карпун, Журавлёва, 2023] приведены актуальные научные данные по распространению *Lamprodila festiva* на территории России: Республика Крым, Краснодарский край, Ростовская область, Республика Адыгея, Карачаево-Черкесская Республика, Республика

Кабардино-Балкария и Ставропольский край. Для таких Северокавказских республик, как Республика Дагестан, Чеченская Республика, Республика Ингушетия и Республика Северная Осетия – Алания, а также для некоторых субъектов Южного федерального округа – Волгоградская и Астраханская области и Республика Калмыкия, не отмечена находка вредителя. Кроме того, авторы статьи отмечают возможные пути расселения вредителя вместе с посадочным материалом до Астрахани, Волгограда, Москвы и Нижнего Новгорода [Карпун, Журавлёва, 2023].

Не отмечено присутствие *Lamprodila festiva* в некоторых субъектах Южного федерального и Северокавказского округов (в том числе Республике Дагестан) и в обобщённых аналитических данных за 2024 г. по общему распространению, проведённых европейскими исследователями [Keszthelyi et al., 2024].

Однако уже к настоящему времени появились сведения о распространении вредителя в Республике Северная Осетия – Алания [Сухарев, 2025], а в 2023 г. на территории Республики Дагестан нами отмечены первые признаки частичного усыхания представителей семейства Cupressaceae на некоторых растениях *Thuja occidentalis* L. ‘Columna’, произрастающих перед административным корпусом Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, которые уже к середине 2024 г. полностью высохли, а также на приусадебных участках частных домовладений. В связи с этим возникла необходимость в проведении мониторинговых исследований на территории Республики Дагестан, в частности на одном из крупных массивов можжевельниковых редколесий в Предгорном Дагестане – уникальном биотопе в составе государственного природного заказника регионального значения «Истису-Кака».

Цель исследования – выявить наличие вредителя *Lamprodila festiva* в можжевельниковых редколесьях на территории государственного природного заказника регионального значения «Истису-Кака» и оценить степень деградации популяций видов рода *Juniperus* L.

Исходя из цели были поставлены задачи: определить виды рода *Juniperus* L. (*J. polycarpus* и *J. oblonga*), поражённые *L. festiva*;

для каждого вида определить процентное соотношение особей по степени поражения; установить пути и сроки их проникновения на территорию Республики Дагестан.

Район, материал и методы исследований

Ущелье Истису-Кака, или Талгинское ущелье, – памятник природы (с мая 2025 г. государственный природный заказник регионального значения (постановление Правительства Республики Дагестан от 05.05.2025 № 145)) расположен на юго-западе в 20 км от г. Махачкала у основания горы Кукуртбаш (42°52'59.41» с.ш., 47°24'31.86» в.д., высота – 650 м над уровнем моря) (рис. 1). Ущелье относится к предгорному физико-географическому району и представляет собой долину размыва реки Кар-Кар. Протяжённость ущелья составляет около 4 км, оно частично изолировано от морских воздушных потоков хребтом Каратебе. Склоны ущелья сложены осадочными породами неогена, палеогена, а в верхней части выступают меловые породы, среди которых преобладают толщи красных известняков и

песчаников, а также мергели. Ущелье Истису-Кака расположено в зоне антиклинального поднятия Дагестанского клина, с чем связаны многочисленные сероводородные источники [Магомедова, Магомедов, 2009]. Геоморфологические особенности передовых хребтов ущелья, крутизна обращённых к морю хребтов определили особые климатические условия и, как следствие, формирование ландшафта и растительного покрова [Гурлев, 1972].

Для ущелья характерны сообщества полупустынных галофитов, разнообразные группировки нагорно-ксерофитной и скально-осыпной растительности, на пологих участках развиты злаково-полынно-разнотравные степи, а из древесной растительности, которая тяготеет ко дну ущелья и распространена по склонам, где травянистые, лесные и кустарниковые сообщества встречаются совместно, доминирующими являются дубняки (*Quercus petraea* L. ex Liebl. и *Quercus pubescens* Willd) и арчовники (*Juniperus polycarpus* K. Koch и *Juniperus oblonga* M. Vieb.) [Львов, 1976; Магомедова, 2011].

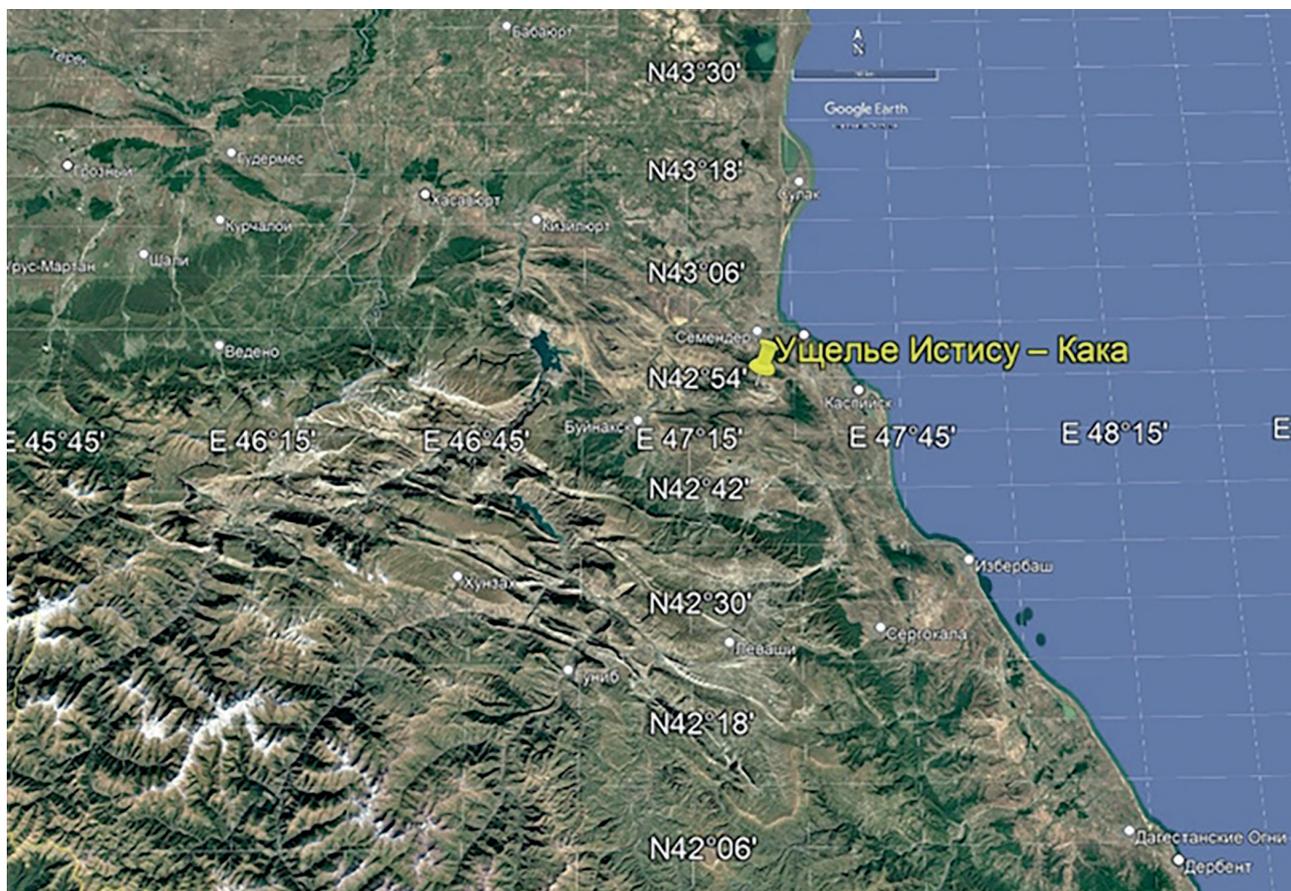


Рис. 1. Район инвазии *Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767) и изучения поражённых популяций видов рода *Juniperus* L.

Материалом для исследования послужили особи ресурсного вида *J. oblonga* и краснокнижного вида *J. polycarpus*. Исследования проводили в мае 2025 г.

Можжевельниковые редколесья в Талгинском ущелье занимают площадь 80 га и приурочены к склонам южных и северных экспозиций с крутизной от 5° до 50° на высотах от 400 до 650 м над уровнем моря. Почвы от светло-каштановых до коричневых, в зависимости от высотного уровня, сформированы на мелко- и среднеобломочных известняках со скалистыми выходами до 30%.

Особую ценность представляют сообщества с участием *J. polycarpus* как сообщества третичного периода, для которого Дагестан является крайней северной границей ареала, а также сам *J. polycarpus* как эдификатор, определяющий специфику фитоценоза.

Сообщества можжевельника многоплодного здесь представлены одной ассоциацией *Juniperetum polycarpi fruticoso-varioherbosum* – арчовник кустарниково-мезофитотравный и двумя субассоциациями (*subass. varioherboso-graminosum* – разнотравно-злаковая, *subass. fruticoso-varioherbosum* – кустарниково-разнотравная) [Садыкова, Нешатаева, 2019].



Рис. 2. Поперечный срез поражённого побега *J. polycarpus*.

J. oblonga «чистых» сообществ не образует, единичные особи участвуют в кустарниковом ярусе дубового леса и произрастают на послелесных щебнистых склонах, где кусты *J. oblonga* приобретают низкоствольную стелющуюся форму.

Детальное обследование кустов и деревьев видов можжевельника проводили маршрутным методом путём тщательного осмотра хвои, побегов и ствола поражённых кустов и деревьев. При визуальном осмотре поражённых особей отбирали полусухие ветви и делали поперечный срез побегов в местах утолщения побега или предшествующих таковым, а также на участках лётных отверстий (рис. 2). Всего детальному осмотру подверглись 100 особей *J. oblonga* и 150 особей *Juniperus polycarpus*.

Результаты исследования

Обход можжевельниковых редколесий и визуальный осмотр видов можжевельников, произрастающих на территории Талгинского ущелья, выявил катастрофическую ситуацию. Отмечено массовое усыхание особей *J. oblonga* и *J. polycarpus*, при этом в большей степени поражены кусты можжевельника продолговатого.

Более 80% особей *J. oblonga* высохли полностью, 15% особей усохли частично и только у 5% особей поражение визуально не просматривалось (рис. 3).

Для *J. polycarpus* число поражённых особей не превышало 50%, из которых 15% полностью усохших деревьев и 35% особей имели явные признаки поражения (рис. 4).

Среди первых признаков поражения – побурение хвои и усыхание отдельных ветвей кроны. При обследовании полностью усохших побегов нами отмечены только следы поражения – лётные отверстия. На буреющих ветвях, в зоне проникновения вредителя и формирования личинки, отмечается утолщение побегов как защитный механизм устойчивости к стресс-фактору (рис. 5, а) и разрушение древесины побега (рис. 5, б).

В результате обработки более 30 срезов под корой побегов обнаружены ходы с личинками (рис. 6, а, б), находящихся на разных стадиях развития, и жуки (рис. 6, с) *L. festiva*.



Рис. 3. Высохшие (а) и поражённые кусты (b) *J. oblonga* в ущелье Истису-Кака.



Рис. 4. Деградирующая популяция редкого вида *J. polycarpus* в ущелье Истису-Кака.



Рис. 5. Утолщение (а) и разрушение древесины (b) побегов *J. polycarpus* в местах проникновения и дозревания личинки *Lamprodila festiva*.

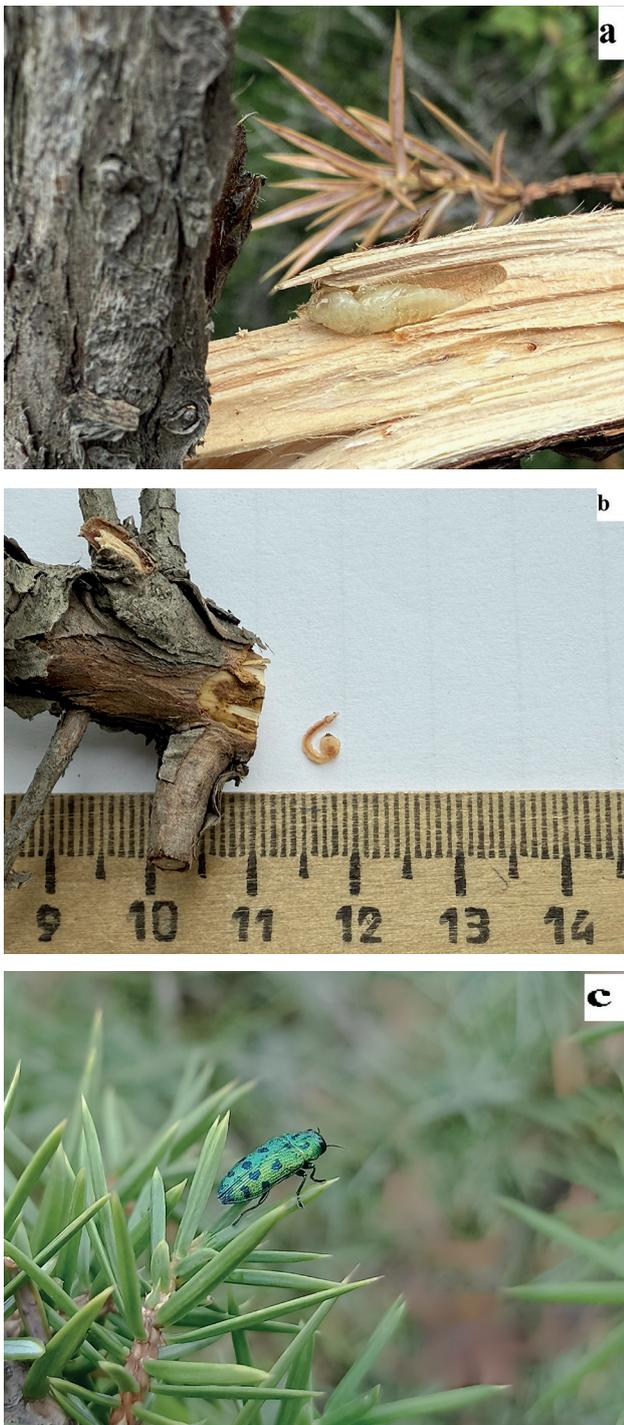


Рис. 6. Зафиксированные стадии развития личинки (а, б) и жук (с) *Lamprodila festiva*.

Обсуждение результатов

Впервые кипарисовая златка на территории Республики Дагестан была обнаружена в 2022 г., когда в зелёных насаждениях придомовых территорий и небольших коммерческих организаций г. Махачкала началось массовое усыхание представителей семейства Кипарисовые (в основном видов родов *Thuja* и *Juniperus*). В 2023 г., после проведённых агрохимических

мероприятий, не добившись результата, домовладельцы и руководители организаций в частном порядке стали привлекать к проблеме специалистов, в том числе сотрудников Горного ботанического сада. Было выяснено, что пострадали растения, приобретённые для озеленения из питомников Ставропольского и Краснодарского краев и Кабардино-Балкарской Республики в 2021–2022 гг.

В 2023 г. началось усыхание колоновидных форм туи западной на территории Дагестанского федерального исследовательского центра РАН. Осенью тщательный анализ коры и срезов вдоль поражённых побегов позволил выявить, что повреждения вызваны личинками кипарисовой златки.

В апреле 2025 г. проведённое сотрудниками Горного ботанического сада обследование усыхающих саженцев *Thuja occidentalis* L. cv. 'Columna' в питомнике в селе Мугерган (Предгорный Дагестан, левый берег реки Самур, граница с Республикой Азербайджан, высота – 600 м над уровнем моря) подтвердило, что поражение их вызвано жизнедеятельностью *Lamprodila festiva*. Саженцы эти также были приобретены для доращивания весной 2023 г. в Кабардино-Балкарской Республике и в Ставропольском крае.

В конце мая этого же года по запросу владельца приусадебного участка, расположенного на прибрежной территории Каспийского моря (г. Махачкала, микрорайон Караман-5, высота – 26 м над уровнем моря), было проведено обследование усыхающих в разной степени саженцев *Thuja occidentalis* L. cv. 'Columna', а также представителей рода *Juniperus*, посаженных осенью 2023 г. В ходе обследования выявлено массовое поражение саженцев личинками и лёт взрослых жуков *Lamprodila festiva*. Посадочный материал также приобретён в Кабардино-Балкарской Республике.

Весной 2025 г. были организованы мониторинговые исследования по ареалу видов рода *Juniperus*, в том числе на территории Талгинского ущелья. На сегодняшний день кипарисовая златка обнаружена нами в можжевеловых редколесьях на склонах передовых хребтов Шамхалдаг и горы Кукуртбаш близ города Махачкала.

Учитывая жизненный цикл вредителя – от одного года в Северной Африке [Nitzu et al., 2016] до 2–3 лет в Словении и Германии [Wermelinger, 2011; Razinger et al., 2013] – и обнаруженное нами массовое заражение представителей семейства Кипарисовые в 2025 г., можно утверждать, что в аридных условиях низменности и нижних предгорий Республики Дагестан длительность жизненного цикла кипарисовой радужной златки также может составлять 2–3 года. Таким образом, проникновение вредителя в государственный природный заказник регионального значения «Истису-Кака», видимо, произошло не позднее 2022 г.

Выводы

На территории заказника регионального значения «Истису-Кака» (Талгинское ущелье) обнаружены можжевельниковые редколесья из *J. oblonga* и *J. polycarpus*, массово поражённые вредителем *Lamprodila festiva*. Обнаружены особи, высохшие полностью, частично и без признаков поражения. Для особей *J. oblonga* соотношение составило 80, 15 и 5%, для *J. polycarpus* – 15, 35 и 50% соответственно.

Наиболее вероятным путём попадания вредителя в Дагестан следует считать экономическую деятельность, связанную с ввозом растительной продукции из регионов юга России и республик Северного Кавказа: Краснодарский край, Кабардино-Балкария, Ставропольский край, Карачаево-Черкессия, Адыгея и др.

Проблема распространения инвазивного вида *L. festiva* представляет угрозу естественным процессам развития ценозов, способствует сокращению биоразнообразия, увеличивает риски исчезновения видов *J. oblonga* и *J. polycarpus* и требует неотложных мер в борьбе с вредителем.

Литература

Волкович Г., Карпун Н.Н. Новый инвазивный вид златок в фауне России – вредитель кипарисовых *Lamprodila (Palmar) festiva* (L.) (Coleoptera, Vuprestidae) // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96 (2). С. 235–248.
Губин А.И., Мартынов В.В., Никулина Т.В. Первая находка кипарисовой радужной златки *Lamprodila (Palmar) festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Vuprestidae)

в Донбассе // Субтропическое и декоративное садоводство. 2020. № 75. С. 96–107. DOI:10.31360/2225-3068-2020-75-96-107
Гурлев И.А. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Дагучпедгиз, 1972. 211 с.
Карпун Н.Н., Волкович М.Г. Кипарисовая радужная златка *Lamprodila (Palmar) festiva* (L.) (Coleoptera: Vuprestidae) – новый инвазивный вредитель на Черноморском побережье Кавказа // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. СПб., 2016. С. 45–46.
Карпун Н.Н., Журавлёва Е.Н. Расширение инвазионного ареала и трофические связи кипарисовой радужной златки *Lamprodila festiva* L. (Vuprestidae: Coleoptera) в России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023. Вып. 244. С. 42–55. DOI: 10.21266/2079-4304.2023.244.42-55
Карпун Н.Н., Шошина Е.И., Плотников А.А., Шевелев С.Г. Выявление трофических связей инвазионных вредителей на базе коллекции дендропарка «Южные культуры» // Сибирский лесной журнал. 2023. № 5. С. 60–67. DOI: 10.15372/SJFS20230508
Львов П. Л. О некоторых замечательных фитоценозах Дагестана // Ботанический журнал. 1976. Т. 61 (1). С. 114–120.
Магомедова М.А. О причинах разнообразия фитоценозов Талгинского ущелья предгорий Дагестана // Вестник ДГУ. Естественные науки. 2011. Вып. 1. С. 76–79.
Магомедова М.А., Магомедов Ш.К. Характеристика природных условий и растительного покрова Талгинского ущелья Дагестана // Вестник Дагестанского государственного университета. 2009. Вып. 6. С. 35–38.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2016 году. М., 2017. 24 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2017 году. М., 2018. 25 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2018 году. М., 2019. 26 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2019 году. М., 2020. 28 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2020 году. М., 2021. 34 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2021 году. М., 2022. 30 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2022 году. М., 2023. 35 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2023 году. М., 2024. 33 с.
Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2024 году. М., 2025. 33 с.

- Садыкова Г.А., Нешатаева В.Ю. Редколесья *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* в Предгорном Дагестане // Ботанический журнал. 2020. Т. 105 (2). С. 179–195. DOI: 10.31857/S0006813619110164
- Сухарев М. Во Владикавказе завезённый вредитель пожирает деревья (web- страница) // Российская газета. 2025. <https://rg.ru/2025/06/24/reg-skfo/na-tuiu-napali.html>. Проверено 25.06.2025.
- Ширяева Н.В. Реальная угроза коллекции кипарисовых в Сочинском парке «Дендрарий» // Научные основы сохранения полноты биоразнообразия в заповедниках и национальных парках. Перспективные для создания ООПТ территории. Ростов-на-Дону: Копицентр, 2023. Вып. 15. С. 381–387.
- Ширяева Н.В. Чужеземные фитофаги и проблемы защиты лесов в Сочинском национальном парке // Труды Мордовского государственного природного заповедника. 2022. Т. 31. С. 54–72. DOI: 10.24412/cl-31646-2686-7117-2022-30-54-72
- Keszthelyi S. & Somfalvi-Tóth, Katalin. A story of becoming a horticultural threat, cypress jewel beetle *Lamprodila festiva* (Coleoptera, Buprestidae): analytical approach of its European escalation based on bibliographical sources // *Ecologica Montenegrina*. 2024. Vol. 73. P. 54–57. DOI:10.37828/em.2024.73.6
- Khachikov E.A., Kazeev K.S. & Poushkova S.V. The cypress jewel beetle *Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Buprestidae) – A real threat to the relict juniper forests of the Black Sea coast of the Caucasus // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2023. Vol. 14. 93–96. DOI: 10.1134/S2075111723010058
- Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelshtam M.Yu., Vasaitis R., Volkovitsh M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V. Invasive and Emerging Insect Pests in Forests and Urban Plantations of Russia: Origin, Pathways, Damage, and Management // *Forest*. 2022. Vol. 13 (4). P. 521. DOI: 10.3390/f13040521
- Nitzu E., Dobrin I., M. Dumbravă and Gutue M. The range expansion of *Ovalisia festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Buprestidae) in Eastern Europe and its damaging potential for Cupressaceae. *Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa”*. 2016. 58 (1-2). P. 51–57.
- Razinger J., Žerjav M. and Modic Š. Thuja occidentalis L. is commonly a host for cypress jewel beetle (*Ovalisia festiva* L.) in Slovenia // 11th Slovenian Plant Protection Society congress with international participation. At: Bled, Slovenia. Volume: Zbornik predavanj in referatov z 11. Slovenskega posvetovanja o varstvu rastlin z mednarodno udeležbo. Bled, Ljubljana. 2013. P. 359–365.
- Schmidt G., Diószegi M.S., Szabó V. and Hrotkó K. Cypress borer (*Lamprodila festiva*), a new urban pest in Hungary // *Plants in Urban Areas and Landscape*. Slovakia. 2014. P. 32–34. DOI: 10.15414/2014.9788055212623.32-34
- Shiryayeva N.V. Heavy losses of thuja (*Thuja*, Cupressaceae) in the Sochi “Arboretum Park” // *Invasive dendrophilous organisms: challenges and protection operations*. Under the general edition of Gninenko Yu. I. 2019. Pushkino: VNIILM, 37–45 p.
- Wermelinger B. Der Grüne Wacholder-Prachtkäfer. g’plus die Gartner-Fachzeitschrift. 2011. No. 3. S. 30.

***LAMPRODILA FESTIVA* (LINNAEUS, 1767) (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) IN JUNIPER WOODS OF THE STATE NATURE RESERVE OF REGIONAL SIGNIFICANCE “ISTISU-KAKA” (REPUBLIC OF DAGESTAN)**

© 2025 Sadykova G.A.*, Aliev Kh.U.**

Mountain Botanical Garden DFRC RAS
e-mail: *sadykova_gula@mail.ru; **alievxu@mail.ru

The paper presents information about the threatening spread of an invasive pest of the Cupressaceae family – the cypress rainbow borer (*Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767) and the first finding of the pest on the territory of the State Nature Reserve of regional significance “Istisu-Kaka” (Republic of Dagestan).

Reconnaissance studies conducted in 2025 in juniper sparse forests of Foothill Dagestan on an area of more than 80 hectares on the territory of the Nature Reserve “Istisu-Kaka” revealed damage to individuals of the Red Book species of Dagestan and Russia *Juniperus polycarpus* C. Koch and resource species *Juniperus oblonga* M. Bieb.

As a result of examining about 250 individuals of juniper and processing more than 30 sections, signs of damage characteristic of both species were identified: browning of needles; drying out of individual branches of the crown; flight holes; thickening of shoots in the area of larval laying and caterpillar maturation; caterpillar passages and destruction of wood; drying of the bush.

The percentage of healthy, affected and dry individuals (5%, 15%, 80% for *J. oblonga* and 15%, 35%, 50% for *J. polycarpus*, respectively) in the population was determined.

Taking into account the rate of spread of the pest *Lamprodila festiva*, the scale and degree of damage to individuals of the genus *Juniperus* in the population and the absence of phytosanitary measures, we can speak about complete degradation and possible disappearance of juniper populations in the territory of the Istisu-Kaka Nature Reserve and Foothill Dagestan as a whole within a 5-10-year period.

Key words: invasion, pest, *Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767), «Istisu-Kaka» Nature Reserve, protected species, *Juniperus polycarpus* K. Koch, *Juniperus oblonga* M. Bieb., Dagestan.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ЧУЖЕРОДНОЙ АМФИПОДЫ *GMELINOIDES FASCIATUS* (CRUSTACEA: AMPHIPODA) В ВЫГОЗЕРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ВОДОСБОРЕ БЕЛОМОРСКО-БАЛТИЙСКОГО КАНАЛА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2025 Сидорова А.И.

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук
e-mail: bolt-nastya@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.07.2025. После доработки 07.12.2025. Принята к публикации 04.02.2025

Выгозерское водохранилище расположено на субарктической территории, севере Европейской части России и является компонентом Беломорско-Балтийского водного пути. Представлены результаты исследований литоральных донных биоценозов Выгозерского водохранилища, оз. Воицкое и р. Сегежа в июне 2025 г. Показано, что чужеродный вид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) (Crustacea: Amphipoda) идентифицирован на станциях литорали, близко расположенных к судоходным путям. Довольно быстрое расселение байкальского вида *G. fasciatus* других водоёмов даёт основание предполагать, что в ближайшие годы эти амфиподы могут колонизировать всю прибрежную зону Выгозерского водохранилища.

Ключевые слова: новые местонахождения; амфиподы; *Gmelinoides fasciatus*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-89-96

Введение

Водный фонд Российской Федерации и его ресурсы являются национальным достоянием страны. При этом Северо-Запад европейской территории России (ЕТР), один из самых обеспеченных водными ресурсами регионов России, испытывает большую нагрузку на водные объекты (поверхностные и подземные) от антропогенной деятельности: влияние сброса сточных вод населённых пунктов, влияние сельского хозяйства, феррелеводческих хозяйств, воздействия предприятий, выпускающих водоёмкую продукцию (целлюлозно-бумажная, металлургическая промышленность), объектов гидроэнергетики, водного транспорта, а также изменений и изменчивости климата. В связи с интенсификацией деятельности по освоению ресурсов Арктики важным становится режим эксплуатации водных объектов Северо-Запада ЕТР, в частности объектов Беломорско-Балтийского водного пути. Здесь расположены два крупнейших озера-водохранилища Северо-Запада России: Верхне-Свирское (Онежское озеро) и Выгозерское. Эти водоёмы имеют важное

значение для экономики России. Они используются для питьевого и промышленного водоснабжения, гидроэнергетики, водного транспорта, рекреации, добычи биоресурсов [Крупнейшие..., 2015].

Речные бассейны Европы связаны между собой, в результате чего водные животные способны мигрировать активно или пассивно (например, с балластными водами или прикрепляясь к корпусу судов) из одного географического региона в другой. Существует четыре инвазионных коридора между южными и северными европейскими морями, по которым чужеродные виды способны перемещаться [Galil et al., 2007]. В частности, северный коридор включает маршрут р. Волга → оз. Белое → Онежское оз. → Ладожское оз. → р. Нева → Балтийское море [Bij de Vaate et al., 2002]. Этот крупнейший внутренний европейский инвазионный коридор состоит примерно из 6500 км водных путей, представляющих так называемую Единую глубоководную систему России с 21 внутренним портом международного значения и связывающих четыре основных водораздела в Европей-

ской России (бассейны Чёрного, Каспийского, Балтийского и Белого морей). Река Волга представляет собой самый длинный участок в Северном инвазионном коридоре. Эта река длиной 3530 км включает 12 крупных и более 300 средних и мелких водохранилищ [Panov et al., 2007].

За последние сто лет во всём мире резко возросло число случаев преднамеренной и непреднамеренной интродукции чужеродных видов [Seebens et al., 2017]. Несмотря на длительную историю инвазий видов в России, количество интродуцированных чужеродных видов росло нелинейно в течение последних 76 лет [Petrosyan et al., 2023]. Процесс проникновения чужеродных видов в водные экосистемы Северо-Запада России в последнее время протекает довольно интенсивно [Курашов и др., 2018; Barbashova et al., 2021]. Одним из важнейших факторов, способствующих проникновению в новые водные экосистемы многих видов амфипод, стало устранение человеком естественных барьеров между разными водными бассейнами. В расселении беспозвоночных заметную роль также играют водный транспорт (судоходство) и преднамеренная интродукция [Березина, 2004]. Амфиподы – один из самых активных видов-вселенцев, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов, что приводит к существенным изменениям в экосистемах-реципиентах [Jazdzewski, Konopacka, 2002; Arbačiauskas, 2002; Berezina, 2007].

Чужеродный вид *G. fasciatus* постоянно расширяет свой современный ареал, продвигаясь из мест вселения вверх и вниз по течению водотоков [Berezina, 2007; Panov and Berezina, 2002]. Данный вид за последние 60 лет широко распространился в озёрно-речных системах Северо-Запада России в результате преднамеренной интродукции и последующего расселения [Сидорова, 2024; Березина, 2023].

Развитие туризма на северных и арктических территориях является всё более актуальным в настоящее время [Морозов, 2024]. В связи с этим изучение современного состояния водных объектов северных территорий относится к одному из значимых направле-

ний исследований российских и зарубежных учёных. Учитывая специфику физико-географического положения, хрупкость и уязвимость природных систем актуальным является изучение современного состояния водных объектов [Морошкина и др., 2022]. Цель исследования – изучить современное состояние литоральных донных сообществ Выгозерского водохранилища и водосбора Беломорско-Балтийского канала, а также уточнить статус чужеродной амфиподы *G. fasciatus* в водохранилище и оценить её значение в макрозообентосе.

Выгозерское водохранилище – крупнейший водоём в бассейне р. Выг и один из самых больших по площади в Карелии – в естественном состоянии существовало до 1931 г. В результате хозяйственной деятельности оно дважды претерпело существенные изменения. Первое крупное преобразование связано со строительством в 1932 г. Беломорско-Балтийского канала (ББК), соединившего Белое море с Онежским озером. Выгозерское водохранилище, созданное в 1933 г. на базе Выгозера и ряда других более мелких озёр путём повышения их уровня Надвоицкой регулирующей плотиной (подпор уровня воды Выгозера составил свыше 6 м), стало частью трассы ББК (рис. 1).

В течение последних 50 лет экосистема Выгозерского водохранилища претерпела ряд коренных преобразований. За этот период



Рис. 1. Расположение станций отбора макрозообентоса на литорали Выгозерского водохранилища, оз. Воицкое и р. Сегежа.

антропогенная нагрузка (сброс сточных вод ЦБП, интенсивность судоходства) многократно менялась. Основным источником локального загрязнения водоёма, преобразованного в связи со строительством ББК в водохранилище (1932–1933 гг.), является Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат (ЦБК), начало функционирования которого приходится на конец 1930-х годов прошлого столетия. Если в начальный период функционирования ЦБК опасности эвтрофирования водоёма не существовало и озёрная экосистема подвергалась воздействию в основном высоких концентраций токсических веществ, образующихся при сульфатном способе варки целлюлозы, то в последующий период после ввода в эксплуатацию (1976–1981 гг.) станции биологической очистки происходит антропогенное эвтрофирование северной части Выгозерского водохранилища, обусловленное высокими концентрациями биогенных элементов в сточных водах предприятия. В последние 20 лет в связи с резким уменьшением фосфорной нагрузки наблюдается деэвтрофирование Выгозерского водохранилища, т.е. процессы восстановления его экосистемы и снижение трофического статуса [Крупнейшие..., 2015].

Материалы и методы

На литорали Выгозерского водохранилища и водосбора Беломорско-Балтийского канала синхронно на всех станциях в один день 5 июня 2025 г. были отобраны пробы макрозообентоса (см. рис. 1). Мониторинговая станция 1 на р. Сегежа представлена каменистой литоралью с зарослями макрофитов главным образом осоки. На станциях 2 и 3 биотоп представлен камнями с песком. Станция 2 расположена в черте города Сегежа вблизи судоход-

ного пути ББК. Точка отбора 4 находится в оз. Воицкое, характеризуется илистым биотопом. Станция 5 в д. Надвоицы расположена в непосредственной близости к судовому ходу около 10-го шлюза ББК и представлена каменисто-песчаным биотопом (табл. 1).

Отбор и обработку проб осуществляли в соответствии с руководствами по сбору пресноводного бентоса [Методы..., 2024]. Для отбора проб бентоса использовали трубчатый металлический пробоотборник Панова-Павлова площадью захвата 0,07 м² и высотой 0,65 м [Панов и Павлов, 1986]. Цилиндр опускали на дно и вращательными движениями заглубляли в грунт на 5–7 см таким образом, чтобы верхний край цилиндра находился над поверхностью воды. Ограниченный цилиндром объём воды взмучивали и тщательно, в течение нескольких минут, облавливали сачком. При этом содержимое сачка периодически переносили в ёмкость с водой. Затем осматривали камни, находящиеся на дне, и растения. Животных с камней также переносили в пробу. Сборы проводили на глубине до 0,4 м из 6 точек, находящихся друг от друга на расстоянии примерно 5 м. Всего было собрано на пяти станциях в совокупности 30 проб макрозообентоса, а именно: на каждой станции 6 проб. Идентификация организмов макрозообентоса производилась с помощью микроскопа ЛОМО Микмед-6 (ЛОМО, Россия) в соответствии с определителем [Алексеев и Цалолыхин, 2016]. В лаборатории сырую массу фиксированных в формалине особей *G. fasciatus* определяли путём взвешивания после сушки на фильтровальной бумаге с точностью 0,0001 г, используя лабораторные аналитические весы ВЛ-124В (ГОСМЕТР, Россия).

Таблица 1. Координаты станций и характеристика биотопа отбора проб макрозообентоса в Выгозерском водохранилище, оз. Воицкое и р. Сегежа, 5 июня 2025 г.

Название станции	Координаты	Координаты	Описание	Температура воды, °С	Тип биотопа
Станция 1	63°36.145′	034°12.504′	р. Сегежа	18,8	Камни, песок, заросли осоки
Станция 2	63°44.033′	034°21.856′	г. Сегежа	15,0	Камни, песок
Станция 3	63°49.913′	034°14.531′	Майгуба	16,5	Камни, песок
Станция 4	63°52.362′	034°18.384′	оз. Воицкое	20,0	Ил
Станция 5	63°51.674′	034°19.596′	д. Надвоицы	13,0	Камни, песок

Стадии эмбрионального развития идентифицировали по Weygoldt [1924] и Skadsheim [1982] [цит. по Рокл, 1993]. Первая стадия: недавно отложенные яйца, которые могут быть окружены гиалиновой оболочкой, видны отдельные бластомеры, число которых не больше 64; 2-я стадия: гиалиновая оболочка исчезла, яйцо выглядит однородным, яйцевые мембраны плотно прилегают к эмбриону; 3-я стадия: у эмбриона появляется вентральная щель, продолжающаяся в подковообразную борозду и отделяющая брюшко от цефалоторакса; 4-я стадия: видны зачатки конечностей; 5-я стадия: пищеварительная система эмбриона содержит жёлтые пигментные клетки, зачатки конечностей членистые; 6-я стадия: видны оранжево-красный цефалоторакс, глаза, двухветвистые сегментированные конечности; 7-я стадия: вылупление из яиц и свободно плавающая молодь. Статистическую обработку данных выполняли согласно методическим указаниям [Ивантер и Коросов, 2010].

Результаты

Результаты исследования показали, что макрозообентос литоральной зоны водохранилища и водосбора Беломорско-Балтийского канала достаточно разнообразен и представлен основными группами донных беспозвоночных. В составе идентифицировано 14 групп различного таксономического ранга, основу которых составляют группы, широко распространённые как в литоральной зоне водохранилища в целом, так и в большинстве водоёмов Северо-Запада России. Наиболее распространёнными и многочисленными группами являлись малощетинковые черви *Oligochaeta* (100% встречаемости), личинки подёнок *Ephemeroptera* (100% встречаемости), личинки хирономид *Chironomidae* (80% встречаемости). Редко отмечены двустворчатые моллюски *Bivalvia* (20% встречаемости) и брюхоногие моллюски (20% встречаемости) (табл. 2). Амфиподы отмечены на двух станциях (Ст.2 и Ст.5), близко расположенных к судоходным путям, по которым суда проходят по ББК. Показано, что бокоплавцы представлены одним видом-вселенцем *G. fasciatus*. Средняя численность данного

вида составила от 0,03 до 0,21 тыс.экз/м² при средней биомассе от 0,10 до 0,51 г/м². Популяция *G. fasciatus* представлена взрослыми особями, включая самок с яйцами. На станции 2 в черте города Сегежа чужеродный вид доминировал по численности (50% от общей численности макрозообентоса) и биомассе (91% от общей биомассы макрозообентоса).

Аборигенный вид *Gammarus lacustris* Sars 1863 нигде не был зарегистрирован на изученных местообитаниях, хотя ранее в 1950–1960-х годах в Выгозерском водохранилище данный вид отмечали [Александров и др., 1959].

Обсуждение

Комплексные исследования сообществ водных растений и животных на различных литоральных участках Выгозерского водохранилища и его заливах проводились с 1964 г. [Соколова, 1978].

В 1950–1960-е годы в Выгозерском водохранилище встречались три вида амфипод – палеарктический *Gammarus lacustris* G. O. Sars 1863 (синоним *Rivulogammarus scandinavicus*) и два гляциальных реликта *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars 1867 и *Monoporeia affinis* (Lindström 1855) [Александров и др., 1959]. Реликтовые мизиды *Mysis relicta* Lovén 1862 отмечалась также в Выгозере в середине прошлого века [Александров и др., 1959]. В 1976 г. численность *P. quadrispinosa* составляла 3 экз/м² при биомассе 0,6 г/м² [Соколова, 1978]. Ранее типичные как для профундальных, так и для верхнелиторальных биотопов амфиподы *G. lacustris* и *P. quadrispinosa* в 2011 г. не были обнаружены [Березина и др., 2013]. Эти ракообразные относятся к холодолюбивым оксифильным видам, оптимумом для которых являются температура 6–12°C и высокое содержание кислорода в воде (80–100%). В период зимней стагнации воды в отдельных районах водохранилища, особенно в северных, наиболее загрязненных сточными водами ЦБК, отмечали дефицит кислорода – до 40% [Соколова, 1978]. Вероятно, неблагоприятный кислородный режим стал причиной исчезновения этих ракообразных.

Возможное расселение видов-вселенцев предсказывал В.Е. Панов с соавторами по

Таблица 2. Таксономическая структура и средние количественные характеристики сообществ макрозообентоса на литорали Выгозерского водохранилища и водосбора Беломорско-Балтийского канала в 2025 г.

Станция	Численность, тыс. экз/м ²														
	N общ.	Amph.	Olig.	Chir.	Biv.	Gastrop.	Hydrac.	Cerat.	Ephem.	Trich.	Coleopt.	Dipt.	Hirud.	Plec.	Heter.
Ст.1	5,69± 0,93	0	3,47± 0,45	0,30± 0,14	0,17± 0,19	0,01± 0,01	0,03± 0,04	0,30± 0,04	0,82± 0,17	0,01± 0,01	0,84± 0,68	0	0,01± 0,01	0,01± 0,01	0,01± 0,01
Ст.2	0,42± 0,07	0,21± 0,17	0,03± 0,03	0,10± 0,01	0	0	0	0	0,04± 0,±01	0	0	0,01± 0,01	0	0,01± ±0,01	0,01± 0,01
Ст.3	0,54± 0,10	0	0,03± 0,03±	0	0	0	0,01± 0,01	0	0,04± 0,01	0,06± 0,01	0,38± 0,01	0	0,01± 0,01	0	0
Ст.4	0,21± 0,03	0	0	0,03± 0,04	0	0	0	0,10± 0	0,06± 0,02	0	0	0,01± 0,01	0	0	0,01± 0,01
Ст.5	1,02± 0,21	0,03± 0,03	0,13 ±0,0,6	0,75± 0,75	0	0	0	0,03± 0,04	0,03± 0,04	0,04± 0,04	0	0	0	0,01± ±0,01	0
Станция	Биомасса, г/м ²														
	В общ.	Amph.	Olig.	Chir.	Biv.	Gastrop.	Hydrac.	Cerat.	Ephem.	Trich.	Coleopt.	Dipt.	Hirud.	Plec.	Heter.
Ст.1	4,47± 0,68	0	2,47 0,77	0,07± 0	0,74± 0,63	0,10± 0,01	0	0,17± 0	0,45± 0	0	0,28± 0	0	0,16± 0,19	0	0,03± 0,04
Ст.2	0,56± 0,68	0,51± 0,09	0	0,01± 0,01	0	0	0	0	0,03± 0,04	0	0	0,01± 0,01	0	0	0
Ст.3	0,84± 0,15	0	0,01 ±0,01	0	0	0	0	0	0,12± 0,06	0,23± 0,05	0,12± 0,06	0	0,35± 0,44	0	0
Ст.4	3,23± 0,7	0	0,00	0,02± 0,01	0	0	0	0,10± 0	0,67± 0,37	0	0	2,41± 1,19	0	0	0,03± 0,04
Ст.5	0,71 ±0,1	0,10± 0,11	0,06± 0	0,35± 0,16	0	0	0	0,02± 0	0,08± 0	0,10± 0,06	0	0	0	0	0
f, %		40	100	80	20	20	40	60	100	60	40	40	40	60	60

Примечание: N общ. – численность общая, тыс. экз/м²; Вобщ. – биомасса общая, г/м²; f – частота встречаемости на станции, %; Amph – Amphipoda; Olig. – Oligochaeta; Chir. – Chironomidae L.; Biv. – Bivalvia; Gastrop. – Gastropoda; Hydrac. – Hydracarina; Cerat. – Ceratopogonidae; Ephem. – Ephemeroptera; Trich. – Trichoptera; Coleopt. – Coleoptera; Dipt. – Diptera; Hirud. – Hirudinea; Plec. – Plecoptera; Heter. – Heteroptera.

направлению Онежского озера → Беломорско-Балтийский канал → Белое море [Panov et al., 2007]. По данным Н.А. Березиной [2004], при попадании вида-вселенца в новые для него условия, где отсутствует естественное ограничение его расселения и нет хищников, паразитов и конкуренции, создаётся идеальная ситуация для роста численности (или биомассы). Сначала это происходит незаметно и медленно, затем становится быстрым, что может привести к популяционному взрыву. При отсутствии ограничений со стороны условий среды такой рост может продолжаться неограниченно долго. Как правило, в природе на определённом этапе наращивания численности видом возникает лимитирование теми или иными факторами среды. Это приводит к замедлению роста численности (или биомассы), достижению верхнего предела и дальнейшему поддержанию этих показателей примерно на одном уровне. Для большинства видов амфипод характерен именно такой вид наращивания численности в новых местообитаниях.

На изученных местообитаниях в Выгозерском водохранилище популяция *G. fasciatus* во время исследования представлена только взрослыми особями с длиной тела у самок 3,2–6,5 мм и биомассой 1,2–5 мг, у самцов с длиной тела 3,6–9,2 мм и биомассой 1,3–6,1 мг. Половая структура популяции представлена на станции 5 соотношением 1:1 (рис. 2). На станции 2, которая расположена в черте города Сегежа, по соотношению преобладали самки над самцами, также были отмечены

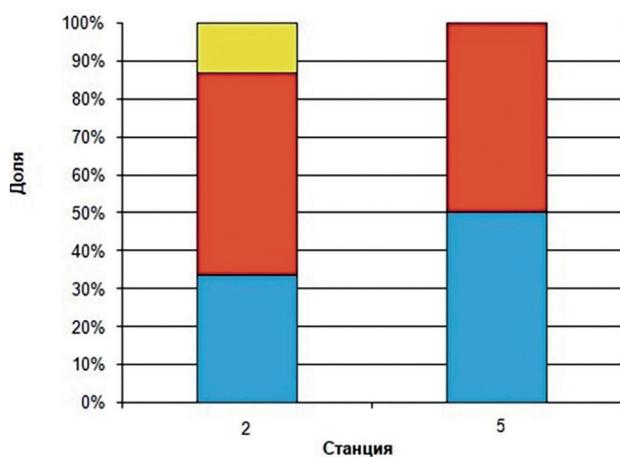


Рис. 2. Половой состав популяции и доля яйценозных самок *G. fasciatus* в Выгозерском водохранилище.

самки с отложенными яйцами 3-й стадии развития по классификации по Weygoldt [1924] и Skadsheim [1982] [цит. по Рокл, 1993].

По литературным данным, в Онежском озере плодовитость самок данного вида изменялась от 3 до 24 яиц на самку [Sidorova, 2022]. Для популяции этого вида, обитающей в Петрозаводской губе Онежского озера, характерно преобладание доли самок над долей самцов и образование «гаремов». Индивидуальная плодовитость в Выгозерском водохранилище укладывалась в пределы варьирования по северо-западу Европейской части России и составила от 6 до 8 яиц на самку.

Возможно, адаптация чужеродного вида *G. fasciatus* севернее границы распространения в европейской части России 62° с.ш. [Сидорова, 2024] связана с изменением климата, и амфипode достаточно количество градусо-дней для развития в новых местообитаниях. Так, озёра в Северном полушарии в последние десятилетия имеют общие тенденции к более позднему замерзанию (на 1,6 дня за 10 лет) и раннему разрушению ледяного покрова (1,9 дня за 10 лет), а также к сокращению продолжительности ледостава на 4,3 дня за десятилетие [Benson et al., 2012]. Так, в Ладожском озере наблюдается тенденция установления ледяного покрова позже на 1–6 дней, а вскрытия – на 14 дней раньше. В Онежском озере продолжительность ледового покрова за 60-летний период наблюдения (1955–2015 гг.) уменьшилась на 50 дней. Также отмечены тренды на сокращение ледоставного периода для водоёмов республики Карелия: Сегозеро, Топозеро, Выгозеро, Сямозеро, Водлозеро, Ругозеро, Тулмозеро [Филатов и др., 2014; Ефремова и Пальшин, 2017; Filatov et al., 2019].

Заключение

В целом особенности репродуктивной биологии популяции чужеродного вида *G. fasciatus*, обитающего на литорали Выгозерского водохранилища, свидетельствуют о том, что в новом водоёме амфипода нашла вполне благоприятные условия для своего существования. Поскольку данный вид способен к расселению и доминированию в донном сообществе, необходимо регулярно прово-

дить мониторинг Выгозерского водохранилища по гидробиологическим показателям.

Финансирование

Исследование выполнено при финансовой поддержке государственных заданий FMEN-2026-0008 и FMEN-2021-0007 КарНЦ РАН.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности

Сидорова А.И. благодарит главного гидролога лаборатории географии и гидрологии ИВПС КарНЦ РАН С.М. Сидорова за помощь при отборе гидробиологического материала.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Александров Б.М., Макарова Е.Ф., Смирнов А.Ф. Озеро Выгозеро (водохранилище) // Озёра Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство: справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. С. 482–501.
- Алексеев В.А., Цалолихин С.Я. (ред.) Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.2: Зообентос. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 457 с.
- Березина Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 254–268.
- Березина Н.А. Анализ фауны амфипод континентальных водоёмов Северо-Запада европейской части России // Зоологический журнал. 2023. Т. 102, № 10. С. 1104–1117. DOI: 10.31857/S0044513423090039
- Березина Н.А., Губелит Ю.И., Жакова Л.В., Тимакова Т.М., Петухов В.А., Шаров А.Н. Структурные характеристики биотических сообществ каменистой литорали Выгозерского водохранилища // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2013. № 6. С. 52–62.
- Ефремова Т.В., Пальшин Н.И. Ледовая фенология и термическая структура озёр северо-запада России в период ледостава (по данным многолетних наблюдений) // Озёра Евразии: проблемы и пути их решения: мат. 1-й Международной конференции. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 222–228.
- Ивантер Э.В., Коросова А.В. Элементарная биометрия. Петрозаводск, 2010.
- Крупнейшие озёра-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 375 с.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова и др. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции её изменения в конце XX – начале XXI в. // Биосфера. 2018. № 10 (2). С. 65–121. <http://www.doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439>
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод / А.В. Крылов, И.А. Барышев, Д.М. Безматерных [и др.]; под ред. А.В. Крылова; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, Ярославская обл.: ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с.
- Морозов А.А. Современные туристские практики северных и арктических территорий // Арктика и Север. 2024. № 57. С. 155–167. DOI: 10.37482/issn2221-2698.2024.57.155
- Морошкина М.В., Васильева А.В., Кондратьева С.В. Методический подход к изучению туристских систем северных и арктических регионов Российской Федерации (на примере Европейского Севера) // Арктика: экология и экономика. 2022. Т. 12, № 3. С. 376–386. DOI: 10.25283/2223-4594-2022-3-376-386
- Сидорова А.И. История расселения амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea) в водоёмах северо-запада России // Трансформация экосистем. 2024. № 7 (4). С. 219–242. <https://doi.org/10.23859/estr-230202>
- Соколова В.А. Донная фауна Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1978. С. 89–103.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учёта водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22, № 6. С. 87–88.
- Филатов Н.Н., Руховец Л.А., Назарова Л.Е. и др. Влияние изменения климата на экосистемы озёр Севера Европейской территории России // Учёные записки российского государственного гидрометеорологического университета. 2014. 34: 48–55.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans. In: Leppäkoski E. et al. (eds.), Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 2002. 104–115.
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species the littoral of Lake. Russian Journal of Biological Invasions 12 (2), 2021. 136–147. <http://www.doi.org/10.1134/S20751172102003X>
- Benson B.J., Magnuson J.J., Jensen O.P. et al. 2012. Extreme events, trends, and variability in Northern Hemisphere

- lake-ice phenology (1855–2005). *Climatic Change* 112: 299–323.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridae) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences. *Hydrobiologia* 590, 2007. 15–19.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. 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.
- Filatov N., Baklagin V., Efremova T. et al. 2019. Climate change impacts on the watersheds of Lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data. *Inland Waters* 9: 130–141. DOI: 10.1080/20442041.2018.1533355
- Galil B.S., Nehring S. and Panov V.E. Waterways as invasion highways – Impact of climate change and globalization. In: Nentwig W: *Biological Invasions. Ecological Studies* Nr. 193, Springer, Berlin. 2007. pp. 59–74.
- Jazdzewski K., Konopacka A. Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder basins and the southern Baltic Sea. In: Leppäkoski E. et al. (eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 2002. 384–398.
- Panov V.E., Berezina N.A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). In: Leppäkoski, E. et al. (eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 2002. 96–103.
- Panov V.E., Dgebuadze Y.Y., Shiganova T.A. et al. A risk assessment of biological invasions: inland waterways of Europe – the northern invasion corridor case study. In: Francesca Gherardi (ed) *Freshwater bioinvaders: profiles, distribution, and threats*. *Invading Nature-Springer Series in Invasion Ecology*. Vol. 2. 2007. Pp. 639–656.
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A. (2023) The TOP 100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modelling. *NeoBiota* 82: 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Pockl M. Reproductive potential and lifetime potential fecundity of the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* in Austrian streams and rivers // *Freshwater Biology*. 1993. 30. P. 73–91.
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E. et al. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8 (1), 2017. 14435. <http://www.doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sidorova A.I. Features of reproductive biology of invasive species *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) inhabiting the lake Onega // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2022. Vol. 53, no. 3. Pp. 198–207. DOI: 10.1134/S1062360422030079

FIRST DETECTION OF THE INVASIVE AMPHIPOD *GMELENOIDES FASCIATUS* (CRUSTACEA: AMPHIPODA) IN THE VYGOZERSKOE RESERVOIR AND THE WATER CATCHMENT OF THE WHITE SEA-BALTIC CANAL (REPUBLIC OF KARELIA)

© 2025 Sidorova A.I.

Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
e-mail: bolt-nastya@yandex.ru

The Vygozero Reservoir is located in the Subarctic territory, the north of the European part of Russia, and is a component of the White Sea-Baltic Waterway. The results of studies of the littoral bottom biocenoses of the Vygozero Reservoir, Lake Voitskoe and the Segezha River in June 2025 are presented. It is shown that the invasive species *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) (Crustacea: Amphipoda) was identified at littoral stations located close to shipping routes. The fairly rapid dispersal of the Baikal species *G. fasciatus* to the littoral of other water bodies gives reason to assume that in the coming years these amphipods may colonize the entire littoral zone of the Vygozero Reservoir.

Keywords: new locations; amphipods; *Gmelinoides fasciatus*.

ИХТИОФАУНА АЛАКОЛЬСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЁР И ПУТИ ЕЁ ФОРМИРОВАНИЯ: ОБЗОР

© 2025 Соколовский В.Р.¹, Тимирханов С.Р.², Пазылбеков М.Ж.³

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»)

²НАО «Казахский научно-исследовательский институт Каспийского моря»

³ТОО «Halyk Balyk»

e-mail: sokol59@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2025. После доработки 20.02.2026. Принята к публикации 26.02.2026

В обзоре описаны все находки чужеродных видов рыб в водоёмах Алакольской системы озёр. Всего в Алакольские озёра было интродуцировано 25 видов рыб, из которых 9 вселялось преднамеренно, остальные попали в бассейн случайно. В прошлом веке основной целью интродукции было повышение рыбопродуктивности озёр, в настоящее время интродукции происходят случайно, в основном за счёт трансграничного переноса новых видов по течению р. Емель с территории Китайской Народной Республики. Натурализация инвазивных видов привела к настоящему времени к вытеснению аборигенных видов из концевых равнинных водоёмов в предгорную зону и зарослевые биотопы. Эндемичный вид, балхашский окунь, сохраняет высокую численность в глубоководной части оз. Алаколь и на зарослевых биотопах придаточных водоёмов. Появление в последние годы хищников, способных охотиться на зарослевых биотопах (щука, сом амурский и змеёголов), ставит под угрозу существование популяций окуня на зарослевых биотопах. Предполагается, что проникновение в Алакольские озёра хищника, способного заселить глубоководную зону оз. Алаколь с её солёностью до 11‰, будет представлять угрозу дальнейшему существованию популяции балхашского окуня с высокой численностью. Предложены меры по снижению рисков для существования многочисленных популяций балхашского окуня в водоёмах Алакольской системы озёр.

Ключевые слова: инвазия, чужеродный вид, трансграничный коридор, р. Емель.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-97-115

Введение

Инвазия чужеродных видов – один из факторов, приводящий к существенным преобразованиям пресноводных экосистем [Биологические инвазии. ..., 2004; Болотова и др., 2010; Стрельников и др., 2016; Дгебуадзе, 2023].

Появление не свойственных региону видов приводит к трансформации рыбного населения. В Балкаш-Алакольском бассейне вселенцы вытеснили представителей аборигенной ихтиофауны (включая несколько эндемичных видов) из озёр в придаточную систему или в реки [Соколовский и др., 2005; Жаркенов, Исбеков, 2014; Касымбеков, Пазылбеков, 2020]. В настоящее время проникновение чужеродных видов в озёра Алакольской системы продолжается, и с каждым новым вселенцем повышается риск исчезновения аборигенных эндемичных видов, в первую очередь балхашского окуня (*Perca schrenkii* Kessler, 1874). В настоящей работе

обобщены данные обо всех инвазивных видах, попавших в Алакольские озёра до 2025 г., обсуждается роль р. Емель как инвазивного коридора и проведена оценка риска сокращения численности балхашского окуня в случае проникновения в бассейн хищников, способных охотиться на зарослевых биотопах.

Целью настоящей работы является оценка рисков дальнейшего сокращения численности аборигенных видов под воздействием новых интродуцентов, проникающих в бассейн различными путями.

Материал и методы исследования

Алакольская система озёр располагается в центре одноименной впадины на юго-востоке Казахстана. Озёра являются звеном в цепи озёр, начинающейся в Китае (оз. Эби-Нур) и продолжающейся на территории Республики Казахстан (озёра Жаланашколь, Алаколь, Кошкарколь, Сасыкколь) (рис. 1).

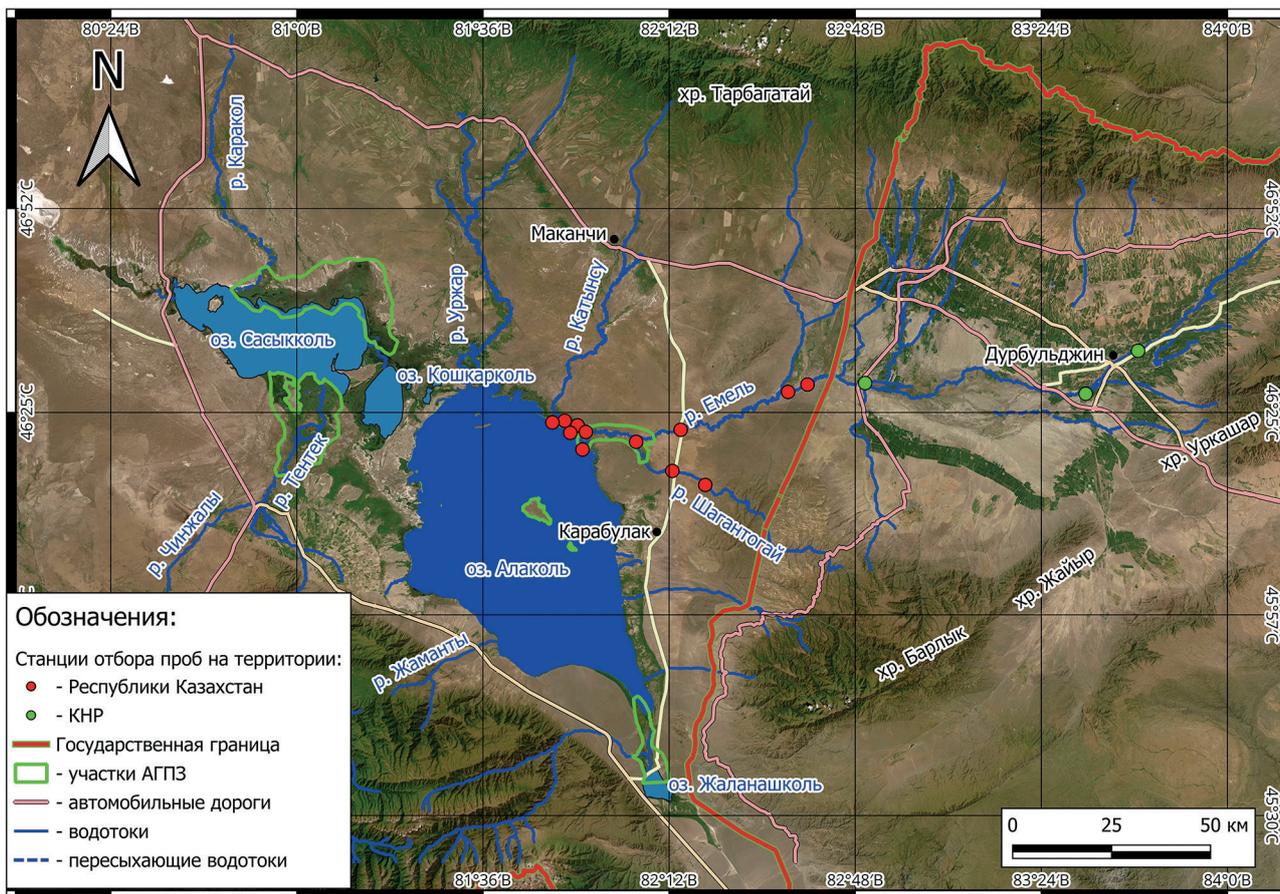


Рис. 1. Алакольская система озёр.

Озёра имеют значительные различия по гидрологическим параметрам (табл. 1). Самым крупным и глубоким является оз. Алаколь.

В оз. Алаколь впадает более 15 притоков, из которых основными являются Уржар, Емель и Катынсу на севере и северо-востоке и Ыргайты и Жаманты на юго-западном побережье. Несколько водотоков являются трансграничными, но реки Емель и Шагантогай крупнейшие из них. Озеро Сасыкколь питают три притока: на юго-востоке р. Тентек, на севере р. Каракол, на западе р. Ай. Ос-

новной сток рек Ай и Каракол в маловодные годы расходуется на орошение, испарение и транспирацию в низовьях рек, и их воды не доходят до озера. Кошкарколь не имеет речных притоков и питается за счёт перетока воды из оз. Сасыкколь. Озеро Жаланашколь пополняется за счёт подземного стока, незначительного стока талых и дождевых вод. При наполнении вода через береговой вал переливается через протоку Жаманоткель в оз. Алаколь [Филонец, 1981].

Река Емель – трансграничный водоток в бассейне оз. Алаколь. Её длина составляет

Таблица 1. Основные характеристики крупнейших озёр Казахстанской части Алакольской впадины

Наименование	Высота над ур. моря, м БС	Площадь, км ²	Глубина, м		Проточность	Минерализация воды, г/л
			макс.	ср.		
Алаколь	347,3	2650	54	22,1	Бессточное	1,2–11,6
Сасыкколь	350,5	736	4,7	3,3	Проточное	0,27–2,16
Кошкарколь	349,8	120	5,8	4,1	Проточное	0,85–1,28
Жаланашколь	372,5	36	3,3	2,6	Периодически проточное	1,2–5,0

около 250 км, из которых 180 проходит по территории Синьцзян-Уйгурского автономного района КНР и 70 км – по территории Восточно-Казахстанской области Республики Казахстан. Река Емель протекает по межгорной долине, образованной хребтами Тарбагатай с севера и Уркашар, Жайыр и Барлык – с юга, впадая в озеро Алаколь. Основные водотоки, питающие р. Емель, находятся на территории КНР. Это реки Сары-Емель, Кара-Емель, Кёксу и др.

Левый приток р. Емель – Шагантогай берёт начало на склонах хребта Барлык и также является трансграничным водотоком, проходя как по территории КНР (где находятся её истоки), так и по территории Республики Казахстан. Верховье и среднее течение реки – это безлюдные, засушливые районы. В летнее время в предгорной зоне вода в русле периодически уходит под землю, а в нижнем течении – разбивается на плёсы. За счёт такой изоляции ихтиофауна здесь представлена только аборигенными видами [Аветисян, Тимирханов, 2004] и только на коротком участке при впадении в р. Емель здесь отмечены вселенцы.

В местах впадения рек в озёра образуются большие и густо заросшие заливы. Дельты изобилуют придаточными озёрами. Для Алакольских озёр характерны значительные по площади водно-болотные массивы, питающие за счёт выхода родниковых вод, дренажных вод из каналов системы орошения, прилегающих к этим участкам, и вод, перетекающих из озера в озеро. Общая площадь водно-болотных массивов и придаточных озёр в Алакольской впадине составляет около 1300 км² [Искакбаев и др., 2000].

В оз. Алаколь имеется чётко выраженная прямая температурная стратификация и слой температурного скачка в июне – сентябре. Максимальный прогрев воды отмечается в первой половине августа, когда температура поверхности воды в глубоководной части озера достигает 24–26 °С, на мелководных прибрежных участках – до 30, в слое скачка – 8–20 °С, а ниже этого слоя (т.е. на глубинах 30–50 м) температура 4–6 °С. На озёрах Сасыкколь и Кошкарколь наибольшие температуры отмечаются в конце июля (28–29 °С). На

Жаланашколе – в конце июня – начале июля (24–26 °С) [Курдин, 1965].

Все озёра, за исключением оз. Жаланашколь, являются рыбохозяйственными, на которых осуществляется промысловый лов рыбы. Он не ведётся в глубоководной части оз. Алаколь в связи с недостаточной технической оснащённости рыбаков для проведения лова на глубинах более 10 м и на участках акватории озёр, которые относятся к Алакольскому государственному заповеднику.

На территории Республики Казахстан в бассейне р. Емель отсутствуют рыболовные хозяйства или какое-нибудь иное сельскохозяйственное производство. На территории КНР поймы рек в бассейне Емеля используются для сельскохозяйственного производства, здесь имеется несколько водохранилищ и небольших озёр, на которых выращивается рыба.

В настоящую статью вошли материалы, собранные авторами в ходе исследования Алакольских озёр в период 1993–2017 гг. в составе экспедиций, проводимых Казахским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства (КазНИИРХ), в настоящее время – НПЦ рыбного хозяйства, а также литературные данные и результаты опроса местных рыбаков.

Состав ихтиофауны приводится по состоянию на начало 2025 г., наименования таксонов даны в соответствии с Froese, Pauly (2025).

Написание географических названий (Емель, Балкаш и др.) дано согласно Государственному каталогу географических названий... (2004).

Карта-схема района исследования исполнена в программе QGIS (вер. 3.44.7).

Результаты

Аборигенная ихтиофауна Алакольской системы озёр включает 9 видов из 4 семейств, относящихся к 2 отрядам (табл. 2).

В процессе интродукции в водоёмы бассейна преднамеренно или случайно попали представители 25 видов из 17 семейств, относящихся к 9 отрядам. Наиболее активно эти работы производились до 1975 г. В этот период в бассейн попало 50% всех видов-все-

Таблица 2. Состав абортивной ихтиофауны и интродуцентов в бассейне Алакольских озёр

№ п/п	Вид	Первая регистрация в бассейне	Цель интродукции	Маточный водоём	Результат интродукции	Источник пополнения	Статус
1	<i>Ploxinus brachyurus</i> Berg, 1912	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
2	<i>Schizothorax argentatus</i> Kessler, 1874	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
3	<i>Gymnodiptychus dybowskii</i> (Kessler, 1874)	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
4	<i>Triplophysa stolickai</i> (Steindachner, 1866)	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
5	<i>Triplophysa dorsalis</i> (Kessler, 1872)	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
6	<i>Triplophysa strauchii</i> (Kessler, 1874)	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
7	<i>Triplophysa labiata</i> (Kessler, 1874)	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
8	<i>Noemacheilus sewerzowi</i> G.Nikolsky, 1938	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Непромысловый
9	<i>Perca schrenkii</i> Kessler, 1874	Абориген	н/п	н/п	н/п	ЕН	Промысловый
10	<i>Suypinus carpio</i> Linnaeus, 1758	1932	Промысел	Балкаш	Натурализовался	ЕН+З+Г	Промысловый
11	<i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	1951	Промысел	Волга	Нет	н/п	н/п
12	<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	1953	Промысел	Зайсан	Нет	н/п	н/п
13	<i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	1963	Промысел	Урал+Бийликколь	Натурализовался	ЕН	Промысловый
14	<i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	1968	Промысел	АРП+КНР	Нет	Т	Промысловый
15	<i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1846)	1968	Случайно	АРП	Натурализовался	ЕН+З+Г	Сорный
16	<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	1973	Промысел	Зайсан	Натурализовался	ЕН+З+Г	Промысловый
17	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	1974	Промысел	АРП	Нет	н/п	н/п
18	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	1976	Рекреация	Камчатка	Нет	н/п	н/п
19	<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	1987	Промысел	Зайсан	Натурализовался	ЕН	Промысловый
20	<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	1987	Случайно	Зайсан	Натурализовался	ЕН	Промысловый
21	<i>Coregonus</i> Linnaeus, 1758	1988	Аквакультура	Озёра СКО	Нет	н/п	н/п
22	<i>Rhinogobius cheni</i> (Nichols 1931)	1994	Случайно	АРП	Натурализовался	ЕН	Сорный
23	<i>Micropercops cinctus</i> (Dabry de Thiersant, 1872)	1994	Случайно	АРП	Натурализовался	ЕН+З+Г	Сорный
24	<i>Oryzias sinensi</i> *s Chen, Uwa & Chu, 1989	1996	Случайно	АРП	Натурализовался	ЕН+З+Г	Сорный

№	Название вида (автор, год)	Год	Случайно	АРП	Натурализовался	ЕН+З+Т	Сорный
25	<i>Abbottina rivularis</i> (Basilewsky, 1855)	1997	Случайно	АРП	Натурализовался	ЕН+З+Т	Сорный
26	<i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)	2000	Случайно	КНР	Натурализовался	ЕН+З+Т	Сорный
27	<i>Parabramis pekinensis</i> (Basilewsky, 1855)	2006	Случайно	КНР	Нет	Т	Сорный
28	<i>Lefua costata</i> (Kessler, 1876)	2015	Случайно	КНР	Нет	Т	Сорный
29	<i>Cobitis sibirica</i> Gladkov, 1935	2016	Случайно	КНР	Нет	Т	Сорный
30	<i>Rhodeus ocellatus</i> Kner, 1866	2016	Случайно	?	Нет	?	Сорный
31	<i>Gobio multipunctatus</i> Vasil'eva, Mamilov & Sharakhmetov 2023	2021	Случайно	КНР	Нет	Т	Сорный
32	<i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)	2022	Случайно	АРП	Нет	?	Промысловый
33	<i>Silurus asotus</i> Linnaeus, 1758	2024	Случайно	КНР	Нет	Т	Промысловый
34	<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	2024	Случайно	КНР	Нет	Т	Промысловый

Примечания: н/п – неприменимо; АРП – рыбопитомники Алматинской области; СКО – Северо-Казахстанская область; ЕН – естественный нерест; З – зарыбление; Т – транзит; * – видовой статус медаки изменён после публикации статьи [Makhrov et al., 2023].

ленцев. Рыбопосадочный материал (РПМ) заготавливался на 7 водоёмах Каспийского, Или-Балхашского, Иртыш-Зайсанского бассейнов, на озёрах Северного Казахстана и басс. р. Большая (Камчатка). Основным источником РПМ служили рыбопитомники Алматинской области (басс. р. Или), которые дали 40% всего видового состава как плановых, так и случайных вселенцев (см. табл. 2). Для одного вида, горчак глазчатый (*Rhodeus ocellatus* Kner, 1866), на сегодняшний день материнский водоём неизвестен.

На каждом этапе формирования современной ихтиофауны Алакольских озёр были свои основания для интродукций. До 1975 г. они проводились с целью увеличения рыбопродуктивности озёр. В результате на 7 плановых промысловых вселенцев пришлось 6 случайных, относящихся к группе так называемых «сорных» видов рыб.

В последней четверти XX века новые виды завозились в рекреационных целях (микижа), для целей аквакультуры (сиговые) и для поддержания промысла в условиях падения уровня воды в Алакольских озёрах и снижения численности сазана (лещ). Вместе с лещом в бассейн случайно попала плотва, которая в настоящее время является промысловым видом.

В этот период были отмечены находки 4 инвазивных видов (китайский бычок, элетрис, медака и речная абботина), которые, возможно, попали в водоём в конце 1960-х гг. с первыми партиями белого амура.

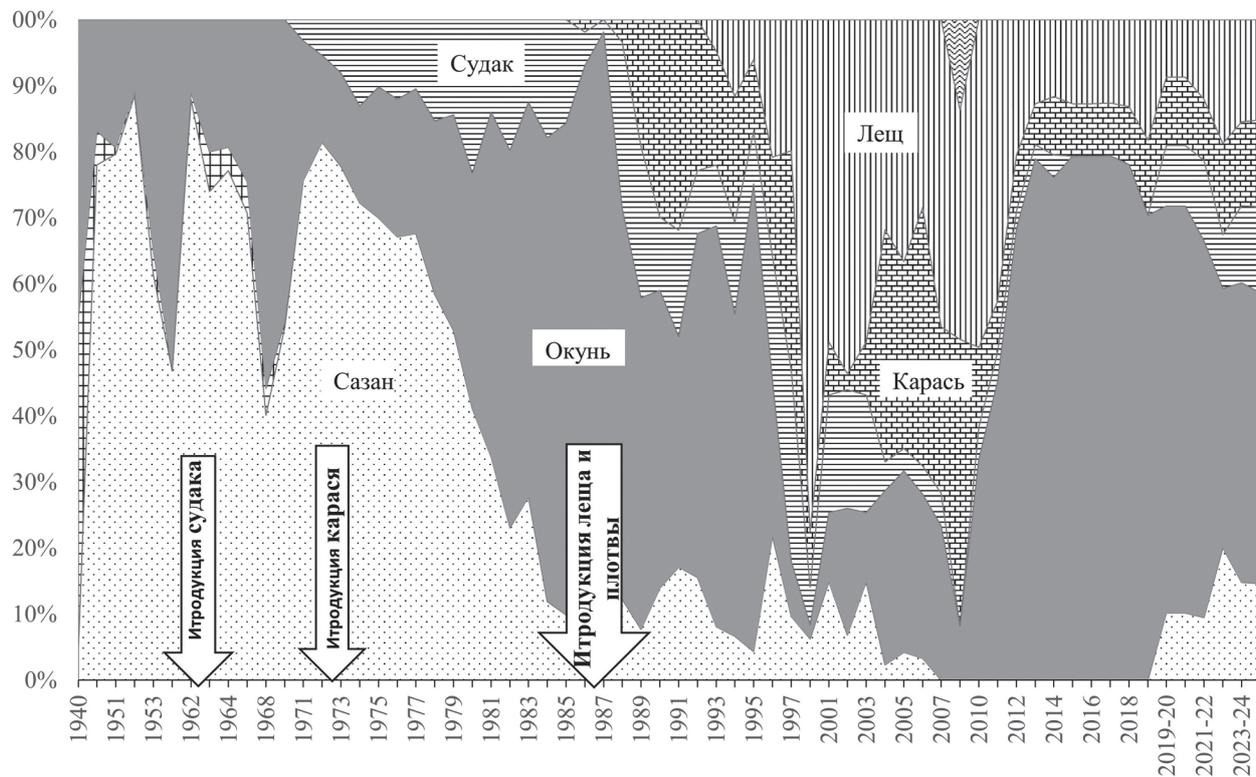
В XXI веке ихтиофауна озёр пополнялась исключительно за счёт транзита новых видов с территории КНР по течению р. Емель и случайных вселенцев (см. табл. 2).

Из 25 интродуцентов в настоящее время в водоёмах бассейна не регистрируются 5 видов (стерлядь, микижа, представители сиговых, линь и белый толстолобик), 11 видов натурализовались, 8, вероятно, являются транзитерами с территории КНР. Среди них находки востробрюшки и белого амурского леща оказались единичными, а белый амур внесён в список только со слов рыбаков. Информация о глазчатом горчаке основывается только на упоминании об одной его находке.

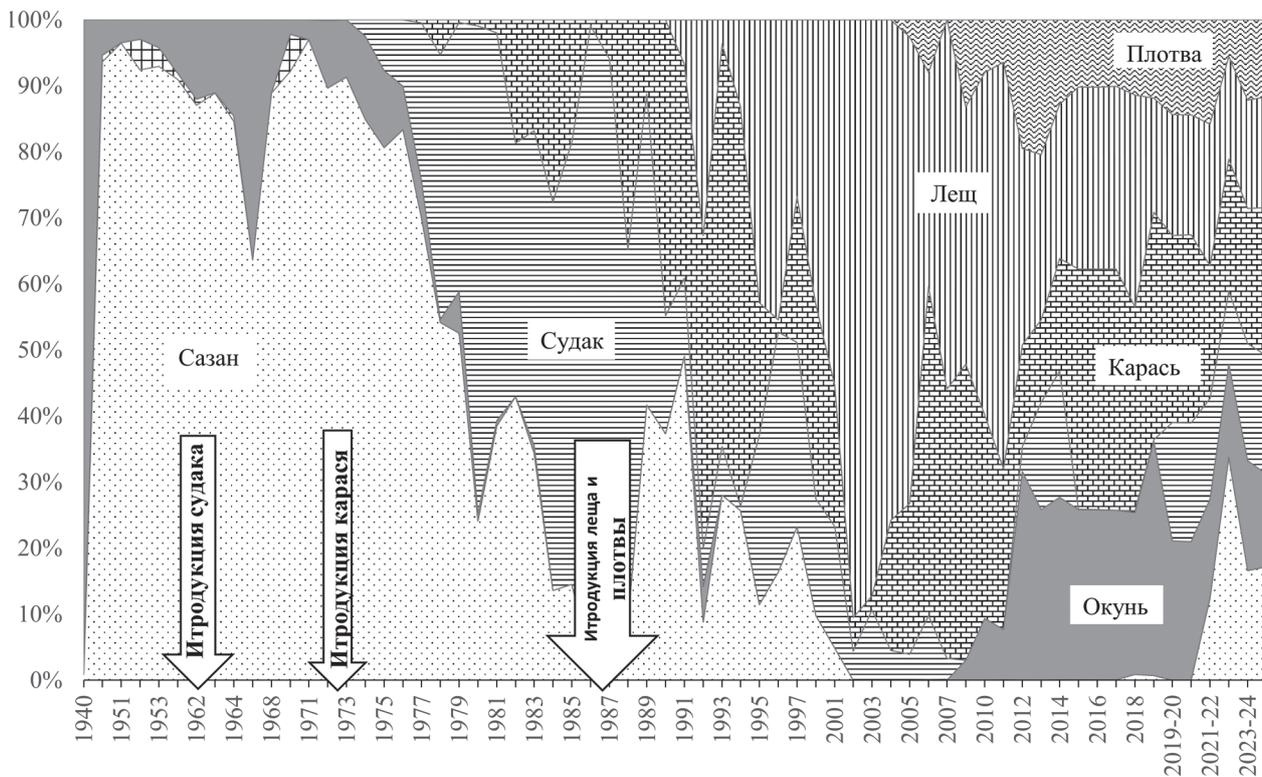
В результате современная ихтиофауна Алакольских озёр включает 29 видов (см. табл. 2), из которых 9 являются аборигенами. Из 25 вселенцев осваиваются промыслом

только 5 видов – сазан, карась, лещ, плотва и судак.

До начала рыбоводных работ промышленные уловы рыбы состояли в основном из 2 ви-

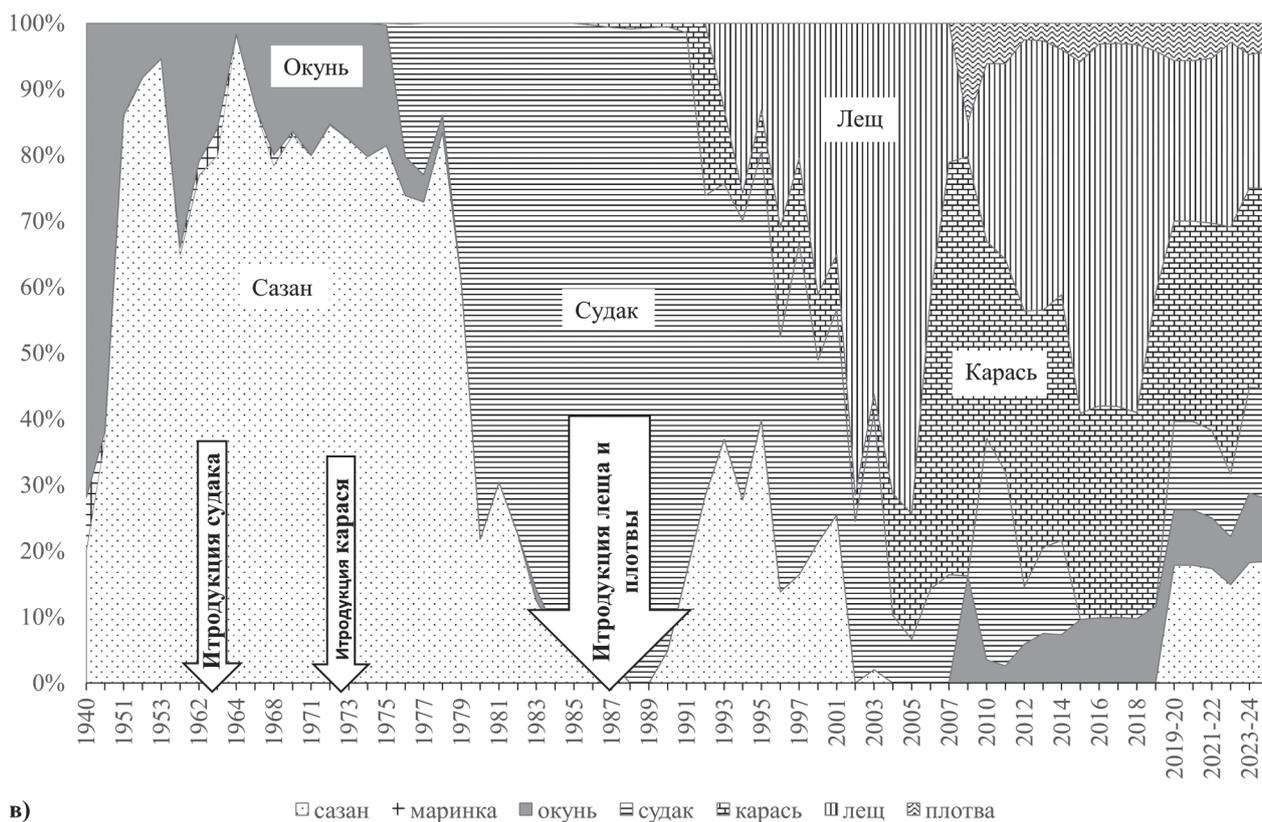


а) □ сазан ▣ маринка ■ окунь ▤ судак ▥ карась ▧ лещ ▨ плотва



б) □ сазан ▣ маринка ■ окунь ▤ судак ▥ карась ▧ лещ ▨ плотва

Рис. 2. Соотношение видов в промысловых уловах в водоёмах Алакольской системы озёр Алаколь (а), Кошкарколь (б) и Сасыкколь (в). До 2003 г. приведены значения фактических уловов рыбы, с 2004 г. – данные по лимитам вылова.



дов: маринка (~30–40% уловов) и окунь (~60–70% уловов), незначительный прилов давали крупные (до 0,5 кг) особи гольца Штрауха. Далее структура промысловых уловов изменялась в соответствии с происходящими изменениями в составе ихтиофауны. В уловах на оз. Алаколь последовательно доминировали сазан → окунь → лещ, и в настоящее время отмечается примерно равное соотношение видов в промысловых уловах с некоторым преобладанием балхашского окуня (рис. 2, а). В уловах на оз. Кошкарколь доминанты изменялись в следующем порядке сазан → судак → карась → лещ с примерно равным соотношением видов в уловах в настоящее время (рис. 2, б). В уловах на оз. Сасыкколь доминирующие в уловах виды менялись в следующем порядке: сазан → судак → лещ → карась. В настоящее время в промысловых уловах доминируют карась и лещ, а судак и сазан составляют чуть меньшую долю и меньше всего ловят в озере окуня и плотву (рис. 2, в).

Обсуждение

Аборигенная ихтиофауна включает 9 видов. В период естественного состояния ихти-

офауны открытую, не заросшую часть конечных водоёмов занимало 3 вида рыб: маринка, окунь, голец Штрауха. Пойменные водоёмы и равнинную часть водотоков занимали те же виды плюс серый голец, одноцветный губач и гольяны. Ихтиофауна предгорной и горной часть водотоков включала все виды гольцов, маринку и голого османа.

Балхашский окунь – эндемик Балкаш-Алакольского бассейна, его Алакольская популяция является наиболее многочисленной в ареале. А балхаш-илийская популяция внесена в Красную книгу Казахстана по категории II – вид, численность которого стремительно сокращается [Красная книга Казахстана, 2010].

Этот вид имеет сложную популяционную структуру, включавшую ряд форм [Соколовский и др., 2005]:

- озерный окунь. Образует проходную и туводные формы, группировки весеннего и осеннего нерестового хода в реки. Хищник;
- прибрежный окунь. Не совершает миграций. Образует карликовые формы и формы-меланисты. Тип питания – смешанный;
- речной окунь. Наиболее однообразная группа. Тип питания – смешанный.

Ещё первые исследователи Алакольских озёр отмечали, что основная численность и биомасса рыб в озёрах складывается всего лишь двумя видами. В связи с этим возникло представление о бедности состава ихтиофауны озёр и его малой продуктивности [Никольский, 1885; Мейснер, 1916]. Именно с целью её повышения были совершены первые интродукции, каждая из которых вносила свою лепту в изменение облика ихтиофауны, сокращения ареала и численности аборигенных видов бассейна.

Сазан был первым интродуцентом, завезённым из соседнего оз. Балхаш в 1932–1933 гг. Он быстро прижился в водоёме, распространился по всему бассейну, стал главным промысловым объектом (см. рис. 2) и вытеснил балхашскую маринку в водоёмы предгорной зоны. Высокая численность сазана поддерживалась за счёт естественного нереста. Снижение уровня воды в бассейне, обусловленное началом развития орошаемого земледелия в середине 70-х гг. прошлого века, привело к ухудшению условий естественного воспроизводства сазана, а высокий уровень добычи – к подрыву его запасов на всех озёрах системы. Проводимые мероприятия по восстановлению запасов не привели к значительному улучшению его состояния.

Начиная с 2006 г. для поддержания численности сазана в рамках обязательств природопользователей проводились регулярные ежегодные зарыбления озёр. Сеголетки завозились из рыбопитомников Алматинской области (басс. р. Или).

В р. Емель на территории Республики Казахстан сазан встречался в её нижнем и верхнем течении. Скорее всего, в китайскую часть реки этот вид попал из рыбоводных хозяйств региона, куда он, вероятнее всего, был завезён из верховьев р. Иртыш, однако в литературных источниках нет об этом упоминания. На наш взгляд, маловероятно попадание сазана с территории Республики Казахстан, так как он вряд ли способен преодолеть мелководное русло р. Емель в районе моста на трассе Маканчи – Карабулак, но транзит его молоди в период весеннего половодья вниз по течению вполне возможен.

Таким образом, сазан в Алакольских

озёрах имеет тройное происхождение:

- сазан из оз. Балхаш, создавший многочисленную популяцию в Алакольских озёрах;
- карп/сазан из рыбопитомников Алматинской области;
- сазан с территории КНР неизвестного происхождения, попадающий в оз. Алаколь транзитом по руслу реки.

Необходимо также отметить, что в генофонде популяции сазана должна быть высокая доля карпа, так как в озёрах периодически отлавливаются особи с ярко выраженными внешними признаками зеркального и рамчатого карпов. Свою долю разнообразия будет вносить транзит молоди сазана с территории КНР, где в рыбоводных хозяйствах могут выращиваться и карпы китайской селекции.

Первая интродукция сазана была проведена «чисто», без случайных вселенцев, так как он перевозился взрослыми особями. Современные зарыбления производятся сеголетками, и вместе с молодью сазана в Алакольские озёра могут попадать представители так называемых «сорных» видов, а также молодь других нецелевых промысловых видов рыб, имеющих высокую численность на данном участке бассейна р. Или.

Натурализация сазана в водоёмах бассейна привела к значительному сокращению численности аборигенной балхашской маринки и её вытеснению в речную систему. Молодь сазана оказывает трофическую конкуренцию аборигенным бентофагам по всему бассейну.

Стерлядь и другие осетровые. Интродукция стерляди была unsuccessful по причине отсутствия в бассейне подходящих для осетровых условий воспроизводства [Соколовский, Тимирханов, 2007]. По этой же причине не стоит опасаться натурализации других осетровых, которые могут попасть в естественные водоёмы из рыбоводных хозяйств, количество которых в настоящее время растёт.

Судак вселялся в озёрах с целью «заполнения» ниши хищника, как считалось на тот момент, свободной. Процесс натурализации шёл по-разному в озёрах Алакольской системы.

В оз. Алаколь он сдерживался высокой солёностью водоёма. Хотя, например, в Ка-

спийском море судак обитает до солёности 11‰, но всё-таки придерживается больше опреснённой зоны. В озёрах Сасыкколь и Кошкарколь процесс натурализации шёл гораздо быстрее. Здесь судак за короткое время взрывообразно нарастил численность и вытеснил окуня и гольца Штрауха с пелагиали в зарослевые биотопы.

Судак напрямую уничтожает окуня. В первые годы вселения в оз. Балкаш его рацион до 80% составлял балхашский окунь [Диканский, 1974]. В начальный период преднамеренной интродукции в Алакольских озёрах окунь и голец Штрауха были основными и практически единственными жертвами судака [Тимирханов, Скакун, 2007]. В пресноводных водоёмах системы в период высокой численности судака окунь практически исчез из промысловых уловов. В дальнейшем численность судака значительно снизилась за счёт его интенсивного вылова для экспорта в страны Евросоюза и, как следствие, выросла численность окуня (см. рис. 2, б, в).

В оз. Алаколь окунь сохранился не только на зарослевых биотопах, но также и в глубоководной солёной акватории, и его доля в уловах почти всегда была высока (см. рис. 2, а). Несмотря на относительное благополучие алакольской популяции, окунь и особенно его молодь попали под воздействие судака в периоды воспроизводства в речной и придаточной системе озёр, где происходит их нерест и где в дальнейшем держится молодь. Кроме того, крупный окунь, т.е. в основном особи проходной пелагической хищной формы, также в больших количествах отправлялся в виде филе на экспорт.

Численность пелагического (белого) окуня, занимавшего нишу пелагического хищника, сократилась, но за счёт сложной внутрипопуляционной структуры поддерживается высокая численность вида в целом в бассейне.

Натурализация судака привела к прямому уничтожению аборигенных видов, балхашского окуня и представителей семейства *Nemacheilidae*, на открытых пространствах конечных водоёмов, за исключением глубоководной осолонённой части оз. Алаколь и зарослевых биотопов по всей озёрной систе-

ме. Следовательно, в случае проникновения в Алакольский бассейн видов, которые смогут оказать давление на популяцию окуня на этих биотопах, численность популяции балхашского окуня может сократиться ещё сильнее и вид может оказаться в критической ситуации.

Растительноядные рыбы (РЯР). Белый амур и белый толстолобик вселялись в Алакольские озёра в период с середины 60-х до середины 80-х гг. [Дукравец, Митрофанов, 1992], но не натурализовались по причине отсутствия условий для воспроизводства и постепенно были выловлены [Соколовский, Тимирханов, 2007].

В 1995 г. в районе устья р. Емель, по сообщению рыбаков, было отловлено 40 экз. белого амура длиной порядка 40 см, что привлекло внимание ихтиологов, так как работы с растительноядными рыбами в эти годы уже не проводились. Дальнейшие исследования казахстанской части р. Емель показали, что условия для его воспроизводства здесь отсутствуют, и было высказано предположение о возможном попадании его с территории КНР [Тимирханов, Соколовский, 2000]. В дальнейшем эту точку зрения поддержали и другие специалисты [Данько, Скакун, 2008; Мамиллов и др., 2015]. Реально же факт поимки этого вида до настоящего времени не зафиксирован. В работе [Liu H. et al., 2017] белый амур в р. Емель также не отмечен, однако на с. 3559 есть ссылка на статью Guo Yan с соавторами [2012], в которой в перечне рыб, обитающих в этой части реки, перечислены белый амур, сазан, карась, лещ и востробрюшка. Таким образом, появление РЯР на территории Республики Казахстан вполне вероятно и может быть объяснимо их скатом вниз по реке в период паводка.

В настоящее время присутствие РЯР в бассейне может поддерживаться за счёт случайного попадания их из рыбопитомников при плановых зарыблениях озёр молодью сазана.

Амурский чебачок. Случайный интродуцент, попавший сюда, по всей видимости, в 1968–1969 гг. при вселении белого амура. В настоящее время является постоянным компонентом в ихтиофауне мелководной зоны основных озёр Алакольской группы, а также рек бассейна. В р. Емель на территории Рес-

спублики Казахстан встречался на всём протяжении, а также в её левом притоке – р. Шангантогай [Соколовский, Тимирханов, 2002]. На территории КНР отмечался на всех станциях отбора проб от государственной границы до Дурбульджина [Liu H. et al., 2017] и, вероятнее всего, попал сюда из рыбоводных хозяйств. В половодье высок шанс того, что амурского чебачка «смывает» вниз по течению на территорию Республики Казахстан.

Карась серебряный. Интродукция карася была рассчитана на освоение им придаточных водоёмов, многие из которых являются заморными, причём предполагалось, что его натурализация пройдёт безболезненно для сазана [Стрельников, 1966]. В короткие сроки карась расселился по всей системе, включая русла рек до предгорий. Этому способствовали и перевозки карася местными жителями для зарыбления прудов и стариц [Тимирханов и др., 1994]. Не исключалось и случайное попадание в Алакольскую систему карася и из Алматинского прудхоза в ходе перевозок растительноядных рыб в 1968–1985 гг., и вместе с молодью сазана во время регулярных зарыблений озёр природопользователями в XXI веке.

В р. Емель карась встречался на всем её протяжении [Тимирханов, Соколовский, 2000; Тимирханов, Аветисян, 2004; Данько, Скакун, 2008; Мамилев и др., 2015; Данько и др., 2023; Liu H. et al., 2017].

В китайскую часть реки карась, вероятнее всего, попал из рыбоводных хозяйств региона. В настоящее время этот вид воспроизводится в р. Емель, и, на наш взгляд, речная популяция пополняется как за счёт карася из оз. Алаколь, так и за счёт рыбоводных хозяйств на территории КНР. В дальнейшем не исключается транзит карася вниз по течению реки в период половодья.

Карась весьма многочислен на зарослевых биотопах озёр, где он сформировал различные формы, в том числе и карликовые, которые созревают при длине тела 5 см. При выходе на открытые пространства в зону промысла крупные особи изымаются. Особенно много карася в небольшом мелком и заросшем оз. Кошкарколь (см. рис. 2, б). На мелководных и зарослевых биотопах он оказыва-

ет значительное давление на кормовую базу водоёма, тем самым конкурируя с молодью и взрослыми особями аборигенных видов на всех этапах жизненного цикла.

Лещ. Целью интродукции леща в 1986–1987 гг. была поддержка промысла в условиях падающего уровня воды в Алакольской системе озёр (рис. 3) и уловов сазана (см. рис. 2). Планировалось, что лещ заселит только оз. Алаколь, но уровень поднялся, и он попал во все озёра, где успешно натурализовался. Уже во второй половине 90-х гг. он стал основным промысловым видом (см. рис. 2).

Плотва. Случайно завезена из Бухтарминского водохранилища вместе с лещом. К настоящему времени является обитателем зарослевых биотопов озёр Кошкарколь, Сасыкколь и северной части оз. Алаколь. Процесс натурализации плотвы занял много времени, и только с 2005 г. она в незначительном количестве осваивается промыслом.

Рост численности плотвы, по всей видимости, сдерживался наличием трофических конкурентов как на открытых участках акватории озёр (лещ), так и на зарослевых биотопах (серебряный карась, балхашский окунь, пятнистый губач и комплекс сорных видов) [Тимирханов и др., 2002]. «Тонким» местом, на наш взгляд, являлось наличие здесь двух весенне-нерестующих видов – судака и окуня. Плотва нерестится в конце апреля – мае. Немного раньше происходит нерест судака и окуня, причём численность молоди последнего в этот период просто огромна. К моменту перехода личинок плотвы на внешнее питание концентрация кормовых объектов минимальна в результате её выедания многочисленной молодью окуня. При сдвиге нереста на более поздние сроки ранняя молодь плотвы будет конкурировать за кормовые объекты с личинками леща и карася [Тимирханов и др., 2002].

Речная абботтина. Этот вид в Алакольскую систему озёр мог попасть с белым амуром, толстолобиком в ходе плановых вселений в период с конца 60-х до конца 80-х гг., а также с рыбопосадочным материалом сазана/карпа. Посадочный материал завозился из Алма-Атинского рыбопитомника и Казахской производственно-акклиматизационной

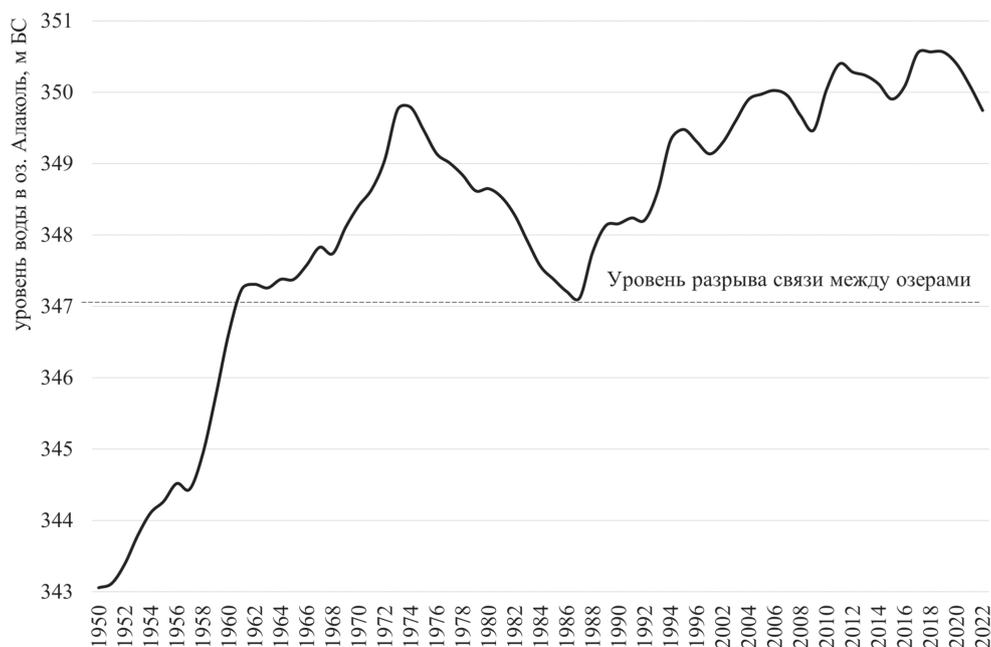


Рис. 3. Динамика уровня воды в оз. Алаколь.

станции (КазПАС) [Дукравец, Митрофанов, 1992], где абботтина была обычным видом [Мельников, 1992]. До середины 90-х гг. в ходе проводимых в Алакольской системе озёр исследований этот вид здесь не отмечался.

После находки речной абботтины в приустьевом пространстве р. Емель в 1997 г. было сделано предположение, что она мигрировала из Китая [Соколовский, Тимирханов, 2002; Timirkhanov, Sokolovsky, 2013]. В статье китайских коллег [Liu H. et al., 2017] мы находим этому подтверждение. В р. Емель (от границы с Республикой Казахстан до Дурбульджина) амурский лжепескарь встречается на всех станциях отбора проб, при этом в непосредственной близости от границы он имел наибольшую численность.

Вероятны находки этого вида и на других участках озёр, так как абботтина может попасть сюда в более поздние сроки при зарыблении молодью сазана/карпа силами природопользователей.

Китайский элеотрис. Проникновение этого вида на территорию Республики Казахстан по р. Емель оспаривается некоторыми исследователями [Данько, Сансызбаев, 2018] ввиду того, что он широко распространён по всем озёрам системы после проведённых рыбоводных работ в прошлом столетии.

По-видимому, такие выводы были сделаны вследствие того, что в последние 15 лет

элеотрис в сборах выше района впадения в р. Емель его левого притока р. Шагантогай не отмечался. При этом не брался во внимание тот факт, что в 1997 г. мы находили этот вид в районе государственной границы.

На территории КНР элеотрис отлавливался в трёх из 4 обследованных станций основного течения р. Емель, в том числе и в районе государственной границы [Liu H. et al., 2017].

Исходя из вышеизложенного можно предположить, что элеотрис попадает двумя путями в Алакольские озёра – в процессе плановых зарыблений молодью карповых рыб и транзитом по р. Емель с территории КНР.

Медака. Многочисленный вид, распространённый по всем водоёмам системы. Возможными путями её проникновения в Алакольскую систему озёр могли быть:

- случайная интродукция с посадочным материалом вселяемых сюда белым амуром, толстолобиком, карпом;
- в ходе проводимых работ по борьбе с кровососущими насекомыми¹;

¹ В середине 70-х гг. прошлого века в Средней Азии, Казахстане проводились работы по применению биологических методов борьбы с кровососущими насекомыми, для чего были использованы рыбы, питающиеся личинками двукрылых насекомых. Медака (изначально определённая как *Aplocheilus latipes*) для этого, наряду с гамбузией, считалась перспективным видом (Абдильдаев, 1975; Мельников, 1977).

- трансграничный перенос по р. Емель с территории КНР.

Наличие этого вида в р. Емель на китайской территории в районе госграницы [Liu H. et al., 2017] подтверждает возможность трансграничного переноса. Однако маловероятно, что р. Емель могла играть роль центра расселения этого вида, исходя из субтильности этой рыбки и больших расстояний между местами находок. В то же время в данной локации (район от устья р. Катынсу до урочища Жиде, где она впервые отмечалась в ходе исследования 1997 г.), возможно, обитает «китайская» субпопуляция.

Амурский бычок мог попасть в Алакольские озера так же, как и другие внеплановые вселены, с рыбопосадочным материалом карпа и РЯР в ходе плановых вселений в период 1960–1980-х гг. Маловероятно, что этот вид проник сюда с территории КНР транзитом по р. Емель, так как в реке выше моста по трассе Маканчи – Карабулак его никто никогда не встречал. Нет его и в списке рыб, обитающих в р. Емель на территории КНР [Liu H. et al., 2017]. Маловероятен подъём бычка вверх по течению из оз. Алаколь, так как участок реки с быстрым течением в районе моста по трассе Маканчи – Карабулак является для него непреодолимым препятствием.

Белый амурский лещ. До настоящего времени известно только одно упоминание о находке этого вида в р. Емель на территории Республики Казахстан. В перечне обитающих в р. Емель видов на территории КНР он не отмечен [Liu H. et al., 2017]. В то же время белый амурский лещ упомянут в списке чужеродных видов животных, зарегистрированных в Синьцзяне [Zhang, Jiang, 2016], но при этом не указаны ни год, ни место его находок. Есть только информация, что он был введён в аквакультуру. Таким образом, для этого вида совершенно очевиден только один путь проникновения в оз. Алаколь.

Лефуа. Этот вид в казахстанской части р. Емель отмечен в 2015 г. в среднем, а в 2021 и 2022 гг. в ее среднем и нижнем течении [Мамилов и др., 2015; Данько и др., 2023]. Авторы находки [Мамилов и др., 2015] выдвинули версию, что лефуа, вероятней всего, в китайскую часть р. Емель попал при пере-

садах растительных рыб из восточных районов Китая, после чего и был отмечен на Казахстанской части реки. Однако восьмиустьный голец в р. Емель на территории КНР не отмечен [Liu H. et al., 2017]. Не указан он и в списке чужеродных видов животных, зарегистрированных в Синьцзяне [Zhang, Jiang, 2016]. Отсутствие на территории Республики Казахстан в этом районе каких-либо рыбоводных организаций и фактов зарыбления все же указывает на вероятную экспансию этого вида с верховьев р. Емель.

Сибирская щиповка. Можно ожидать появления в р. Емель на территории Республики Казахстан ещё одного чужеродного вида, который был отмечен на территории КНР в непосредственной близости от границы [Liu H. et al., 2017]. Для данного региона этот вид также не является аборигенным. Можно предположить, что щиповка попала сюда в ходе вселения леща, а вероятным местом, откуда брался посадочный материал, является оз. Улунгур (басс. р. Иртыш), где обитают оба этих вида [Туркия, 1995; Tang et al., 2011].

Многопятнистый пескарь. Отмечен в р. Емель на территории Республики Казахстан в 2021 г. [Васильева и др., 2023]. В июле 2025 г. сотрудниками Алакольского природного заповедника А.Т. Рафиковым и А.Н. Филимоновым было отловлено несколько экземпляров этого вида на участке реки выше впадения в неё левого притока Шагантогай.

В статье китайских специалистов [Liu H. et al., 2017] этот вид не отмечен, как и не было никаких упоминаний о нём в цитируемой ими литературе. Ближайшее место, где был отмечен другой представитель этого рода – маркакольский пескарь (*Gobio acutipinnatus* Men'shikov, 1939), – оз. Улунгур [Tang et al., 2011; Wang L. et al., 2023]. Необходимо провести дополнительные исследования в бассейне с целью уточнения видового статуса обитающего здесь пескаря, учитывая, что лещ в р. Емель на территории КНР мог попасть в ходе рыбоводных работ из этого водоёма.

Горчак. Статус горчача затруднительно оценить, так как единственное упоминание о поимке этого вида относится к мелководьям юго-западного побережья оз. Алаколь [Мамилов и др., 2020]. Этот вид откладыва-

ет икру в мантию двустворчатых моллюсков родов подсемейств Unioninae и Anadontinae. А ближайшее место, где найдена *Anadonta zellensis* (= *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758)), это устье р. Ырғайты и протока Жаманоткель на самом юге озера [Рафиков, 2023]. Наиболее распространённым в Алакольской системе озёр видом двустворчатых моллюсков является шаровка роговая (*Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758)) [Лопатин и др., 2007], но для этого вида факты размножения горчаков никогда ранее не регистрировались [Богущая и др., 2009]. Есть источники [Holčík, 1959, Wierkema, 1961, цит. по Богущая и др., 2009] в которых предполагалось, что при отсутствии допустимых субстратов горчаки могут откладывать икру и на неживой субстрат, но в настоящее время не существует фактов, подтверждающих его размножение нетрадиционными способами. Дальнейшие исследования покажут, произошла натурализация этого вида в Алакольских озёрах или нет.

Ихтиофауна Алакольских озёр до сих пор пополняется новыми видами за счёт их транзита с территории КНР. В основном в казахстанскую часть проникали сорные виды, по сути, добавляющие ещё одну строчку в состав ихтиофауны, но пока не повлекшие за собой кардинальных перестроек ихтиоценоза Алакольских озёр.

В долгосрочной перспективе при условии расселения по бассейну они могут постепенно полностью вытеснить из равнинной части бассейна аборигенные виды, как это уже произошло в оз. Балхаш и дельте р. Или. Здесь процесс случайной интродукции непромысловых видов начался в 1960-х гг., и на сегодняшний день ихтиофауна мелководий оз. Балхаш и дельты р. Или представлена почти на 100% интродуцентами с единичными вкраплениями молоди балхашского окуня (Mamilov et al., 2022).

В 2022 г., по устному сообщению М. Оразиманова, зам. директора по переработке рыбы ТОО «Болашақ бастау», в нижнем течении р. Уржар рыбаками была замечена молодь змееголова, в 2024 г. в районе устья р. Емель отмечена щука, в нижнем течении р. Уржар был пойман сом (без указания вида). Осенью 2024 г. в казахстанской части р. Емель сотруд-

никами НПЦ рыбного хозяйства был пойман один экз. сома амурского (персональное сообщение Сансызбаева Е.Т.). Вероятнее всего, сом и щука попали на территорию Республики Казахстан из рыбоводных хозяйств, расположенных на территории КНР. Сом в бассейн р. Емель, по-видимому, попал из восточных районов КНР, а щука – из р. Иртыш во время перевозки леща. Змееголов мог попасть из рыбопитомников Алматинской области (басс. р. Или).

Все эти три вида являются обитателями преимущественно зарослевых биотопов. Учитывая огромные площади таких биотопов в Алакольской системе озёр, для этих видов имеется хорошая перспектива для натурализации. В настоящее время на зарослевых биотопах Алакольских озёр присутствует только один хищник – балхашский окунь.

Наиболее вероятным сценарием, с учётом термального режима озёр и тенденции к повышению температуры воды, является увеличение численности змееголова. Щука как более холодноводный вид, скорее всего, не приживётся в водоёмах Алакольской впадины. Скорее всего, в периоды высокого паводка отдельные особи будут проникать в Алаколь, где будут постепенно вымирать или вылавливаться рыбаками. Щука, возможно, будет присутствовать в составе ихтиофауны Алакольских озёр, но не будет играть какой-нибудь заметной роли в её ихтиоценозе.

Амурский сом предпочитает пресные воды, однако относительно невысокая солёность оз. Алаколь (максимум 11‰) вряд ли будет служить барьером его распространению в водоёме. В естественном ареале придерживается придаточной системы и переходит в русло рек при сильном падении уровня и промерзания придаточных водоёмов [Атлас..., 2002]. Низкие зимние температуры не служат для него препятствием. Амурский сом в бассейне Ангары успешно продвигается на север и в 2000 г. был обнаружен в Усть-Илимском водохранилище [Понкратов, 2013], где гораздо более суровые условия обитания по сравнению с Алакольскими озёрами. Возможно, некоторые преимущества при внедрении в новую экосистему амурскому сому предоставит способность к электрическим

разрядам, зарегистрированным у него при активном агрессивно-оборонительном взаимодействии [Экология..., 2014].

Змееголов. Результат интродукции неизвестен, так как с момента первой регистрации змееголова прошёл только один год, а учитывая значительные площади мелководных зарослевых биотопов в Алакольском бассейне, может пройти несколько лет, пока будет обнаружен факт натурализации этого вида. Змееголов мог попасть в Алакольские озёра из рыбопитомников Алматинской области. В пруды питомников попадает через водозаборы из естественных водоёмов, где он успешно натурализовался, и входит в состав промысловых видов рыб.

Натурализация агрессивного хищника-засадчика может в очередной раз изменить облик ихтиоценоза Алакольских озёр. В число его жертв попадёт всё население зарослевых биотопов. Однако в меньшей степени они повлияют на донную фауну – гольцов, пещарей и бычков. В пойменных озёрах р. Или змееголов питался карасём и лещом [Мажибаева с соавт., 2013], карасём, плотвой и окунем [Дукравец, 2007]. В Хаузханском водохранилище этот вид питался востробрюшкой и молодью судака [Шакирова, 2002]. В опытах в поликультуре из сазана, карася (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)), усатого голавля (*Squaliobarbus curriculus* (Richardson, 1846)), гамбузии (*Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853)), толстолоба белого, псевдорасборы, японской креветки (*Macrobrachium nipponense* (De Naan, 1849)) и красного флоридского рака (*Procambarus clarkii* (Girard, 1852)) при достаточном количестве жертв змееголов предпочитал поедать сазана, гамбузию и креветок. При дефиците рыб-жертв он предпочитал поедать мелких (38–40 мм) личинок рака [Ming-Guang et al., 2024].

В процессе натурализации такой хищник с высокой долей вероятности сократит численность балхашского окуня в зарослевых биотопах. Численность плотвы сократится, и, возможно, она выпадет из промысла, так как на открытых пространствах будет жертвой судака, на зарослевых биотопах – змееголова. Кроме того, он может потреблять и молодью рака, ещё одного интродуцента в Алаколь-

ских озёрах. Появление такого хищника благоприятно для расширения ресурсной базы промыслового лова, так как позволяет утилизировать биомассу хозяйственно малоценных групп рыб в биомассу ценного промыслового вида, но это крайне нежелательно с точки зрения сохранения биоразнообразия. Возможно, в Алакольских озёрах натурализация змееголова будет происходить быстрее, чем в оз. Балхаш, так как на момент проникновения змееголова в Балхаш в нём, и особенно в дельтовых озёрах, уже сформировалась многочисленная популяция европейского сома.

Значительные различия в оценках воздействия змееголова на ихтиофауну отмечались и при его стихийном проникновении и натурализации в водоёмах Северной Америки, где воздействия, в зависимости от условий водоёма, видового состава жертв и состава хищников в водоёме, оценивались от ничтожных до значительных [Love, Newhard 2021]. В числе наиболее распространённых жертв присутствуют достаточно вооружённые формы, такие как представители семейства Centrarchidae [Love, Newhard, 2021; Saylor et al., 2012]. Появление змееголова в водоёме в течение 10 лет приводит к снижению численности большинства видов рыб (до 75%) в сообществе, даже если видовой состав сообщества не меняется [Newhard et al., 2024], и может привести к выпадению малочисленных видов из сообщества при незначительных колебаниях параметров среды обитания.

При наличии благоприятных условий натурализация и наращивание биомассы хищников могут происходить со значительной скоростью. Так в оз. Балкаш случайно попало мизерное количество основателей, 23 экз. обыкновенного сома, и уже через 8 лет он вошёл в промысел, а ещё через 10 лет его добывали уже в количестве около одной тысячи тонн [Митрофанов, Дукравец, 1992]. Аналогичная ситуация была с амурским сомом в Забайкалье, где его расселение началось с 22 экз., выпущенных в оз. Шакша [Понкратов, 2013].

Учитывая, что балхашский окунь является эндемиком Балкаш-Алакольского бассейна, а алакольская популяция – его единственная многочисленная популяция, то попадание

в Алакольскую систему озёр такого хищника, как змееголов, является крайне нежелательным событием.

Заключение

За всю историю рыбоводных работ в Алакольские озёра было интродуцировано 25 видов рыб из 17 семейств, относящихся к 9 отрядам, из которых 9 вселялось преднамеренно, остальные попали в бассейн случайно. Из 9 преднамеренно вселённых видов не прижилось 5 (стерлядь, линь, микижа, толстолобик, белый амур). Из случайных вселенцев один вид (плотва) создал промысловую численность.

В настоящее время существует 4 источника пополнения численности чужеродных видов:

1. Естественный нерест натурализованных видов (сазан, судак, карась, лещ, плотва, псевдорасбора, медака, элеотрис, китайский бычок, лжепескарь).

2. Преднамеренные интродукции в рамках обязательств природопользователей (сазан).

3. Случайные интродукции с молодью преднамеренно вселяемых видов, завозимых из рыбобитомников Казахстана (псевдорасбора, медака, элеотрис, китайский бычок, лжепескарь, белый амур, белый толстолобик, лещ, змееголов).

4. Саморасселение с территории КНР по трансграничным водотокам (карась, лещ, сазан, белый амур, лжепескарь, востробрюшка, элеотрис, медака, белый амурский лещ, лещуа, щиповка, многопятнистый пескарь, сом амурский, щука).

Основным трансграничным инвазионным коридором между Китайской Народной Республикой и Республикой Казахстан продолжает оставаться р. Емель. Перемещение чужеродных видов идёт в двух направлениях – вниз и вверх по течению, при этом первое является доминирующим. С большой долей вероятности можно считать, что с территории КНР в бассейн оз. Алаколь попали белый амур, амурский лжепескарь, медака, востробрюшка, белый амурский лещ, лещуа и многопятнистый пескарь. Сазан, серебряный карась, лещ могут как подниматься вверх по р. Емель, так и скатываться вниз по течению, но

возможно и их постоянное обитание в реке. Определить водоём происхождения интродуцентов возможно будет только при помощи генетического анализа.

Мерой по сокращению риска биологического загрязнения может служить только тщательный контроль за отгрузкой РПМ в питомниках и за его разгрузкой на целевом водоёме.

Возможно «техническое» расширение состава ихтиофауны Алакольских озёр в результате уточнения систематического положения гольцов за счёт следующих видов:

– *Triplophysa waisihani* Cao & Zhang, 2008, описан для китайского участка р. Емель, внешне схожий с *T. labiatus* [Cao, Zhang, 2008];

– *Triplophysa kungessana* (Kessler, 1879), ранее описанный для басс. р. Или в Синцзяне, внешне схожий с *T. dorsalis*. Возможно обнаружение этого вида и в реках Алакольского бассейна.

Для уточнения систематического положения *Nemacheilidae* из бассейна Алакольских озёр необходимо более тщательное изучение этой группы современными методами.

Натурализация инвазивных видов уже привела к вытеснению балхашской маринки в речную зону бассейна. Балхашский окунь и немахилиды были вытеснены с открытых плёсов основных водоёмов Алакольской впадины, за исключением глубоководной части оз. Алаколь, в зону водно-болотных массивов тростниковых зарослей. Натурализация в водоёме хищников, способных к охоте в зарослевых биотопах, таких как щука, сом и змееголов, приведёт к сокращению численности балхашского окуня на этих биотопах и к фрагментации его популяции.

Даже при натурализации в озёрах зарослевых хищников будет сохраняться минимальный риск прямого воздействия на взрослых особей пелагической формы окуня в оз. Алаколь, так как промысел здесь практически не ведётся. Риск прямого воздействия многократно возрастёт при проникновении в Алакольскую систему озёр хищника, способного обитать при солёности до 11‰, или адаптации судака, уже находящегося внутри системы, к солёности оз. Алаколь. Последний из рисков пока ликвидируется высоким ком-

мерческим спросом на филе судака, за счёт чего численность его жёстко ограничивается промыслом и популяция судака в озёрах не растёт.

Ещё одним фактором, способствующим повышению риска исчезновения окуня, может быть появление технической возможности облова глубоководной части оз. Алаколь. Мерой по предотвращению данного риска может быть введение запрета на промысловый лов рыбы в глубоководной части оз. Алаколь и расширение площади Алакольского государственного природного заповедника на основные нерестилища балхашского окуня на реках бассейна, например на р. Уржар.

Благодарность

Авторы выражают свою искреннюю благодарность С.С. Галуцаку, Р.М. Аветисяну, А.А. Искакбаеву, В.А. Скакуну, принимавшим участие в совместных экспедициях, а также Г.М. Устюжинскому (ФГБНУ ВНИРО), подготовившему карту-схему района исследования.

Финансирование

Данное исследование не получало внешнего финансирования.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абдильдаев М.А. Использование *Aplocheilus latipes* (Temminck et Schlegel) для борьбы с личинками кровососущих двукрылых на юго-востоке Казахстана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. АН КазССР. Алма-Ата, 1975. 21 с.
- Аветисян Р.М., Тимирханов С.Р. Ихтиофауна рек Тарбагатай (Алакольский бассейн) // Труды Алакольского заповедника. Т. 1. Алматы: Мектеп, 2004. С. 296–326.
- Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю.С. Решетникова. Т. 2. М.: Наука, 2002. С. 11–13.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой, М.И. Орловой и др. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Богущкая Н.Г., Насека А.М., Клишко О.К. Горчак и моллюск: необычный пример межвидовых отношений // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. 2009. № 3. С. 31–42. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/gorchak-i-mollyusk-neobychnnyu-primer-mezhvidovyh-otnosheniy> [дата обращения 12.12.2025].
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Думнич Н.В. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 3. С. 13–32.
- Васильева Е.Д., Мамилов Н.Ш., Шарахметов С.Е. Пескарь реки Эмель и проблемы таксономии пескарей (род *Gobio*, Cyprinidae) Казахстана и Сибири // Вопросы ихтиологии. 2023. Т. 63, № 5, С. 499–513.
- Государственный каталог географических названий Республики Казахстан. Восточно-Казахстанская область. / РГПК «Национальный картографо-геодезический фонд», Ин-т географии МОиН РК. Т. 5. Ч. I (А-К). Алматы: Агентство РК по управлению земельными ресурсами, 2004. 402 с.
- Данько Е.К., Скакун В.А. Роль трансграничного водотока реки Эмель в проникновении чужеродных видов ихтиофауны в Алакольскую систему озёр // Экология и гидрофауна водоёмов трансграничных бассейнов Казахстана. Алматы: Бастау, 2008. С. 297–305.
- Данько Е.К., Сансызбаев Е.М. Современный видовой состав ихтиофауны трансграничной р. Эмель // Материалы Международной науч.-практ. конференции «Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем». Ростов-н/Д: Изд-во АЗНИИРХ, 2018. С. 140–143.
- Данько Е.К., Амирбекова Ф.Т., Карлыбайулы С., Игилики Р. Современный видовой состав ихтиофауны реки Эмель // Зоологические исследования в Казахстане в XXI веке: итоги, проблемы и перспективы. Сборник статей Международной научной конференции, посвящённой 90-летию Института зоологии Республики Казахстан (13–16 апреля 2023 года). Алматы, 2023. С. 206–211.
- Дребуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов – глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823.
- Диканский В.Я. Роль питания в процессе акклиматизации судака в оз. Балхаш // Рыбные ресурсы водоёмов Казахстана и их использование. Вып. 8. Алма-Ата, 1974. С. 108–111.
- Дукравец Г.М. Некоторые данные о змеёголове. *Channa argus* (Cantor, 1842) в бассейне р. Или // Известия. НАН РК. Сер. биол. и мед. 2007. № 2 (260). С. 15–22.
- Дукравец Г.М., Митрофанов В.П. История акклиматизации рыб в Казахстане // в кн. Рыбы Казахстана. / под ред. Е.В. Гвоздева и В.П. Митрофанова. Т. 5. Алма-Ата: Гылым, 1992. С. 6–44.
- Жаркенов Д.К., Исбеков К.Б. Проблема биологических инвазий в водоёмах Балхаш-Илийского бассейна //

- Современное состояние биоресурсов внутренних вод: мат. докл. 2-й Всероссийской конференции с международным участием. 6–9 ноября 2014 г. Борок, Россия. Т. 1. М.: Полиграф-Плюс, 2014. С. 177–183.
- Искакбаев А.А., Тимирханов С.Р., Аветисян Р.М., Соколовский В.Р. Об увеличении рыбопродуктивности водоёмов Алакольской системы озёр за счёт освоения ресурсов высшей водной растительности (ВВР) // Проблемы стабилизации и развития сельского хозяйства Казахстана, Сибири и Монголии: мат. Международной научно-практической конференции. Кн. 1. Алматы: Бастау, 2000. С. 196–197.
- Касымбеков Е.Б., Пазылбеков М.Ж. Современное состояние водных биоресурсов Балхаш-Илийского бассейна // Водные биоресурсы и среда обитания. 2020. Т. 3, № 1. С. 89–105.
- Красная книга Республики Казахстан. Т. 1: Животные. Ч. 1: Позвоночные / колл. авторов, 4-е изд., перераб. и доп. Алматы: DPS, 2010. С. 50–51.
- Курдин Р.Д. Термический режим Алакольских озёр // Алакольская впадина и её озёра. Сер. Вопросы географии Казахстана. Сб. ст. Вып. 12. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1965. С. 182–195.
- Лопатин О.Е., Матмуратов С.А., Акбердина Г.Ж., Березовиков Н.Н. Осенний макрозообентос Алаколь-Сасыккольской системы озёр // Tethys Aqua Zoological Research. Almaty. Tethys. Kazakhstan. 2007. Vol. 3. P. 33–44.
- Мажибаева Ж.О., Шарапова Л.И., Асылбекова С.Ж. Пищевые взаимоотношения змеоголова – *Channa argus* Cantor с хищными видами рыб Капшагайского водохранилища и речной сети Или // Известия Национальной академии наук Республики Казахстан. Сер. биол. и мед. 2013. № 4. С. 151–153.
- Мамилов Н.Ш., Данышбаев Е.К., Сансызбаев Е.М. Восьмиусый голец – новый чужеродный вид в ихтиофауне Казахстана // Selevinia. Т. 23. Алматы: Союз охраны птиц Казахстана, 2015. С. 133–135.
- Мамилов Н.Ш., Амирбекова Ф.Т., Шарахметов С.Е., Сапаргалиева Н.С., Хабибуллин Ф.Х., Беккожаева Д.К. Сообщества рыб мелководий оз. Алаколь в условиях возрастающей рекреационной нагрузки / Experimental Biology. 2020. № 1 (82). С. 156–165.
- Мейснер В.И. Рыбный промысел в Семиречье и его возможное будущее // Материалы для изучения естественных производительных сил России. Петроград, 1916. 20 с.
- Мельников В.А. Использование рыб для борьбы с комарами в аридной зоне Казахстана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР; Ин-т зоологии, 1977. 23 с.
- Мельников В.А. Амурский (китайский) лжепескарь (видовой очерк) // в кн.: Рыбы Казахстана / под ред. Е.В. Гвоздева и В.П. Митрофанова. Т. 5. Алма-Ата: Гылым, 1992. С. 169–177.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М. Некоторые теоретические и практические аспекты акклиматизации рыб в Казахстане // в кн.: Рыбы Казахстана / под ред. Е.В. Гвоздева и В.П. Митрофанова. Т. 5. Алма-Ата: Гылым, 1992. С. 329–371.
- Никольский А.М. Путешествие на озеро Балхаш и в Семиреченскую область. Записки Зап.-Сиб. отд. ИРГО. Кн. 7, вып. 1–2. Омск, 1885. С. 1–93.
- Понкратов С.Ф. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейнах ангарских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 59–69.
- Рафиков А.Т. Представитель рода (*Anodonta*) в водоёмах Алакольского государственного природного заповедника // Зоологические исследования в Казахстане в XXI веке: итоги, проблемы и перспективы. Сборник статей Международной научной конференции, посвящённой 90-летию Института зоологии Республики Казахстан. 13–16 апреля 2023 года. Алматы, 2023. С. 371–373.
- Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р. Обзор ихтиофауны водоёмов Алакольской впадины. Сообщение II. Интродуценты // Известия МОН РК, НАН РК. Сер. биол. и мед. № 5 (233). 2002. С. 15–25.
- Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р., Аветисян Р.М. Популяционная структура балхашского окуня (*Perca shrenki* Kessler) в оз. Алаколь (юго-восточный Казахстан) // Популяции в пространстве и времени: сб. мат. докл. 8-го Всероссийского популяционного семинара 11–15 апреля. Н. Новгород, 2005. С. 392–394.
- Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р. История формирования и промышленного освоения ихтиофауны Алакольских озёр // в кн.: Ихтиофауна и экология Алакольской системы озёр / под общ. ред. Н.А. Амиргалиева. Алматы: Бастау, 2007. С. 96–117.
- Стрельников А.С. Биологическое обоснование к вселению серебряного карася в Алакольскую систему озёр. Балхаш: Изд-во КазНИИРХ, 1966. 30 с.
- Стрельников А.С., Терещенко В.Г., Стрельникова А.П. Анализ последствий массовой акклиматизации и саморасселения новых видов рыб и их влияние на аборигенную ихтиофауну в водоёмах Балхашской зоогеографической провинции // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2016. № 3. С. 37–44.
- Тимирханов С.Р., Аветисян Р.М. Ихтиофауна рек Тарбагатай (Алакольский бассейн) // Труды Алакольского государственного природного заповедника. Т. 1. Алматы: Мектеп, 2004. С. 296–326.
- Тимирханов С.Р., Скакун В.А. Судак (видовой очерк) // в кн. Ихтиофауна и экология Алакольской системы озёр / под общ. ред. Н.А. Амиргалиева. Алматы: Бастау, 2007. С. 210–222.
- Тимирханов С.Р., Соколовский В.Р. Роль реки Эмель в формировании ихтиофауны озера Алаколь // Известия МОН РК, НАН РК. Сер. биол. и мед. 2000. № 1. С. 6–11.
- Тимирханов С.Р., Галушак С.С., Щербаков О.В. Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение среднего течения р. Каракол (басс. оз. Сасыкколь) // Selevinia. 1994. № 4. С. 29–34.
- Тимирханов С.Р., Аветисян Р.М., Соколовский В.Р., Искакбаев А.А., Скакун В.А. Плотва (*Rutilus rutilus* Linnaeus) Алакольских озёр на начальном этапе акклиматизации // Tethys Aqua Zoological Research. 2002. Vol. 1. P. 89–96.

- Туркия А. Формирование ихтиофауны озера Улунгур (Китай) // *Selevinia*. 1995. № 4. С. 30–33.
- Филонец П.П. Очерки по географии внутренних вод Центрального, Южного и Восточного Казахстана (озёра, водохранилища и ледники) / под ред. А.В. Шнитникова. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1981. 232 с.
- Шакирова Ф.М. О распространении змеоголова в водах Туркменистана // *Tethys Aqua Zoological Research*. 2002. Vol. 1. P. 75–76.
- Экология внутренних вод Вьетнама / под ред. Д.С. Павлова и Д.Д. Зворыкина. М.: Т-во научных изданий КМК, 2014. 435 с.
- Cao L. and Zhang E. *Triplophysa waisihani*, a new species of nemacheiline loach from northwest China (Pisces: Balitoridae). *Zootaxa*. 2008. No. 1932. 33–46.
- Froese R. and Pauly D. Editors. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2025).
- Holčík J. Density, age composition and sex ratio of the bitterling (*Rhodeus sericeus amarus*) in an oxbow and a running water body // *Biologia (Bratislava)*. 1959. Vol. 14. P. 652–664.
- Liu H., Niu J.-G., Liu C.-C., Zhang T., Mina M.-T., Chen H.-F., Cai L.-G. Fish community structure and its relationship with environmental factors of main stream of Emin River, Xinjiang // *Chinese Journal of Ecology*. 2017. 36(12). 3558–3563. (Chines).
- Love J.W., Newhard J.J. Using Published Information to Predict Consumption by Northern Snakehead in Maryland. *Trans Am Fish Soc*. 2021, 150: 425–434. <https://doi.org/10.1002/tafs.10306>
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Sun Y.-H., Fang Y. et al. New Records of the Alien Chinese Ricefish (*Oryzias sinensis*) and Its Dispersal History across Eurasia // *Diversity*. 2023. 15 317/ <https://doi.org/10.3390/d15030317>
- Mamilov N., Shalakhmetova, T., Amirbekova F., Konysbayev, T., Sutuyeva, L., Adilbayev, Z., & Abdullayeva B. New data on diversity and distribution of fish in shallow waters in western Lake Balkhash (Kazakhstan). *Journal of Applied Ichthyology*. 2022. 38, 241–246.
- Ming-Guang Z., Jian-Hua C., Guang-Peng F., Hai-Hua W., Yan-Ping Z. The predation selectivity of ferocious fish (*Silurus asotus* and *Channa argus*) to *Procambarus clarkii* larvae in Poyang Lake // *Acta Hydrobiologica Sinica*. 2024. Vol. 48, no. 5. P. 799–807. DOI: 10.7541/2024.2023.0214
- Newhard J.J., Love J., Walker M. Changes in fish communities before and after establishment of Northern Snakehead in an estuarine marsh of the Chesapeake Bay watershed. *Journal of Fish and Wildlife Management* 2024.15(2):380–394; e1944-687X. <https://doi.org/10.3996/JFWM-24-028>
- Saylor R.K., Lapointe N.W.R., Angermeier P.L. Diet of non-native northern snakehead (*Channa argus*) compared to three co-occurring predators in the lower Potomac River, USA. *Ecology of Freshwater Fish*. 2012. 21: 443–452. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00563.x>
- Tang F.J., Brown A., Keerjiang A. Fish community successions in lake Ulungur: a case of fish invasions in fragile oasis // *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. № 4. С. 115–120.
- Timirkhanov S.R., Sokolovsky V.R. Vectors of invasion to Balkhash Alakol basin // The IV International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic (BOROK-4)”. September, 22–28th, 2013 Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences. Publisher’s bureau “Filigran”. 2013. Yaroslavl. P. 179.
- Zhang L., Jiang Z. Unveiling the status of alien animals in the arid zone of Asia. *PeerJ* 4:e1545. 2016. <https://doi.org/10.7717/peerj.1545>
- Wang L., Yu X., Dou Q., Zhao Chen, Song D., Du X., Wang H., Huo T. Fish community structure and its relationship with environmental factors in the Ulungur Lake // *Journal of Fishery Sciences of China*. 2023. Vol. 30, no. 5. 533–547.
- Wiepkema P.R. An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch) // *Arch. Neerl. Zool*. 1961. Vol. 14. P. 103–199.

ICHTYOFAUNA OF ALAKOL LAKE SYSTEM AND WAYS OF ITS FORMING. A REVIEW.

© 2025 Vladimir Sokolovsky¹, Serik Timirkhanov², Meirambek Pazyzbekov³

¹All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBI “VNIRO”)

² «Kazakh Scientific Research Institute of the Caspian Sea» NJSC

³ Halyk Balyk LLP

e-mail: sokol59@mail.ru

The review describes all findings of alien fish species in the water bodies of the Alakol Lake system. Since 1932, 25 fish species have been introduced here, nine of which were introduced intentionally, while the rest were released accidentally. In the 20th century, species were introduced to increase fish productivity of the lakes. Currently, fish are introduced accidentally, due to the transboundary transfer of new species along the Emel River from the People’s Republic of China. The naturalization of invasive species has led to the displacement of native species from the terminal water bodies in the lowlands to the foothill zone and overgrown biotopes of water bodies. The endemic species, Balkhash perch, remains abundant in a deeper part of Lake Alakol and in the overgrown biotopes of adjacent water bodies. The fact that predators capable of hunting in overgrown biotopes (pike, Amur catfish, and snakehead) have appeared in Lake Alakol in recent years poses a threat to perch populations in overgrown biotopes. If a predator capable of colonizing the deep-water zone of Lake Alakol with its salinity of up to 11‰ is introduced, the fish species is assumed to pose a threat to continued existence of the high-abundant population of Balkhash perch. The article has proposed measures to reduce the risks to the existence of high-abundant populations of Balkhash perch in the water bodies of the Alakol Lake system.

РОЛЬ РАЗНЫХ ВИДОВ РЫБ В ПОДДЕРЖАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ГЕМИПОПУЛЯЦИЙ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ *APORHALLUS DONICUS* (SKRJABIN ET LINDTROP, 1919) В ЭКОСИСТЕМАХ РЫБИНСКОГО И ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2026 Тютин А.В.^{а,*}, Шляпкин И.В.^а, Базаров М.И.^а, Морозова Д.А.^{а,б}
Медянцева Е.Н.^а, Тютин В.А.^с

^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

^б Дарвинский государственный природный биосферный заповедник

^с Санкт-Петербургский государственный университет

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 30.10.2025. После доработки 04.02.2026. Принята к публикации 20.02.2026

В статье описывается круг вторых промежуточных хозяев чужеродной для реки Волга трематоды *Aporhallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* Skrjabin et Lindtrop, 1919, а также особенности развития верхне-волжских очагов россикотремоза (разновидности «чёрно-пятнистых» заболеваний рыб) в 2019–2022 гг. На примере Рыбинского и Горьковского водохранилищ рассмотрены гостальные различия распределения метацеркарий *A. donicus* в пелагических и прибрежных группировках наиболее массовых видов окунёвых рыб. Самым распространённым вторым промежуточным хозяином *A. donicus* в обоих исследованных водохранилищах оказался окунь *Perca luviatilis* Linnaeus, 1758. Показано, что высокая вариабельность встречаемости метацеркарий *A. donicus* обычно отражает мозаичный характер расселения первого промежуточного хозяина трематоды – понто-азовского переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828). Для Рыбинского водохранилища можно говорить об отсутствии крупных очагов россикотремоза за пределами относительно небольшого Волжского плёса. У взрослых особей окуня, способных совершать относительно протяжённые нагульные миграции, встречаемость метацеркарий в этом участке водоёма составила 22.73%. У редко совершающих миграции прибрежных группировок сеголетков окуня в разных точках Волжского плёса встречаемость метацеркарий варьировала от 3.57% до 96.47%. В Горьковском водохранилище отмечено более широкое распространение россикотремоза. Даже в уловах пелагического трала из озеровидной части этого водоёма встречаемость метацеркарий у сеголетков окуня оказалась на уровне 5.00–47.83%. Очень крупный очаг россикотремоза в Горьковском водохранилище сформировался выше озеровидного расширения – в зоне влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС, где слабо заражённой оказалась только молодь судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) – 0.49%. При этом в интегральной выборке разновозрастных особей окуня встречаемость метацеркарий оказалась на уровне 92.31%, а в разновозрастной выборке ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) достигла 100%. Чётко выраженная локальность формирования очагов россикотремоза может быть связана с относительно высокой теплолюбивостью трематоды *A. donicus*, ограниченностью круга её вторых промежуточных хозяев и сравнительно небольшими плотностями их популяций. При мониторинге общей паразитофауны даже в условиях довольно крупного Рыбинского водохранилища, кроме окунёвых рыб, метацеркарии *A. donicus* были зарегистрированы только у одной взрослой особи щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) и одного сеголетка тупоносого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937).

Ключевые слова: чужеродный паразит, Trematoda, очаги россикотремоза, окунь, судак, ёрш, верхневолжские водохранилища.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-116-130

Введение

Мариты трематод рода *Aporhallus* Lühe, 1909 нередко отличаются высокой степенью патогенности для своих дефинитивных хозяев – рыбоядных птиц, млекопитающих и че-

ловека, а метацеркарии способны вызывать заболевания у многих ценных в рыбохозяйственном отношении видов рыб [Odening, 1970, 1973; Kent et al., 2004; Hung et al., 2013; Chai, Jung, 2017]. Распространение подоб-

ных гельминтов относят к числу важных экологических последствий непреднамеренного расселения чужеродных видов гидробионтов. Первым промежуточным хозяином европейских видов рода *Apophallus* служит включённый в список зарегистрированных в России наиболее опасных инвазионных видов пресноводный понто-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) [Самые опасные..., 2018]. Этот инвазивный вид достаточно широко распространился за последние годы во многих водоёмах Европейской части страны. В дельте р. Волга после непреднамеренной интродукции *L. naticoides* через Волго-Донской канал, а также на начальных этапах натурализации моллюска в ниже- и средневожских водохранилищах обычно наиболее заметным было именно появление одного или двух видов трематод рода *Apophallus*. Нередко, при массовом паразитировании метацеркарий этих трематод в мускулатуре широкого круга рыб, наблюдалось развитие крупных постоянных очагов так называемых «чёрно-пятнистых» заболеваний (апофаллёз и россикотремоз), вызываемых *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* Skrjabin et Lindtrop, 1919 [Бисерова, 2005, 2016; Ivanov, 2008; Tyutin et al., 2013; Zhokhov et al., 2019].

Примерно в 2004–2005 гг., на фоне общего потепления климата, началось формирование первых постоянных поселений моллюска *L. naticoides* в более северных водохранилищах, относимых к верхневожской части каскада [Tyutin et al., 2013, 2023a]. Следует отметить, что начальные этапы натурализации моллюска в Рыбинском и Горьковском водохранилищах тоже характеризовались ростом численности популяций трематод рода *Apophallus*. Было установлено, что редии трематод рода *Apophallus* при моновидовом заражении проявляют относительно невысокую патогенность для взрослых особей *L. naticoides*, поэтому при формировании каждого нового поселения этого южного моллюска-вселенца обычно регистрировали существенный (иногда сразу до уровня > 50.00%) рост значений встречаемости партенит [Tyutin et al., 2022, 2023b]. В отличие от большинства других ассоциированных с *L. naticoides* трематод, для

партенит трематод рода *Apophallus* было характерно существенное повышение встречаемости у взрослых моллюсков по сравнению с сеголетками, что повышало вероятность формирования стабильных очагов апофаллёза и россикотремоза. В 2011–2019 гг. нами были выявлены постоянные поселения моллюска *L. naticoides* в верхнем участке Волжского плёса Рыбинского вдхр., где встречаемость партенит рода *Apophallus* составила ~25.00%, и в зоне влияния тёплых сбросных вод Костромской ГРЭС в акватории Горьковского вдхр., где встречаемость партенит не превысила уровня ~10.00 % [Tyutin et al., 2023b, 2024]. Предположительно, относительно низкие значения встречаемости партенит рода *Apophallus* в этих случаях были связаны с повышенной смертностью моллюсков, в гепатопанкреасе которых начинают развиваться одновременно партениты обоих видов – *A. muehlingi* и *A. donicus*. К сожалению, визуальная дифференцировка видов *A. muehlingi* и *A. donicus* на стадиях редий и даже церкарий затруднена из-за высокого уровня их морфологического сходства. Достаточно чётко различаются только полностью развитые, достигшие инвазионности метацеркарии, инцистированные в мускулатуре или на плавниках вторых промежуточных хозяев – рыб [Odening, 1970; 1973; Wierzbicka, Wierzbicki, 1973; Определитель..., 1987]. В частности, для метацеркарий *A. donicus* важными признаками являются сравнительно короткая предглотка, относительно узкая передняя часть тела, хорошо развитые округлые семенники, обычно расположенные почти на одном уровне. В связи с этим для разделения очагов апофаллёза и россикотремоза изучения разновозрастных особей моллюска *L. naticoides* чаще всего недостаточно и требуются дополнительные ихтиопаразитологические исследования.

Ранее нами было относительно подробно описано расселение трематоды *A. muehlingi*, метацеркарии которой уже стали обычными паразитами местных карповых рыб, а также натурализовавшейся в бассейне верхней Волги пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) [Tyutin et al., 2013, 2023a; Структура и функционирование..., 2018].

В то же время круг хозяев и особенности распространения второго представителя рода – *A. (=Rossicotrema) donicus* Sktjabin et Lindtrop, 1919, метацеркарии которого не были найдены нами ни у тюльки, ни у карповых рыб, были изучены в гораздо меньшей степени. Присутствие *A. donicus* в Верхневолжском регионе известно по единичным находкам метацеркарий только у одного из представителей семейства Percidae – речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 [Tyutin et al., 2013]. Важно подчеркнуть, что в более южных регионах масштабы развития очагов апофаллёза и россикотремоза обычно бывают примерно одинаковыми. Например, в условиях Киевского вдхр. (Украина), при встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* у наиболее заражённого представителя семейства карповых обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) на уровне 20.00%, встречаемость метацеркарий *A. donicus* у обитающих в тех же биотопах ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) и окуня *P. fluviatilis* достигла 10.00 и 17.00%, соответственно [Izyumova, 1987]. Следует отметить, что в дельте р. Волга, после натурализации в 1970-х гг. там моллюска *L. naticoides*, круг вторых промежуточных хозяев трематод рода *Apophallus* постепенно расширился: к 1999 г. у *A. muehlingi* до 15 видов рыб (при встречаемости метацеркарий 20.00–100.00%), у *A. donicus* – до 5 видов (при встречаемости 62.40–73.40%) [Ivanov, 2008]. Причины, по которым в условиях верхневолжских водохранилищ численность популяций *A. donicus* значительно уступает численности популяций *A. muehlingi*, но при этом вид *A. donicus* полностью не исчезает из экосистем водоёмов, пока окончательно не выяснены. В связи с этим, а также учитывая устойчивую тенденцию развития новых поселений моллюска *L. naticoides*, хорошо заметную в последние годы в акватории Горьковского вдхр. и в несколько меньшей степени выраженную в Рыбинском вдхр. [Tyutin et al., 2022, 2023a, 2023b], мониторинг заражённости массовых видов окунёвых рыб метацеркариями *A. donicus* представляется нам актуальным.

Цель данного исследования – на материале из пелагических и прибрежных уловов

в акваториях Рыбинского и Горьковского водохранилищ оценить значение разных видов окунёвых рыб для развития верхневолжских популяций *A. donicus* и выявить особенности формирования наиболее крупных очагов россикотремоза.

Материал и методы

Общие подходы. Некоторые используемые нами методические подходы были описаны в ранее опубликованных статьях [Голованов, Базаров, 2008; Tyutin et al., 2013; Tyutin et al., 2022; Tyutin et al., 2023a]. Там же приведены описания основных мест отлова рыб, входящих в число стандартных точек выполняемого Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук мониторинга экосистем верхневолжских водохранилищ. Все отловы пелагических выборок сеголетков рыб, рассматриваемых в данной статье, были выполнены в ходе комплексных летне-осенних рейсов НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев». Использовались пелагические тралы с горизонтальным раскрытием 12–17 м, вертикальным раскрытием ~2 м, шагом ячеи (в кутке) не более 4–6 мм. Для отлова прибрежных выборок рыб были использованы мальковые невода с размером ячеи 2–6 мм, а также рыболовные сети разного размера. При первичной обработке уловов основное внимание уделяли изучению сеголетков окунёвых рыб. Особи старших возрастов в уловах были относительно малочисленны и представлены разноразмерными экземплярами, поэтому они описываются нами как смешанные размерно-возрастные группы – «взрослые особи». В качестве основного объекта исследования использован наиболее массовый в обоих водохранилищах представитель окунёвых рыб – речной окунь *Perca fluviatilis*.

Отлов рыб в Рыбинском вдхр. Отлов основных выборок сеголетков окуня был проведён в двух секторах (северо-восточном и юго-западном) озеровидной центральной части водоёма в июле 2020 г. (рис.). Сеголетки окуня из северо-восточного сектора центральной части Рыбинского вдхр. были отловлены при тралениях вдоль затопленного русла р. Шексна на участке от траверса насе-

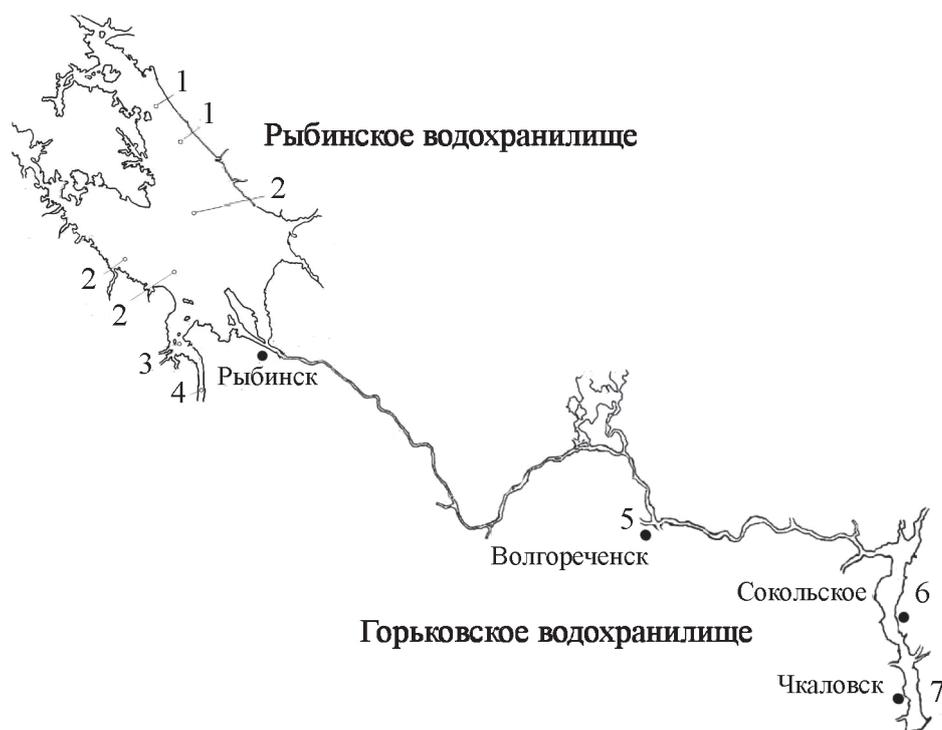


Рис. Схема расположения мест отлова выборок рыб: *Рыбинское водохранилище*: 1 – границы основного участка пелагических тралений в северо-восточном секторе центральной части водоёма; 2 – границы основных участков пелагических тралений в юго-западном секторе центральной части водоёма; 3 – место отлова прибрежных выборок рыб в нижней части Волжского плёса; 4 – место отлова прибрежных выборок рыб в верхней части Волжского плёса. *Горьковское водохранилище*: 5 – место отлова прибрежных выборок рыб; 6 – пелагические траления в верхнем участке приплотинного озеровидного расширения; 7 – пелагические траления в нижнем участке приплотинного озеровидного расширения.

лётного пункта Ягорба до траверса населённого пункта Мякса. В юго-западном секторе пелагические траления были выполнены от траверса населённого пункта Брейтово (вдоль затопленного русла р. Молога) до условного географического центра водохранилища, за который нами принят район затопленного населённого пункта Пчелье. Из этих же уловов были отобраны для исследования сеголетки другого представителя окунёвых рыб – судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), способные уже на первом году жизни совершать очень протяжённые нагульные миграции [Рыбы Рыбинского..., 2015]. Для увеличения объёма интегральных выборок рыб, а также для выявления возможных межгодовых различий в заражённости метацеркариями, дополнительные траления в тех же точках были выполнены в июле 2022 г. Использованы также две прибрежные выборки окуней первого года жизни: из нижнего и верхнего участков Волжского плёса Рыбинского вдхр. В нижнем участке Волжского плёса отлов сеголетков окуня был осуществлен в октябре

2019 г. рядом с пос. Борок (Некоузкий район Ярославской области). В верхнем участке – в августе 2019 г. рядом с г. Мышкин. В этих же точках побережья были отловлены сеголетки тупонозого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937). Дополнительно в период с августа по октябрь 2019 г. в побережье Волжского плёса были выполнены сетепостановки для отлова взрослых особей окуня *Perca fluviatilis*. Для уточнения круга потенциальных вторых промежуточных хозяев трематод рода *Apophallus* были также исследованы взрослые экземпляры щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) из сетных уловов, выполненных в 2021 г. у юго-западного побережья Рыбинского вдхр. рыбаками частных рыболовецких бригад Брейтовского района Ярославской области.

Отлов рыб в Горьковском вдхр. В качестве прибрежных выборок в данном случае рассматриваются сборы разновозрастных особей рыб, снятых в ноябре 2019 г. с защитных решёток водозабора Костромской ГРЭС, расположенной в г. Волгореченск Костром-

ской области. Помимо окуня *P. fluviatilis* из этих сборов были исследованы тупоносый бычок *P. semilunaris*, разновозрастные особи ерша *G. cernuus*, а также в массе попавшие на защитные решётки сеголетки судака *S. lucioperca*. Отлов пелагических выборок сеголетков *P. fluviatilis* был проведён в двух участках (верхнем и нижнем) озеровидной приплотинной части водоёма (так называемое Юрьевоцкое расширение) в сентябре 2019 г. В верхнем участке озеровидного Юрьевоцкого расширения траления были выполнены на траверсе населённого пункта Сокольское, в нижнем – на траверсе населённого пункта Чкаловск. Перед неполным гельминтологическим вскрытием у всех особей рыб измеряли длину тела (до конца чешуйного покрова). Для более подробного анализа размерно-возрастной динамики заражённости метацеркариями интегральные выборки рыб разделяли на две примерно равные по объёму группы – некрупных и сравнительно крупных особей. Для каждой из анализируемых размерно-возрастных групп рыб или их интегральных выборок учитывали диапазон разброса значений длины тела (l_{\min} – l_{\max} , мм). Определение видовой принадлежности метацеркарий рода *Apophallus* было проведено по их классическим описаниям с учётом последующих систематических уточнений [Odening, 1970, 1973; Wierzbicka, Wierzbicki, 1973; Определитель..., 1987; Sándor et al., 2017]. При вскрытиях рыб были использованы световые биологические микроскопы МБС-9 и МБС-10, а при уточнении видовой принадлежности найденных метацеркарий и стадий их развития – световые микроскопы МБИ-3 и OLYMPUS-CX23LEDRFS1.

Математические и статистические расчёты. Обработка результатов исследования проведена с применением стандартных методик [Bush et al., 1997; Sokal, Rohlf, 2012]. В качестве основного показателя уровня заражённости использовали встречаемость метацеркарий в выборках рыб (the infection prevalence – доля заражённых особей от общего числа исследованных экземпляров с расчётом стандартной статистической ошибки доли, $P \pm SE$, %). В данной статье также использован показатель интенсивности за-

ражения метацеркариями – число инцистированных паразитов у каждой заражённой особи. При этом мы рассматривали только диапазон разброса индивидуальных значений интенсивности заражения в конкретной выборке или размерно-возрастной группе рыб (the intensity range, IR \min – \max , экз.). Вместо среднего значения интенсивности заражения использовали индекс обилия метацеркарий (the abundance – среднее количество на одну исследованную особь хозяина с расчётом стандартной статистической ошибки, $A \pm SE$). Степень статистической значимости различий арифметических средних оценивали по непараметрическому тесту Краскела – Уоллиса для независимых переменных (Kruskal – Wallis H-test, 2-tailed). Оценку статистической значимости различий между выраженными в процентах долями (встречаемость метацеркарий) провели по непараметрическому χ^2 – критерию Пирсона (Pearson's Chi-square test). Анализ данных во всех случаях был выполнен на наиболее распространённом в ихтиопаразитологии уровне значимости $p < 0.05000$.

Результаты

Заражённость рыб в Рыбинском вдхр. Для формирования постоянных очагов россикотремоза очень важен сравнительно восприимчивый к заражению метацеркариями *Apophallus donicus* наиболее массовый представитель семейства Percidae – речной окунь *Perca fluviatilis*. В табл. 1 приведены основные данные по вариабельности значений встречаемости и индекса обилия метацеркарий *A. donicus* в разных участках Рыбинского вдхр. Значения этих показателей в пелагических выборках сеголетков окуня, а также в прибрежных выборках сеголетков и взрослых особей окуня из Волжского плёса хорошо отразили мозаичный характер расселения моллюска *Lithoglyphus naticoides* в данном водоёме. Метацеркарии *A. donicus* не были выявлены в группировках сеголетков окуня, отловленных пелагическим тралом в 2020 г. и 2022 г. в обоих секторах центральной части водохранилища. В связи с этим можно говорить об отсутствии в настоящее время постоянных очагов россикотремоза как в Главном плёсе Рыбинского вдхр., так и в северной и

западных частях водоёма (Шекснинский и Моложский плёсы). Следует отметить, что метацеркарии *A. donicus* не были найдены и в дополнительно исследованной выборке сеголетков судака *Sander lucioperca* ($n = 127$) из тех же пелагических уловов в центральной части водохранилища. Траления были выполнены на достаточно больших участках: от $58^{\circ}40'$ с.ш., $38^{\circ}15'$ в.д. до $58^{\circ}55'$ с.ш., $38^{\circ}05'$ в.д. – в северо-восточном секторе и от $58^{\circ}20'$ с.ш., $38^{\circ}00'$ в.д. до $58^{\circ}30'$ с.ш., $38^{\circ}30'$ в.д. – в юго-западном секторе. Таким образом, несмотря на то что особи *S. lucioperca* способны уже на первом году жизни совершать протяжённые нагульные миграции, расстояния от мест тралений до ближайшего известного на данный момент крупного поселения моллюска *L. naticoides* (в нижней части Волжского плёса, примерные координаты географического центра поселения – $58^{\circ}06'$ с.ш., $38^{\circ}41'$ в.д.) оказались слишком большими. Другой причиной отсутствия метацеркарий *A. donicus* у сеголетков судака может быть малочисленность в указанном поселении *L. naticoides* партенит именно этого вида трематод.

В пользу последнего предположения свидетельствует то, что даже в отловленной сравнительно недалеко от географического центра этого поселения *L. naticoides* (место отлова – $58^{\circ}16'$ с.ш., $38^{\circ}03'$ в.д., точка № 3 на рис.) прибрежной выборке сеголетков окуня только две относительно некрупные особи из 56 исследованных оказались заражёнными метацеркариями *A. donicus*. У дополнительно исследованных из этого же улова сеголетков тупоносого бычка *P. semilunaris* (5 особей с длиной тела 25–43 мм) метацеркарии этого вида не были обнаружены. Только в верхнем участке Волжского плёса, где отлов рыб был проведён непосредственно в границах другого крупного поселения *L. naticoides* ($57^{\circ}47'$ с.ш., $38^{\circ}28'$ в.д., точка № 4 на рис.), даже у тупоносого бычка, демонстрирующего в целом довольно высокую устойчивость к заражению, было обнаружено две метацеркарии *A. donicus* (у одной особи из 16 исследованных сеголетков с длиной тела 16–30 мм). В отловленной здесь же интегральной выборке сеголетков окуня (с длиной тела 35–75

мм) встречаемость метацеркарий оказалась близкой к 100% (при максимальном значении интенсивности заражения > 200 экз. и индексе обилия > 50 экз.). При выделении в этой интегральной выборке сеголетков окуня двух размерных групп выявлено трёхкратное статистически значимое повышение индекса обилия в группе наиболее крупных особей по сравнению с группой относительно некрупных особей ($N = 85$, $H = 30.03$, $p < 0.00001$). Столь большое различие может быть следствием дифференцировки сеголетков на быстро растущих лидеров и проигрывающих конкуренцию за пищу отстающих в росте аутсайдеров, приводящей к селективному выеданию ихтиофагами части наиболее мелких особей, накопивших > 100 экз. метацеркарий.

Интегральные прибрежные выборки сеголетков окуня из нижнего и верхнего участков Волжского плёса статистически значимо различаются и по значениям встречаемости метацеркарий ($\chi^2 = 120.97$, $p < 0.00001$) и по значениям индекса обилия ($N = 141$, $H = 93.34$, $p < 0.00001$). Можно констатировать, что к 2019–2022 г. в пределах акватории Рыбинского вдхр. формирование постоянных очагов россикотремоза произошло только в верхнем участке Волжского плёса. Локальный характер этого процесса подтверждается очень перерасеянным распределением метацеркарий среди взрослых особей окуня, способных довольно широко мигрировать в пределах Волжского плёса. К сожалению, взрослые окуни в наших уловах были немногочисленными, и возрастной рост миграционной активности проявился только в небольшом снижении встречаемости метацеркарий у наиболее крупных взрослых окуней по сравнению с группой относительно некрупных особей ($\chi^2 = 0.25$, $p > 0.61092$). Повышение, хотя и статистически незначимое ($N = 22$, $H = 0.08$, $p > 0.76761$), значения индекса метацеркарий у наиболее крупных окуней по сравнению с группой некрупных взрослых особей в принципе отразило обычную тенденцию постепенного накопления гельминтов в процессе жизни хозяина. Возможно, из-за нагульных миграций в удалённые от берега места, характерные для крупных особей щуки *E. lucius*, из 19 исследованных нами особей этого об-

Таблица 1. Заражённость метацеркариями трематоды *Aporhallus donicus* разновозрастных сеголетков и взрослых особей окуня *Perca fluviatilis* из разных участков Рыбинского водохранилища

Показатели заражённости	Размерные группы окуня <i>P. fluviatilis</i>		Общее число рыб и показатели для интегральных выборок
	Некрупные особи	Крупные особи	
<i>Сеголетки окуня из северо-восточного сектора центральной части Рыбинского водохранилища (уловы пелагического трала, июль 2020 г. и июль 2022 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	536	536	1072
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	23–34	35–51	23–51
$P \pm SE, \%$	0	0	0
<i>Сеголетки окуня из юго-западного сектора центральной части Рыбинского водохранилища (уловы пелагического трала, июль 2020 г. и июль 2022 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	587	588	1175
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	26–34	35–55	26–55
$P \pm SE, \%$	0	0	0
<i>Сеголетки окуня из прибрежной зоны нижнего участка Волжского плёса Рыбинского водохранилища (неводной улов, октябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	28	28	56
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	38–49	50–72	38–72
$P \pm SE, \%$	7.14±4.88	0	3.57±2.48
IR min-max, экз.	1–2	0	1–2
$A \pm SE$	0.11±0.08	0	0.05±0.04
<i>Сеголетки окуня из прибрежной зоны верхнего участка Волжского плёса Рыбинского водохранилища (неводной улов, август 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	42	43	85
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	35–49	50–75	35–75
$P \pm SE, \%$	92.86±3.97	100.00±0.00	96.47±2.01
IR min-max, экз.	3–95	7–215	3–215
$A \pm SE$	31.09±4.09	94.86±8.75	63.35±5.96
<i>Взрослые окуни из прибрежной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища (неводные и сетевые уловы, август–октябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}, \text{экз.}$	11	11	22
$l_{\text{рыб}} \text{ min-max, мм}$	80–105	110–282	80–282
$P \pm SE, \%$	27.27±13.43	18.18±11.63	22.73±8.94
IR min-max, экз.	2–52	3–234	2–234
$A \pm SE$	5.45±4.69	21.54±21.25	13.51±10.76

Примечание. $n_{\text{рыб}}$ – количество исследованных особей рыб; $l_{\text{рыб}} \text{ min-max}$ – диапазон разброса значений длины тела рыб; $P \pm SE$ – значение показателя встречаемости метацеркарий *A. donicus* и его статистическая ошибка; IR min-max – диапазон разброса индивидуальных значений интенсивности заражения метацеркариями; $A \pm SE$ – индекс обилия метацеркарий и его статистическая ошибка.

лигатного хищника (разброс значений длины тела 270–750 мм) единственная метацеркария *A. donicus* была обнаружена только у одной из самых мелких особей – с длиной тела 300 мм (встречаемость $5.26 \pm 5.12\%$, значение индекса обилия 0.53 ± 0.53).

Заражённость рыб в Горьковском вдхр.

В отличие от Рыбинского вдхр., в Горьковском вдхр., где моллюск *L. naticoides* смог освоить разные глубины практически по всей акватории водоёма, отмечено более широкое распространение россикотремоза (табл. 2). К сожалению, в траловых уловах, выполненных в 2019 г. в приплотинном Юрьевоцком расширении, отсутствовали обычные обитатели пелагиали – сеголетки судака. Видимо, для их осеннего нагула более привлекательной оказалась более проточная средняя часть водохранилища (в частности – места расположения водозабора и водосбросов Костромской ГРЭС, $57^{\circ}28'$ с.ш., $41^{\circ}21'$ в.д., точка № 5 на рис.). Большую выборку сеголетков судака удалось собрать непосредственно на защитных решётках водозабора ГРЭС, но их заражённость оказалась крайне низкой и без выраженных различий между размерными группами хозяина. Возможно, привлечённые обилием корма в зону влияния тёплых сбросных вод ГРЭС сеголетки судака целенаправленно избегают длительного пребывания в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*. Отсутствие метацеркарий *A. donicus* у единственного исследованного сеголетка тупонозого бычка *P. semilunaris* с длиной тела 45 мм, вероятно, связано с врождённой низкой восприимчивостью к заражению данным видом паразита. Во всяком случае, у собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС разновозрастных особей ерша и окуня, менее склонных к совершению миграций, встречаемость метацеркарий этого вида оказалась близкой к 100%, а индивидуальная интенсивность заражения у отдельных рыб достигла уровня > 300 экз. Это свидетельствует об относительно небольшой степени селективности выедания крупными ихтиофагами наиболее заражённых особей в группировках ерша и окуня. Судя по всему, крупные хищники в данном случае предпочитают потреблять бо-

лее доступные пищевые объекты – молодь карповых рыб и весьма распространённую в зоне влияния тёплых сбросных вод ГРЭС черноморско-каспийскую туюлку. Сравнительно небольшое и статистически незначимое ($N = 33$, $H = 0.03$, $p > 0.85383$) различие в значениях индекса обилия метацеркарий у ерша и окуня, вероятно, не связано напрямую с поведенческими особенностями хозяев и может быть объяснено большим количеством слизи на поверхности тела ерша, служащей препятствием для проникновения церкарий *A. donicus*. К сожалению, возможно, из-за небольшого объёма выборок рыб, различия между значениями индекса обилия метацеркарий в отдельных размерных группах хозяев не достигли статистически значимого уровня ни в разновозрастной выборке окуней ($N = 13$, $H = 0.02$, $p > 0.61707$), ни в разновозрастной выборке ершей ($N = 20$, $H = 0.21$, $p > 0.65014$). Тем не менее, следует отметить, что у окуня значения индекса обилия метацеркарий оказались на уровне ~ 100 экз. как у некрупных, так и у крупных особей. У крупных особей ерша значение индекса обилия метацеркарий оказалось даже ниже, чем у некрупных особей этого вида.

Заражённость метацеркариями *A. donicus* сеголетков окуня не была нулевой даже в выборках из уловов пелагическими тралами в наиболее широкой озеровидной части водохранилища (Юрьевоцкое расширение). Выявленные различия в значениях показателей заражённости рыб между верхним (координаты траления $57^{\circ}06'$ с.ш., $43^{\circ}08'$ в.д., точка № 6 на рис.) и нижним (координаты траления $56^{\circ}44'$ с.ш., $43^{\circ}17'$ в.д., точка № 7 на рис.) участками озеровидного расширения, вероятно, могут быть связаны с относительной теплолюбивостью и умеренной реофильностью моллюска *L. naticoides*. Несмотря на небольшие объёмы обеих пелагических выборок сеголетков окуня, между ними выявлены статистически значимые различия как по встречаемости метацеркарий ($\chi^2 = 9.75$, $p < 0.00181$), так и по индексу обилия ($N = 43$, $H = 6.22$, $p < 0.01258$). Следует отметить, что, если в нижнем участке Юрьевоцкого расширения Горьковского вдхр. единственная метацеркария *A. donicus* была найдена только у одного из относитель-

Таблица 2. Заражённость метацеркариями трематоды *Aporhalls donicus* окупёвых рыб разных видов в акватории Горьковского водохранилища

Показатели заражённости	Размерные группы рыб		Общее число рыб и показатели для интегральных выборок
	Некрупные особи	Крупные особи	
<i>Сеголетки окуня из верхнего участка прилотинного озеровидного расширения Горьковского водохранилища (пелагический трал, сентябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	11	12	23
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	51–63	65–71	51–71
$P \pm SE$, %	45.46±15.01	50.00±14.43	47.83±10.42
IR min–max, экз.	1–12	1–62	1–62
$A \pm SE$	1.82±1.08	8.58±5.13	5.35±2.76
<i>Сеголетки окуня из нижнего участка прилотинного озеровидного расширения Горьковского водохранилища (пелагический трал, сентябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	10	10	20
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	55–59	60–65	55–65
$P \pm SE$, %	10.00±9.49	0	5.00±4.87
IR min–max, экз.	1	0	1
$A \pm SE$	0.10±0.10	0	0.05±0.05
<i>Разновозрастные особи окуня (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	6	7	13
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	50–78	105–127	50–127
$P \pm SE$, %	83.33±15.21	100.0±0.00	92.31±7.39
IR min–max, экз.	8–498	8–404	8–498
$A \pm SE$	113.66±79.51	91.57±53.05	101.77±44.54
<i>Разновозрастные особи ерша (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	10	10	20
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	70–82	85–125	70–125
$P \pm SE$, %	100.00±0.00	100.0±0.00	100.00±0.00
IR min–max, экз.	1–355	1–165	1–355
$A \pm SE$	70.51±32.74	47.00±15.89	58.75±17.92
<i>Сеголетки судака (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	201	202	403
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	45–55	60–65	45–65
$P \pm SE$, %	0.49±0.49	0.49±0.49	0.49±0.35
IR min–max, экз.	5	7	5–7
$A \pm SE$	0.02±0.02	0.04±0.04	0.03±0.02

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

но некрупных сеголетков окуня, то в верхней части озеровидного расширения метацеркариями оказалось заражено около половины из исследованных сеголетков окуня в обеих выделенных нами размерных группах. Различия в уровнях заражённости метацеркариями *A. donicus* между двумя размерными группами сеголетков окуня в верхнем участке Юрьевецкого расширения оказались статистически незначимыми как по показателю встречаемости ($\chi^2 = 0.05$, $p > 0.82743$), так и по индексу обилия ($N = 23$, $H = 0.54$, $p > 0.46017$).

Обсуждение

В бассейне верхней Волги крупные очаги россикотремоза как по количеству, так и по площади пока явно уступают более динамично развивающимся очагам апофаллёза, вызываемого трематодой *Apophallus muehlingi* [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2022, 2023a]. Отчасти это связано со способностью *A. muehlingi* использовать более широкий круг вторых промежуточных хозяев, включающий местных карповых рыб, превосходящих окунёвых по суммарному числу видов и плотности популяций, а также успешно натурализовавшуюся в верхне-волжских водохранилищах черноморско-каспийскую тюльку *Clupeonella cultriventris*. Эта закономерность характерна для обоих исследованных нами водохранилищ: как для большого озеровидного водоёма (Рыбинское вдхр.), так и для более проточного водоёма долинного типа (Горьковское вдхр.). Важно также подчеркнуть, что в последние годы число поселений и общая численность популяций моллюска *Lithoglyphus naticoides* имеют тенденцию к росту и в других водоёмах верхневолжского бассейна (например, в Угличском вдхр.), хотя в большинстве местообитаний плотность моллюска ещё не превышает 100–200 экз./м² [Tyutin et al., 2022, 2023b, 2024].

В Горьковском вдхр. по режиму проточности гидрологи выделяют близкую к речному типу северную часть – от г. Рыбинск до г. Кострома, а в нижней приплотинной части – сравнительно небольшое озеровидное Юрьевецкое расширение. Наиболее подходящим для умеренно реофильного и относи-

тельно теплолюбивого *L. naticoides* в настоящее время можно считать среднюю часть этого водохранилища, относимую по гидрологическим характеристикам к переходному типу между речным и озёрным. Однако, судя по заражённости метацеркариями трематод рода *Apophallus* сеголетков рыб из пелагических уловов, этот моллюск уже успешно расселился и в других участках водоёма, освоив не только прибрежные, но и глубоководные зоны Горьковского вдхр. В Рыбинском вдхр. крупные постоянные поселения моллюска *L. naticoides* пока зарегистрированы только в прибрежной зоне относительно небольшого по площади Волжского плёса [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2022; 2023b; 2024]. В перспективе можно ожидать уменьшение степени различий между Рыбинским и Горьковским водохранилищами по плотности популяций *L. naticoides*, так как, помимо собственно озеровидной центральной части (шириной до 56 км) и Волжского плёса, расположенного между плотиной Угличской ГЭС и озеровидной частью, в Рыбинском вдхр. существуют образованные затопленными руслами крупных притоков Моложский и Шекснинский плёсы [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987]. Тем не менее межвидовые различия между трематодами *A. donicus* и *A. muehlingi* по масштабам использования пелагических и прибрежных группировок рыб, вероятно, сохранятся и в дальнейшем.

Складывается впечатление, что трематода *A. donicus* на каких-то стадиях жизненного цикла является более теплолюбивой по сравнению с близкородственным видом *A. muehlingi*. Как следствие, в пределах акватории Горьковского вдхр. условия для развития очагов россикотремоза и апофаллёза примерно одинаковы только в средней части водоёма, где, помимо влияния подогретых сбросных вод бытовых и промышленных стоков крупных областных центров (г. Ярославль и г. Кострома), дополнительный вклад в создание благоприятных для *L. naticoides* и ассоциированных с ним трематод вносит работа Костромской ГРЭС. Важно отметить, что при функционировании электростанции в режиме максимальной нагрузки сброс по-

догретой воды в Горьковское вдхр. может обеспечивать разницу температур в 5–8 °С по сравнению с фоновыми значениями, что нередко вызывает повышение плотности скоплений рыб в этой части водоёма [Голованов, Базаров, 2008]. В нашем материале из нижней части Горьковского вдхр. (из разных участков озеровидного Юрьевоцкого расширения) встречаемость метацеркарий *A. donicus* в пелагических группировках сеголетков окуня оказалась варьирующей в очень широком диапазоне (от 5.00 до 47.83%), что может быть прямым следствием относительно невысокой эврибионтности данной трематоды. Для значений встречаемости метацеркарий *A. muehlingi* в пелагических группировках сеголетков только *C. cultriventris* из Юрьевоцкого расширения мы выявили меньший диапазон варибельности (6.80–28.10%) [Tyutin et al., 2023a]. Вероятно, высокая варибельность встречаемости метацеркарий *A. donicus* в прибрежных группировках сеголетков окуня в акватории Волжского плёса Рыбинского вдхр. тоже может быть отчасти связана с влиянием температурного фактора, ограничивающего площадь локального очага россикотремоза. При этом гостальные различия в заражённости карповых рыб метацеркариями *A. muehlingi* в условиях Волжского плёса [Структура и функционирование..., 2018] скорее можно связать с их способностью активно избегать длительного пребывания в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*. Например, даже в первые годы после натурализации этого моллюска встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у вынужденного часто нагуливаться в прибрежной зоне синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) могла достигать 12.0%, тогда как у ведущей исключительно пелагической образ жизни чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) не превышала 1.0%. По литературным данным, в регионах с не столь континентальным климатом и с менее выраженными сезонными колебаниями температуры гостальные различия в значениях встречаемости метацеркарий между *A. donicus* и *A. muehlingi* обычно выражены слабо. Например, в Штетцинском заливе Балтийского моря при высокой встречаемости метацеркарий *A. donicus* (у судака –

50.00%, у окуня – 80.00%, у ерша – 100.00%) примерно такая же варибельность значений этого показателя была характерна и для метацеркарий *A. muehlingi* (60.00–100.00% в выборках наиболее массовых видов карповых рыб) [Wierzbicka, Wierzbicki, 1973].

Безусловно, относительно стабильное существование сравнительно немногочисленных и довольно небольших по площади верхневолжских очагов россикотремоза возможно только при сохранении хорошо сбалансированных на организменном уровне паразито-хозяйинных отношений, не допускающих слишком быстрой массовой гибели рыб-хозяев. Отсутствие в мускулатуре исследованных нами окунёвых рыб мёртвых метацеркарий *A. donicus*, погибших на начальных этапах формирования цисты, позволяет говорить о сравнительно невысокой степени антагонизма паразито-хозяйинных отношений. Вероятно, почти такие же или чуть менее сбалансированные на организменном уровне отношения могут быть обычными и для системы метацеркарии *A. donicus* – щука *E. lucius*. Для тупоносого бычка *P. semilunaris*, сеголетки которого оказались практически не заражённым даже в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*, есть основания говорить о врождённой низкой восприимчивости к заражению. Не исключено, что это является местной популяционной особенностью данного хозяина, так как тупоносый бычок натурализовался в бассейне верхней Волги только в начале 2000-х гг. [Структура и функционирование..., 2018]. Важно подчеркнуть, что описанную у некоторых видов рода *Aprophallus* высокую патогенность метацеркарий для сеголетков рыб вполне обосновано связывают с повреждением прискелетной мускулатуры и самого скелета рыб при глубоком проникновении личинок в мускульную ткань [Kent et al., 2004]. По нашим наблюдениям, только трематода *A. muehlingi* может быть отнесена к числу таких видов. Для метацеркарий трематоды *A. donicus* у всех видов исследованных нами рыб отмечена только локализация в подкожной мускулатуре или же на плавниках хозяина. За счёт этого метацеркарии явно лишь незначительно снижают жизнеспособность даже у некрупных

сеголетков окуня. В нашем материале столь принципиальное различие в локализации метацеркарий *A. donicus* и *A. muehlingi* нередко приводило к отличающимся на порядок максимальным значениям показателя индивидуальной интенсивности заражения в одних местах лова. Так, в верхнем участке Волжского плёса Рыбинского вдхр. для сеголетков окуня *P. fluviatilis* максимальное значение индивидуальной интенсивности заражения достигло 215 экз. метацеркарий *A. donicus*, тогда как у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) максимальное значение этого показателя не превысило 19 экз. метацеркарий *A. muehlingi* [Tyutin et al., 2022]. В средней части Горьковского вдхр. у сеголетков тюльки максимальная интенсивность заражения метацеркариями *A. muehlingi* > 50 экз. наблюдалась только в единичных случаях, а у взрослых особей этого вида с длиной тела 62–82 мм она не превысила 47 экз. [Tyutin et al., 2023a]. У окуня примерно тех же размерных групп максимальные значения индивидуальной интенсивности заражения метацеркариями *A. donicus* составили 404–498 экз.

Следует отметить, что при работе с фиксированными этиловым спиртом образцами возможны ошибки в определении видовой принадлежности метацеркарий рода *Aporhallas*. Например, в 2005 г. в средневолжском Чебоксарском водохранилище метацеркарии трематоды *A. muehlingi* были описаны не только у вселившейся в водоём теплолюбивой пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *C. cultriventris*, но и у многих аборигенных представителей ихтиофауны: плотвы *R. rutilus*, жереха *Leuciscus aspius* (Linnaeus, 1758), обыкновенного ельца *L. leuciscus*, пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), обыкновенной щиповки *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758) [Tyutin et al., 2013]. При этом метацеркарии, найденные у обыкновенного судака *S. lucioperca*, речного окуня *P. fluviatilis* и ерша *G. cernuus*, первоначально ошибочно тоже отнесённые к виду *A. muehlingi*, при более внимательном изучении были определены как принадлежащие к виду *A. (=Rossicotrema) donicus* [Tyutin et al., 2023a].

Заключение

По нашему мнению, сравнительно слабое распространение трематоды *Aporhallas donicus* в обоих исследованных водохранилищах лишь отчасти обусловлено относительно узким кругом используемых данным паразитом аборигенных рыб-хозяев. Судя по полученным нами значениям максимальной интенсивности заражения, метацеркарии *A. donicus* явно менее патогенны для рыб по сравнению с метацеркариями родственного вида *A. muehlingi*. Поэтому при оценке перспектив развития очагов россикотремоза необходимо учитывать заметную теплолюбивость *A. donicus*, ограничивающую возможность реализации жизненного цикла этой трематоды в северных водохранилищах волжского каскада, а также уровень конкуренции с видом *A. muehlingi* непосредственно в поселениях первого промежуточного хозяина – моллюска *Lithoglyphus naticoides*. Наиболее эффективная реализация жизненного цикла *A. donicus* в верхневолжских водохранилищах отмечена для хорошо прогреваемого прибрежного мелководья и участков антропогенного термального загрязнения. Самым крупным по площади оказался очаг россикотремоза в средней части Горьковского вдхр. – с центром в основной точке сброса тёплых вод из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС. В более северном Рыбинском вдхр. относительно большой локальный очаг россикотремоза начал развиваться только после 2011 г. – с началом формирования крупного поселения моллюска *L. naticoides* на мелководьях верхней части Волжского плёса около г. Углич. Нижняя часть Волжского плёса оказалась почти не затронута этим процессом. Наиболее важным вторым промежуточным хозяевам для *A. donicus* в обоих исследованных верхневолжских водохранилищах оказался окунь *Perca fluviatilis*. На второе место по значимости для популяций *A. donicus* можно поставить не столь многочисленного и относительно холодолюбивого ёрша *Gymnocephalus cernuus*. Некоторые виды рыб-хозяев, вероятно, стараются целенаправленно избегать длительного пребывания в местах скопления взрослых особей моллюска *L. naticoides*. В частности, слабое

использование трематодой *A. donicus* популяций таких массовых хищников, как щука *Esox lucius* и судак *Sander lucioperca*, возможно, связано со склонностью этих рыб к совершению протяжённых нагульных миграций вдоль берега или в пелагиаль водоёмов.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в сборе материала команде НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев», а также научному сотруднику лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук А.К. Смирнову за предоставление для гельминтологического исследования одной из прибрежных выборок окуня.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Российской Федерации (темы №124032500018-8, №124032500016-4, №124032100075-5).

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

Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.

Бисерова Л.И. Оценка состояния сообществ промысловых рыб некоторых водоёмов Центральной России в отношении опасных для человека гельминтов // Труды Центра паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 2016. Т. 49. С. 11–12.

Голованов В.К., Базаров М.И. Гидроакустические исследования поведения и распределения рыб в районе подогретых вод Костромской ГРЭС и на смежных участках Горьковского водохранилища // в кн.: Гидроакустические исследования на внутренних водоёмах: мат. докл. Всероссийской конференции. Ярославль: Принтхауз, 2008. С. 26–39.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филлигрань, 2015. 418 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.

Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / ред. В.И. Лазарева. М.: Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. <https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001>

Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // The Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83, no. 4. P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>

Chai J.-Y., Jung B.-K. Fishborne zoonotic heterophyid infections: An update // Food and Waterborne Parasitology. 2017. Vol. 8–9. P. 33–63. <https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2017.09.001>

Hung N.M., Madsen H., Fried B. Global status of fish-borne zoonotic trematodiasis in humans // Acta Parasitologica. 2013. Vol. 58, no. 3. P. 231–258. <https://doi.org/10.2478/S11686-013-0155-5>

Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39, no. 2. P. 136–139. <https://doi.org/10.1007/S11184-008-2010-8>

Izyumova N.A. Parasitic fauna of reservoir fishes of the USSR and its evolution. New Delhi: Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd, 1987. 325 p.

Kent M.L., Watral V.G., Whipps C.M., Cunningham M.E., Criscione C.D., Heidel J.R., Curtis L.R., Spitsbergen J., Markle D.F. A digenean metacercaria (*Apophallus* sp.) and a myxozoan (*Myxobolus* sp.) associated with vertebral deformities in cyprinid fishes from the Willamette River, Oregon // Journal Aquat. Anim. Health. 2004. Vol. 16. P. 116–129. <https://doi.org/10.1577/H00004.1>

Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. <https://doi.org/10.1007/BF00259490>

Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Apophallus donicus* in Berlin im Vergleich zu *A. muehlingi* // Biol. Zentralbl. 1973. Vol. 92. P. 455–494.

Sándor D., Molnár K., Gibson D.I., Székely C., Majoros G., Cech G. An investigation of the host-specificity of metacercariae of species of *Apophallus* (Digenea: Heterophyidae) in freshwater fishes using morphological, experimental and molecular methods // Parasitology Research. 2017. Vol. 116, no. 11. P. 3065–3076. <https://doi.org/10.1007/S00436-017-5617-5>

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co., 2012. 937 p.

The river Volga and its life / Edited by F.D. Mor-dukhai-Boltovskoi. Hague – Boston – London: Springer, 1979. 473 p. <https://doi.org/10.1002/iroh.19800650315>

- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Bazarov M.I., Tyutin V.A. Distribution patterns of metacercariae of the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) in fingerlings in an invasive population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky Reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023a. Vol. 14, no. 1. P. 66–78. <https://doi.org/10.1134/S2075111723010137>
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Morozova D.A., Tyutin V.A. The dynamics of trematode occurrence in two permanent settlements of the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) at the northeastern border of its range // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13, no. 4. P. 537–543. <https://doi.org/10.1134/S2075111722040130>
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Tyutin V.A., Pavlov D.F., Makrushin A.V. Communities of trematodes in Ponto-Azov gravel snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda: Hydrobiidae) and their potential impact on the development of marginal host populations in the Volga River basin // Invertebrate Zoology. 2023b. Vol. 20, no. 2. P. 205–222. <https://doi.org/10.15298/invertzool.20.2.05>
- Tyutin A.V., Pryanichnikova E.G., Morozova D.A. Features of trematode communities in the Ponto-Azov snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) from the Uglich and Rybinsk reservoirs (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2024. Vol. 15, no. 1. P. 89–100. <https://doi.org/10.1134/S2075111724010144>
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4, no. 1. P. 54–59. <https://doi.org/10.1134/S2075111713010098>
- Wierzbicka J., Wierzbicki K. Metacercariae of the genus *Apophallus* Lühe, 1909 (Trematoda: Heterophyidae) in Western Pomerania of Poland // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 1973. Vol. 3, no. 1. P. 75–89.
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10, no. 2. P. 136–152. <https://doi.org/10.1134/S2075111719020140>

THE ROLE OF DIFFERENT FISH SPECIES IN THE CONSERVATION OF NUMBERS OF HEMIPOPULATIONS OF METACERCARIAE OF THE TREMATODE *APOPHALLUS DONICUS* (SKRJABIN ET LINDTROP, 1919) IN THE ECOSYSTEMS OF RYBINSK AND GORKY RESERVOIRS (UPPER VOLGA BASIN)

© 2026 Tyutin A.V.^{a,*}, Shlyapkin I.V.^a, Bazarov M.I.^a, Morozova D.A.^{a,b}, Medyantseva E.N.^a, Tyutin V.A.^c

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

^b Darwin State Biosphere Nature Reserve

^c St. Petersburg State University

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

This article describes a circle of the second intermediate hosts of the alien trematode *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* Skrjabin et Lindtrop, 1919, as well as patterns of the development of rossicotremosis (a type of “black-spotted” fish disease) in the Upper Volga foci in 2019–2022. Using the example of Rybinsk and Gorky reservoirs, the host differences in the distribution of *A. donicus* metacercariae in pelagic and coastal groups of the most abundant Percidae species are considered. The most common second intermediate host of *A. donicus* in both reservoirs was the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. It is shown that the high variability in the occurrence of *A. donicus* metacercariae usually reflects the mosaic pattern of distribution of the first intermediate host of the trematode, the Ponto-Azov prosobranch mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828). In the case of the Rybinsk Reservoir, we found no evidence of significant foci of rossicotremosis outside the relatively small area of the Volga Reach. In adult perch individuals capable of making relatively long feeding migrations, the prevalence of metacercariae in this section of the reservoir was 22.73%. In rarely migrating coastal groups of perch fingerlings, the prevalence of metacercariae ranged from 3.57% to 96.47% at different sites of the Volga Reach. A wider spread of rossicotremosis was observed in the Gorky Reservoir. Even in pelagic trawl catches from the lake-like section of this reservoir, the prevalence of metacercariae in perch fingerlings was found to be between 5.00% and 47.83%. A very large focus of rossicotremosis in the Gorky Reservoir formed upstream the lake-like expansion, in the area affected by heated waste waters from the Kostroma State District Power Plant, where only juvenile specimens of zander, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), were insignificantly infected – 0.49%. At the same time, the prevalence of metacercariae in the integrated sample of perch individuals of various ages was 92.31%, while in the integrated sample of different-aged ruff, *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), it reached 100%. The clearly pronounced localization of rossicotremosis foci may be attributed to the relatively high thermophilic nature of the trematode *A. donicus*, the limited circle of its second intermediate hosts, and their relatively low population densities. In addition to Percidae species, monitoring of the common parasite fauna, even in the rather large Rybinsk Reservoir, revealed *A. donicus* metacercariae only in one adult specimen of pike, *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), and one yearling specimen of the freshwater tubenose goby, *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1937).

Keywords: alien parasite, Trematoda, foci of rossicotremosis, perch, zander, ruff, Upper Volga reservoirs.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ВЕРМИКУЛИРОВАННОГО ПАРУСНОГО СОМА *PTERYGOPLICHTHYS DISJUNCTIVUS* (WEBER, 1991) (ACTINOPTERYGII: SILURIFORMES: LORICARIIDAE) В БАССЕЙНЕ ДНЕСТРА

© 2025 Филипенко С.И., Мустя М.В.

Приднестровский государственный университет им. Т.Г. Шевченко
e-mail: zoologia_pgu@mail.ru

Поступила в редакцию 06.10.2025. После доработки 29.12.2025. Принята к публикации 10.02.2026

Один экземпляр вермикулированного парусного сома *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber, 1991), пойманный в сентябре 2025 г. в Кучурганском водохранилище-охладителе Молдавской ГРЭС, представляет собой первую находку этого вида-вселенца в водоёмах Молдовы и Приднестровья. Рыба имела общую длину 38,5 см и массу 585 г. Коэффициент упитанности (2,062) свидетельствует о благоприятных условиях среды водоёма для этого вида. Возможный путь проникновения – случайный или намеренный выпуск аквариумистами.

Ключевые слова: кольчужные сомы *Pterygoplichthys* spp., птеригоплихт вермикулированный, инвазии, бассейн Днестра, Кучурганское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-131-136

Введение

Чужеродные виды гидробионтов расширяют свои ареалы обитания, зачастую далеко за пределы нативных, разными путями. Одним из них являются выпуск в естественные водоёмы аквариумных обитателей, либо целенаправленная интродукция. Теплолюбивые виды, как правило, попав в новые (более холодные) местообитания, не выживают. Чаще всего адаптируются к новым условиям виды, попавшие в тёплые воды водоёмов-охладителей тепловых (ТЭС) и атомных (АЭС) электростанций.

На территории Приднестровья водным объектом вселения новых видов гидробионтов является Кучурганское водохранилище. Примером успешной инвазии теплолюбивого ракообразного является восточная речная креветка *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849). Она была интродуцирована в водохранилище-охладителе Молдавской ГРЭС из водоёма-охладителя Березовской ГРЭС в 1986 г. В 2013 г. нами было отмечено её появление уже в русле Днестра в районе Тирасполя. С момента вселения в Кучурганское водохранилище креветка не только прижилась там и образовала устойчивую популяцию, но и

адаптировалась к более низким температурам, что позволило ей проникнуть через протоку Турунчук в Днестр и подняться вверх по течению до г. Тирасполь, преодолев около 70 км (средняя скорость продвижения – 2,5 км в год) [Филипенко, 2014].

Другим интродуцированным видом, который сформировал самовоспроизводящуюся популяцию в Кучурганском водохранилище, является североамериканский канальный сом *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) [Мустя, Филипенко, 2022].

Чужеродными видами, которые не преднамеренно попали в водохранилище и стали здесь обычными обитателями, являются атерина черноморская *Atherina boyeri* (Risso, 1810) [Мустя, Филипенко, 2022] и североамериканский краб *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) [Филипенко, 2018].

Цель исследования – зафиксировать первую находку неотропического кольчужного сома *Pterygoplichthys disjunctivus* в бассейне Днестра и дать морфологическое описание обнаруженного экземпляра, а также оценить возможность натурализации вида в условиях водоёма-охладителя.

Задачи исследования:

Подтвердить таксономическую принадлежность обнаруженного экземпляра *Pterygoplichthys disjunctivus* на основе морфометрических и меристических признаков.

Представить морфологическую и биометрическую характеристику пойманной особи.

Оценить экологические условия Кучурганского водохранилища с точки зрения потенциальной натурализации *P. disjunctivus*.

Материал исследований

Кучурганское водохранилище (рис. 1) расположено юго-востоке Приднестровья на границе с Украиной и с 1964 г. является водоёмом-охладителем Молдавской ГРЭС с оборотной системой водоснабжения, проектной мощностью 2,52 ГВт. Акватория водоёма занимает около 2730 га со средней глубиной 3,5 и максимальной – 5,0 м, объём воды 88 млн м³. Длина водохранилища 14–20 км, максимальная ширина на нижнем участке у плотины 3 км. Вода водоёма-охладителя характеризуется повышенным содержанием хлоридов (492,31 мг/л), сульфатов (1068,65 мг/л) и минерализацией (2367,4 мг/л) [Филипенко, 2023].

23 сентября 2025 г. на нижнем участке Кучурганского водохранилища (46°59'26.42 с.ш. 29°9'6.5850 в.д.) во время контрольных ихтиологических ловов в сети с шагом ячеи 60 мм был пойман один экземпляр представителя семейства кольчужных сомов, или лорика-

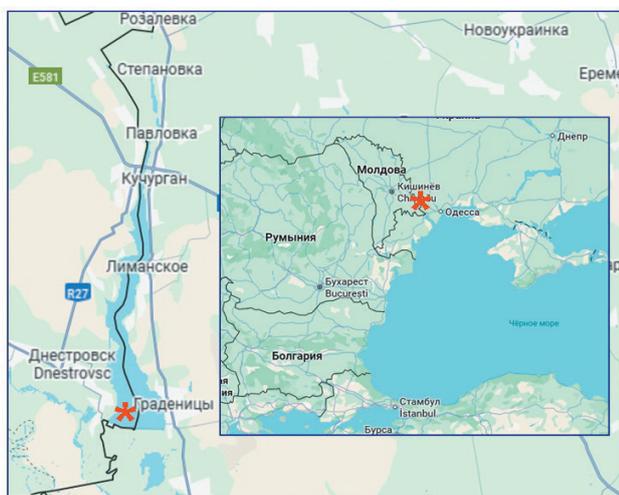


Рис. 1. Кучурганское водохранилище (* – место поимки пteryгопличта)

риевых (Loricariidae), – вермикулированный парусный сом *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber, 1991). Это первый случай обнаружения рыбы этого семейства в водоёмах на территории Приднестровья и Молдовы. Пойманный экземпляр был морфометрически описан по методике измерений лорикариевых сомов [Armbruster, 2003]. Измерения производили с помощью металлической линейки и цифрового штангенциркуля ADA Instruments Mechanic 150 PRO.

Результаты исследований

Лорикариевые (Loricariidae), или кольчужные, сомы являются одним из многочисленных и наиболее специализированных семейств отряда Сомообразные (Siluriformes). Нативный ареал лорикарид включает водоёмы и водотоки Южной и Центральной Америки [Armbruster, 2011]. Разнообразие лорикариевых (1074 вида) [Fricke et al., 2025] связано с широким спектром местообитаний – от уровня моря до высот около 3000 м, включая условия, непригодные для других рыб. Размер взрослых особей варьирует от нескольких сантиметров до более чем метра [Nelson et al., 2016].

Кольчужные сомы относятся к группе рыб-вселенцев, представляющих наиболее серьёзную угрозу тропическим пресноводным экосистемам [Столбунов и др., 2021]. Представители рода *Pterygoplichthys*, который включает 16 видов, попали во многие регионы мира: Канаду, США, Мексику, Пуэрто-Рико, Ямайку, Коста-Рику, Филиппины, Тайвань, Сингапур, Бангладеш, Вьетнам, Индию, Турцию, Ирак, Израиль [Golani, Snovsky, 2013; Suresh et al., 2019; Agudelo-Zamora et al., 2020; Shefat, 2021; Audai, Laith 2022; Tamsil et al., 2024; Hussan et al., 2025]. Случаи обнаружения в Европе зарегистрированы для *Pterygoplichthys gibbiceps* в Польше [Keszka et al., 2008], *Pterygoplichthys pardalis* в сербском участке Дуная [Simonović et al., 2010], в Италии [Piazzini et al., 2010] и в Великобритании [Munson et al., 2024], *Pterygoplichthys disjunctivus* в Венгрии [Takács et al., 2025].

Наряду с другими инвазивными лорикаридами *Pterygoplichthys disjunctivus* отмечается



Рис. 2. *Pterygoplichthys disjunctivus* из Кучурганского водохранилища.

как обитатель крайне загрязнённых водоёмов, способный выживать в экстремальных условиях [Suresh et al., 2019]. У лорикарид имеются дыхательные приспособления, сходные с лабиринтовым аппаратом, а также модификации желудка и некоторых других органов, адаптирующих их к условиям низкого содержания растворённого кислорода и даже к пересыханию среды (до 20 часов) [Armbruster, 1998].

Основу питания лорикарид составляет пища, которую они соскабливают с поверхности субстрата. Их рацион включает в себя органический детрит, перифитон, остатки растений и различных донных беспозвоночных. Кроме того, эти сомы могут поедать икру и молодь других видов рыб [Столбунов и др., 2021]. Многие виды отличаются относительно быстрым ростом [Pinem et al., 2014].

На основе морфометрических измерений и меристических признаков пойманный в Кучурганском водохранилище сом был идентифицирован как *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber, 1991) (рис. 2).

Птеригоплихт вермикулированный *Pterygoplichthys disjunctivus* характеризуется уплощённым в дорсовентральном направлении телом, покрытым прочной кожей, с геометрическим рисунком из тёмных и светлых полос на голове, субтерминальным ртом присасывающего фильтрующего типа. Взрослые особи на брюшной стороне тела имеют рисунок из сливающихся тёмных пятен на

светлом фоне, образующих червеобразный (вермикулированный) узор [Page & Robins, 2006]. У различных природных и интродуцированных популяций отмечается выраженная изменчивость брюшного рисунка [Wu et al., 2011]. *Pterygoplichthys disjunctivus* часто образует гибриды с *P. pardalis*, что приводит к широкой вариативности рисунка на вентральной стороне тела [Wei et al., 2017].

Особь из Кучурганского водохранилища имела общую длину 38,5 см и массу 585 г при следующих морфометрических показателях тела, представленных в таблице ниже.

Коэффициент упитанности *Pterygoplichthys disjunctivus* из Кучурганского водохранилища по Фультону составил 2,062. Достаточно высокая масса тела и коэффициент упитанности птеригоплихта свидетельствуют о благоприятных условиях водохранилища для этого вида рыб с достаточной кормовой базой (водоросли, детрит, перифитон), удовлетворительными значениями температурного и кислородного режима.

Факт поимки **птеригоплихта вермикулированного** – не первый случай обнаружения аквариумной рыбы в водоёмах Приднестровья. 15 октября 2024 г. в р. Днестр в районе г. Бендеры в 500 м выше моста через р. Днестр был пойман сом полосатый платидорас *Platydoras costatus* (рис. 3) [Филипенко, Мустья, 2024].

Полосатый платидорас относится к семейству Бокочешуйников, или Броняковых

Таблица. Морфометрические показатели тела *Pterygoplichthys disjunctivus*, мм

SL (mm)	Стандартная длина, SL (mm)	30,5
Predorsal L.	Преддорсальное расстояние, L.	11,1
Head L. (HL)	Длина головы, (HL)	7,2
Head-dorsal L.	Расстояние от головы до спинного плавника, L.	4
Cleithral W.	Ширина клейтрума, W	7,8
Head-pectoral L.	Расстояние от головы до грудного плавника, L.	7,6
Thorax L.	Длина грудного отдела, L.	6,5
Pectoral-spine L.	Длина грудного шипа, L.	8,1
Abdominal L.	Длина брюшного отдела, L.	6,8
Pelvic-spine L.	Длина брюшного шипа, L.	6,3
Postanal L.	Постанальное расстояние, L.	10,1
Anal-fin spine L.	Длина шипа анального плавника, L.	4,8
Dorsal-pectoral D.	Дорсально-пекторальное расстояние, L.	6,9
Dorsal spine L.	Длина спинного шипа, L.	6,6
Dorsal-pelvic D.	Дорсально-вентральное расстояние, L.	6,1
Dorsal-fin base L.	Длина основания спинного плавника, L.	9,5
Dorsal-adipose D.	Дорсально-жировое расстояние, L.	4,1
Adipose-spine L.	Длина жирового шипа, L.	2,1
Dorsal Adipose-caudal D.	Дорсально-жирово-хвостовое расстояние, L.	3,7
Caudal peduncle Dp.	Высота хвостового стебля, Dp.	2,7
Ventral adipose-caudal D.	Вентрально-жирово-хвостовое расстояние, D.	5,1
Adipose-anal D.	Жирово-анальное расстояние, D.	5,9
Dorsal-anal D.	Дорсально-анальное расстояние, D.	3,7
Pelvic-dorsal D.	Вентрально-дорсальное расстояние, D.	7,9
Head-eye L.	Заглазничная длина головы, L.	2,5
Orbit Dia.	Диаметр орбиты, Dia.	1,2
Snout L.	Длина рыла, L.	4,8
Internares W.	Ширина межноздревое промежутка, W.	1,5
Interorbital W.	Ширина межглазничного промежутка, W.	3,6
Head Dp.	Высота головы, Dp.	4,9
Mouth L.	Длина рта, L.	3,1
Mouth W.	Ширина рта, W.	3,0
Barbel L.	Длина усика, L.	2,9
Dentary tooth cup L.	Длина зубной пластинки зубной кости, L.	1,3
Premaxillary tooth cup L.	Длина зубной пластинки предчелюстной кости, L.	1,2

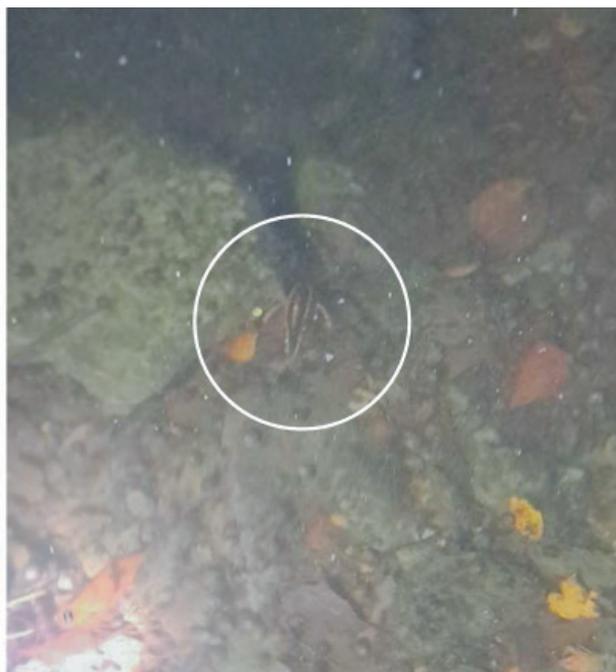


Рис. 3. Сом *Platydoras costatus*, пойманный в р. Днестр.

сомов (Doradidae). Обитает в Южной Америке, от Венесуэлы и Гвианы до Аргентины, включая бассейны рек Амазонки, Токантинс, Парнаиба, Ориноко и Эссекибо и в водоёмах во Французской Гвиане и Суринаме. Как и откуда платидорас попал в р. Днестр и каковы перспективы его натурализации? Со 100%-ной долей вероятности можно утверждать, что он (или несколько особей) был выпущены аквариумистами. В условиях реки эти рыбы вряд ли смогут адаптироваться к условиям обитания, так как предпочитают воды с оптимальной температурой 24–30°C, рекомендованной для их содержания в аквариумах [Филипенко, Мустя, 2024].

Заключение

Обнаружение *Pterygoplichthys disjunctivus* в Кучурганском водохранилище подтверждает возможность проникновения неотропических аквариумных видов в водоёмы бассейна Днестра. Экологические параметры водёма-охладителя создают условия, потенциально благоприятные для размножения и закрепления вида в экосистеме водохранилища. Необходимы регулярные ихтиологические обследования для подтверждения наличия популяции в водоёме.

Литература

- Мустя М.В., Филипенко С.И. Ихтиофауна Кучурганского (лимана) водохранилища от Ф.Ф. Егермана (1922–1925) до наших дней: литературный обзор // Вестник Приднестровского университета. Сер.: Медико-биологические и химические науки. 2022. № 2 (71). С. 132–143.
- Столбунов И.А., Гусаков В.А., Зьен Чан Дык, Тхань Нгуен Тхи Хай. Спектр питания, трофические и размерно-массовые характеристики чужеродных кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) Вьетнама // Биология внутренних вод. 2021. № 5. С. 518–526.
- Филипенко С.И. О появлении пресноводной восточной креветки *Macrobrachium nipponense* (De Naan, 1849) в Днестре // Sustainable use and protection of animal world diversity: International Symposium dedicated to 75th anniversary of professor Andrei Munteanu. Chişinău. 2014. С. 206–207.
- Филипенко С.И. Зообентос Дубоссарского и Кучурганского водохранилищ. Кишинэу: Б. и., 2023 (ПГУ). 215 с.
- Филипенко С.И. Североамериканский краб *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) – новый инвазивный вид в Приднестровье // Российский журнал биологических инвазий, 2018. № 2. С. 86–89.
- Филипенко С.И., Мустя М.В. О поимке полосатого платидораса (*Platydoras costatus* Linnaeus, 1758) в Нижнем Днестре // Гео- и биоэкологические проблемы среднего и нижнего бассейна Днестра: материалы Научно-практической конференции с международным участием, Тирасполь, 15 ноября 2024 г. Chişinău; Tiraspol: Eco-TIRAS, 2024). С. 85–87. <https://doi.org/10.70739/gbp2024.20>
- Agudelo-Zamora H.D., De Fex-Wolf D., Zuluaga-Gómez M.A. *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855), an introduced species in the Cauca River Basin, Colombia // Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural, 2020. 24 (2). P. 100–115.
- Armbruster J.W. Modifications of the digestive tract for holding air in Loricariid and Scoloplacid catfishes // American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 1998. 3(3): 663–675.
- Armbruster J.W. *Peckoltia sabaji*, a new species from the Guyana Shield (Siluriformes: Loricariidae) // Zootaxa, 2003. 344 (1): 1–12. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.344.1.1>
- Armbruster J.W. Global Catfish Biodiversity // *American Fisheries Society Symposium*, 2011. Vol. 77. P. 15–37.
- Audai M.Q., Laith A.J. Presence of the Amazon sailfin catfish, *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Pisces: Loricariidae), in the Shatt al-Arab River, Basrah, Iraq // Integrative Systematics: Stuttgart Contributions to Natural History, 2022. 5(1). 95–103. <https://doi.org/10.18476/2022.647187>
- Fricke R., Eschmeyer W.N. & Fong J.D. 2025. Eschmeyer's catalog of fishes: Genera/species by family/subfamily. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>.
- Golani D., Snovsky G. Occurrence of suckermouth armored catfish (Siluriformes, Loricariidae, *Pterygoplichthys*) in inland waters of Israel // BioInvasions Records, 2013. 2(3): 253–256. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2013.2.3.13>
- Hussan A., Naik A.R., Adhikari S., Das A., Hoque F., Sahoo P.K., Sundaray J.K. Invasive Amazon sailfin catfish (*Pterygoplichthys pardalis*) impacts the survivability and growth of native food fishes in India // Aquatic Living Resources, 2025. 38: 5. <https://doi.org/10.1051/alr/2025002>
- Keszka S., Panicz R., Tański A. First record of the leopard pleco, *Pterygoplichthys gibbiceps* (Actinopterygii, Loricariidae) in the Brda River in the centre of Bydgoszcz (northern Poland) // Acta Ichthyol. Piscat., 2008. 38 (2): 135–138. DOI: 10.3750/AIP2008.38.2.08
- Munson A., Bifi A.G., Campos D., McColl D., Wong M., Yeomans W.E., Killen S.S. First records of the introduced sailfin catfish *Pterygoplichthys* in the United Kingdom // BioInvasions Records, 2024. 13(1): 241–250. <https://doi.org/10.3391/bir.2024.13.1.22>
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. *Fishes of the World*. 5th ed. New York: John Wiley and Sons, 2016. 707 p.
- Page L.M., Robins R.H. Identification of Sailfin Catfishes (Teleostei: Loricariidae) in Southeastern Asia // The Raffles Bulletin of Zoology. 2006. 54(2), 455–457.

- Piazzini S., Lori E., Favilli L. et al. A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany // *Biol Invasions*. 2010. 12:2959–2965. DOI 10.1007/s10530-010-9695-x
- Pinem F.M., Pulungan C.P., Efizon D. Reproductive biology of *Pterygoplichthys pardalis* in the Air Hitam River, Riau Province // *Jurnal Online Mahasiswa*. 2014. 3(1): 1–14.
- Shefat S.H.T. Invasive sucker-mouth catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) in SIS Hotspot // *Academia Letters*. 2021. Article 2006. <https://doi.org/10.20935/AL2006>
- Simonović P., Nikolić V., Grujić S. Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Loricariidae, Siluriformes), a new fish species recorded in the Serbian section of the Danube River // *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. 2010. 24(sup1). 655–660. <https://doi.org/10.1080/13102818.2010.10817916>
- Suresh V.R., Ekka A., Biswas D.K., Sahu S.K., Yousuf A., Das S. Vermiculated sailfin catfish, *Pterygoplichthys disjunctivus* (Actinopterygii: Siluriformes: Loricariidae): invasion, biology, and initial impacts in East Kolkata Wetlands, India // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 2019. 49(3): 221–233. DOI: 10.3750/AIEP/02551
- Takács P., Bánó B., Czeglédi I. et al. Alien fishes in Hungary: the rise of aquarium species // *Biol. Invasions*. 2025. 27:166. <https://doi.org/10.1007/s10530-025-03624-2>
- Tamsil A., Hasnidar, Ernaningsih, Hasrun, Akram A.M. Reproductive biology of Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* from Tempe Lake, South Sulawesi, Indonesia // *Egyptian Journal of Aquatic Biology & Fisheries*. 2024. 28(3): 571–584.
- Wei H., Copp G.H., Vilizzi L., et al. The distribution, establishment and life-history traits of non-native sailfin catfishes *Pterygoplichthys* spp. in the Guangdong Province of China // *Aquatic Invasions*. 2017. 12(2), 241–249. DOI: <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.2.11>
- Wu L.-W., Liu Ch.-Ch., Lin S.-M. Identification of exotic sailfin catfish species (*Pterygoplichthys*, Loricariidae) in Taiwan based on morphology and mtDNA sequences // *Zoological Studies*. 2011. 50(2): 235–246.

**FIRST RECORD OF THE VERMICULATED SAILFIN
CATFISH *PTERYGOPLICHTHYS DISJUNCTIVUS* (WEBER, 1991)
(ACTINOPTERYGII: SILURIFORMES: LORICARIIDAE)
IN THE DNIESTER RIVER BASIN**

© 2025 Filipenko S.I., Mustya M.V.

T.G. Shevchenko Pridnestrovian State University
e-mail: zoologia_pgu@mail.ru

A single specimen of the vermiculated sailfin catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber, 1991), caught in September 2025 in the Kuchurhan Reservoir–cooling pond of the Moldavskaya Thermal Power Plant, represents the first record of this alien species in the inland waters of Moldova and Pridnestrovie. The fish had 38.5 cm in total length and a weighed of 585 g. Its condition factor (2.062) indicates favorable environmental conditions in the reservoir for this species. The most probable introduction pathway is either accidental or intentional release by aquariumists.

Keywords: armored catfish *Pterygoplichthys* spp., vermiculated sailfin catfish, invasion, Dniester Basin, Kuchurhan Reservoir.

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ-ВСЕЛЕНЦЕВ В РЕСПУБЛИКЕ БУРЯТИЯ

© 2025 Чимитов Д.Г., Борисова Н.Г., Старков А.И.

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
e-mail: dabac@mail.ru

Поступила в редакцию 05.06.2025. После доработки 06.02.2026. Принята к публикации 17.02.2026

Республика Бурятия расположена в зоне влияния крупнейшего в мире пресноводного озера Байкал, что придаёт особую значимость сохранению биоразнообразия данного региона. В настоящей работе представлены новые данные о видах-вселенцах сосудистых растений в Бурятии: впервые зарегистрированы два новых вида, а также выявлены три новых местонахождения редких видов. Проведена оценка инвазионного потенциала пяти видов посредством моделирования их распространения с использованием в качестве предикторов биоклиматических переменных, анализа биологических характеристик и задокументированных случаев инвазий. Результаты анализа указывают на высокий инвазионный потенциал *Cuscuta chinensis* и *Solanum nigrum*, что требует повышенного внимания со стороны контролирующих органов.

Ключевые слова: флористические находки, биоклиматическое моделирование, Байкальский регион, *Cuscuta chinensis*, *Salvia dumetorum*, *Cichorium intybus*, *Oxytropis pilosa*, *Solanum nigrum*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-137-153

Введение

Республика Бурятия расположена в зоне влияния крупнейшего в мире пресноводного озера Байкал, что придаёт особую значимость сохранению биоразнообразия региона. Распространение чужеродных видов может представлять серьёзную угрозу для биоразнообразия и устойчивости нативных экосистем-реципиентов [Elton, 1958; Vitousek et al., 1996], что на сегодняшний день подтверждено многочисленными свидетельствами [Vilà et al., 2011; IPBES, 2023].

В последние десятилетия повсеместно фиксируется рост числа видов, недавно появившихся в тех или иных регионах. Речь идёт именно о таксонах, которые проникли на территорию в недавнее время, а не о переопрделённых в результате таксономических пересмотров или впервые отмеченных из-за расширения обследований. Такие виды могут попасть в регион как самостоятельно – вследствие расширения естественных или вторичных ареалов на фоне климатических и/или ландшафтных изменений, так и при посредстве человека – преднамеренно или случайно. Терминология инвазионной био-

логии остаётся неустоявшейся; определения заметно варьируют между школами и объектами исследования. В частности, в глоссарии сайта «Чужеродные виды на территории России» [<http://www.sevin.ru/invasive/>] виды, недавно проникшие в регион, названы «адвентивными», при этом подчёркивается, что это обозначение принято в ботанике, тогда как в зоологии ему соответствует термин «чужеродные». В то же время в аннотированном списке, подготовленном рабочей группой по конкретизации терминов для синантропной флоры [Баранова и др., 2018], «чужеродные виды» трактуются исключительно как «растения, появление которых на конкретной территории не связано с процессами естественного флорогенеза», а термин «адвентивный» вообще не рассматривается. В англоязычной литературе термин *adventive* чаще относится к видам, проникшим на территорию с участием человека. Поэтому мы предлагаем называть все виды, недавно появившиеся на территории независимо от вектора их появления, «вселенцами» (*recent arrivals*).

Очевидно, что появление видов, продвигавшихся на территорию вслед за климати-

ческими и/или ландшафтными изменениями, может по масштабу и механизмам приводить к тем же эффектам в экосистемах территории-реципиента, что и появление чужеродных видов [Pecl et al., 2017; Essl et al., 2019]. В условиях быстрого изменения климата ряд исследователей предлагает смещать акцент с «происхождения вида» (чужеродный против нативный) на «фактические воздействия» и оценивать, а также управлять видами-вселенцами по единым, ориентированным на воздействие правилам [Wallingford et al., 2020]. Регулярный мониторинг всех недавно появившихся на территории видов – не только чужеродных, но и расширяющих первичный ареал, которые также могут оказаться вредными для экосистем и экономики региона, – необходим, чтобы своевременно оценивать риски их распространения и принимать меры по управлению. На сегодняшний день в Республике Бурятия отсутствует систематический мониторинг видов-вселенцев. Сведения о них собираются преимущественно в ходе отдельных научных экспедиций и зачастую имеют случайный характер. Согласно данным на 2016 г., за период с начала XX в. на территории региона было зарегистрировано 29 чужеродных видов растений [Чёрная книга флоры Сибири, 2016]. За последующие восемь лет количество известных видов увеличилось более чем на треть – до 40 и более [Виноградова и др., 2021; Суткин, 2021; Гамова, 2022; Суткин, Краснопевцева, 2022]. Причины такого резкого роста числа обнаруженных видов требуют дополнительного анализа: это может быть как следствие усиления вселения или расширения ареала видов, так и возросшей интенсивности и качества исследований.

В настоящей работе представлены новые находки пяти видов растений-вселенцев на территории Республики Бурятия. Два из них выявлены впервые, три другие считаются редкими для региона. Для оценки потенциала инвазивности данных видов на территории республики, под которым мы понимаем способность к неассистированному (без целенаправленной помощи человека) закреплению и распространению на территории, а также вероятность вызывать значимые экологиче-

ские или экономические последствия, были использованы следующие подходы: моделирование потенциального распределения методом максимальной энтропии с проекцией на территорию Бурятии [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008]; анализ биологических и экологических признаков, определяющих способность видов к распространению в регионе; анализ документированных случаев инвазий в других регионах.

Материалы и методы

Объекты и территория исследования.

Материалы для данной работы были собраны в полевой сезон 2024 г. на территории Республики Бурятия. Собранные образцы хранятся в Гербарии Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (УУН).

Идентификация и характеристика видов. Определение видов проведено на основе таксономических источников [Байков, 1997; Баркалов, 1995; Fang et al., 1995 и др.], названия приведены согласно актуальной номенклатуре [Cherpinoga et al., 2024]. При указании распространения видов использованы данные сайта <https://powo.science.kew.org>.

Классификация видов в качестве вселенцев дана по трём осям: степени натурализации, биотопической приуроченности и вектору вселения. При характеристике видов по данным осям использованы классификационные схемы, предложенные в работах Ю.К. Виноградовой с соавторами [Виноградова и др., 2010] и О.Г. Барановой с соавторами [Баранова и др., 2018]. По степени натурализации нами выделены следующие категории: эфемерофиты (виды, присутствующие в местах появления 1–2 года и более, но не образующие самоподдерживающихся популяций, размножение отсутствует или эпизодическое), примерно соответствует стадии C2 по [Blackburn et al., 2011]; локально натурализованные (виды, размножающиеся и сохраняющиеся лишь в местах первичного появления), \approx C3 [Blackburn et al., 2011]; натурализовавшиеся и расселяющиеся из мест натурализации (виды, распространившиеся из одного места появления в несколько других, находящихся даже на значительном расстоянии от родительских особей), \approx D1–D2

[Blackburn et al., 2011]. По биотопической приуроченности выделены две группы: агрофиты (виды, заселяющие естественные/полуестественные биотопы); эпекофиты (виды, заселяющие антропогенные биотопы). Вектор вселения, или способ появления видов на данной территории, включает следующие категории: расширение естественного ареала, самостоятельное расширение вторичного ареала, перемещение человеком (ксенофит: непреднамеренно перемещённый вид; ксеноэргазиофит: вид, культивируемый в другом регионе, перемещённый на данную территорию в ходе хозяйственной деятельности; эргазиофит: вид, преднамеренно культивируемый в данном регионе, «ушедший» из культуры и расселяющийся самостоятельно) или криптогенный (способ вселения в данный момент не установлен [Carlton, 1996]). Следует отметить, что оценить путь вселения далеко не всегда возможно: это требует специальных методов (генетические/популяционные анализы, трассировка путей перемещения, аудит потенциальных векторов, повторные полевые обследования) и часто выходит за рамки имеющихся данных о присутствии. Для большинства обнаруженных видов возможна только экспертная оценка вектора вселения, в рамках которой мы учитывали: географическую дальность до ближайших подтверждённых нативных популяций, наличие/непрерывность подходящих биотопов и возможных природных коридоров, известные векторы в регионе, а также экспертно оценивали потенциал расселения вида.

Моделирование требований к среде. Моделирование пригодности среды проведено для оценки потенциала закрепления «вселенцев» и приоритизации мониторинга и не служит самостоятельным доказательством чужеродности. Разработанные модели оценивают потенциальную климатическую пригодность территорий для произрастания вида. Для этого использованы общедоступные климатические карты WorldClim v2.1 – долгосрочные климатические «нормы» за 1970–2000 гг., рассчитанные по данным метеостанций и спутниковых наблюдений и представленные в виде сетки с шагом около 1 км. Биоклиматические переменные (BIO) описывают ключе-

вые аспекты климата: средние температуры и суммы осадков по месяцам и сезонам, в том числе экстремальные значения наиболее тёплых/холодных и влажных/сухих периодов. Алгоритм максимальной энтропии (MaxEnt 3.4.4; [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008]) обучается на данных о присутствии и фоновом наборе из доступной области, сопоставляя распределение климатических предикторов и оценивая их вклад в функцию пригодности. Полученную модель затем проецируют на новые территории/периоды, выявляя участки с климатическими условиями, наиболее соответствующими условиям в местах присутствия вида.

Карты в формате cloglog интерпретируются как индекс пригодности (0–1) и дают представление о возможном распространении вида на новой территории с учётом только климатической компоненты ниши и не учитывают напрямую другие абиотические факторы среды, например, почвы и т.д., а также биотические взаимодействия и присутствие барьеров для расселения видов.

Данные о присутствии видов. Базы точек присутствия видов были сформированы из мест обнаружения видов в пределах их нативных ареалов в период до 2000 г., имеющих координаты, извлечённые из базы GBIF [GBIF, 2025] и литературных источников. Во избежание пространственной автокорреляции были удалены точки, расположенные ближе 5 км друг от друга. Итоговые базы точек присутствия включали: по повилке китайской (*Cuscuta chinensis* Lam.) – 182, по шалфею зарослевому (*Salvia dumetorum* Andrzej Besser) – 31, по цикорию обыкновенному (*Cichorium intybus* L.) – 241, по остролодочнику волосистому (*Oxytropis pilosa* (L.) DC.) – 114, по паслёну чёрному (*Solanum nigrum* L.) – 221 точку.

Климатические предикторы. В качестве предикторов распространения использовали 13 биоклиматических переменных, извлечённых из базы WorldClim v2.1 (1970–2000 гг., разрешение ~1 км) [Fick, Hijmans, 2017]. Переменные были выбраны экспертно, исходя из имеющихся сведений по экологии анализируемых видов растений: BIO1 – среднегодовая температура; BIO2 – среднесуточная

амплитуда температур; BIO5 – максимальная температура наиболее тёплого месяца; BIO6 – минимальная температура наиболее холодного месяца; BIO8 – средняя температура наиболее влажного квартала; BIO9 – средняя температура наиболее сухого квартала; BIO10 – средняя температура наиболее тёплого квартала; BIO12 – годовая сумма осадков; BIO13 – количество осадков в наиболее влажный месяц; BIO14 – количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO16 – количество осадков в наиболее влажный квартал; BIO17 – количество осадков в наиболее сухой квартал; BIO18 – количество осадков в наиболее тёплый квартал.

Построение и проецирование моделей (MaxEnt 3.4.4).

– *Калибровка*: модели обучались на точках из полных нативных ареалов видов (до 2000 г.). Территория (экстент) для калибровки модели задавалась прямоугольником, охватывающим все точки присутствия вида; фон отбирался в пределах этого экстенда.

– *Проекция*: современная проекция – на экстент, включающий Бурятию и прилегающие территории; будущее – на климат 2050–2070 гг. при сценарии RCP 2.6 (WorldClim v2.1).

– *Параметры моделей*: выходной формат – cloglog (модель выдаёт карту со значениями от 0 до 1 (шкала, близкая к «вероятности присутствия»): чем ближе к 1, тем более подходящими считаются климатические условия); регуляризационный множитель (это «штраф за излишнюю сложность» модели: большее значение делает модель более сглаженной и устойчивой к переобучению) – 2 (число выбрали после сравнения вариантов с разной регуляризацией и выбора наилучшего баланса точности и простоты); выборка точек присутствия для каждого вида была разделена на обучающую (75%) и тестовую (25%) выборки: на 75% точек модель строится, на 25% – проверяется, как полученная модель предсказывает точки присутствия, которые не были использованы при обучении модели; число повторов – 10, т.е. построение модели запускали 10 раз с разными случайными разбиениями на обучение/тест (75/25 каждый раз), затем усредняли результаты и оценивали раз-

брос. Это повышает надёжность итоговых карт и метрик качества.

Оценка качества и вклад переменных. Качество моделей оценивали по AUC (способность различать присутствия и фон) и по ошибкам оmissии (доля известных присутствий вне предсказанной области). Для оценки значимости биоклиматических переменных в модели распределения вида использовали пермутационный вклад (перемешиваем значения одной переменной и смотрим, насколько падает качество модели; чем сильнее падение, тем важнее переменная) и процедуру jackknife (строим модели (а) по одной переменной и (б) без каждой по очереди; (а) показываем, какая переменная информативнее сама по себе, (б) – вклад какой переменной уникален и незаменим) [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008].

Результаты и обсуждение

В вегетационный сезон 2024 г. было установлено произрастание пяти видов растений-вселенцев, два из которых впервые зарегистрированы на территории Бурятии, а для трёх – установлены новые местонахождения.

Новые виды для флоры Бурятии.

Cuscuta chinensis Lam. (Cuscutaceae). Однолетнее травянистое растение с тонкими светло-жёлтыми нитевидными стеблями. Вид близок к *C. campestris* Yunk., от которого отличается долями чашечки с киями и равными по длине столбиками [Баркалов, 1995; Fang et al., 1995].

Карантинный вид: род Повилика (*Cuscuta spp.*) включён в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза (Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 30.11.2016 № 158 в ред. от 25.01.2023). По степени натурализации является предположительно локально натурализованным, по биотопической приуроченности – агриофит, по вектору вселения – криптоген, предположительно расширяющий нативный ареал вид.

Распространение. Нативный ареал: от восточной части Средней Азии через Монголию на восток до Маньчжурии и Японии, на юг до севера Африки, Передней, Южной и Юго-Восточной Азии, севера Австралии.

В настоящее время вид также произрастает в Западной Европе, на Мадагаскаре, в Южной и частично Северной Америке, в Южной Африке, на островах Океании. Космополитическое распространение вида обусловлено как намеренным внедрением его в культуру в качестве лекарственного растения, так и случайным ввозом с другими растительными объектами.

Новый вид для Бурятии. Ближайшее местонахождение расположено на территории Монголии [Грубов, 1982; Urgamal et al., 2014; Baasanmunkh et al., 2022]. Расстояние от нашей находки до окр. населённого пункта Хутаг Ундер (монг. Хутаг-Өндөр сум) Булганского аймака [<https://www.inaturalist.org/observations/125448998>], располагающегося выше по течению р. Селенга, составляет 338 км. На территории России таксон ранее указывался только для Дальнего Востока [Никитин, 1983]. Однако первый соавтор статьи при просмотре сборов в Гербарии им. М.Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада г. Новосибирск (NSK) переопределил экземпляр *C. campestris* с номером NSK0167150 (р. Аргунь, гора близ д. Абагайтуй. Скалистый южный склон. 14 IX 1963. Г. Пешкова, Мартынова) как *C. chinensis*, что говорит о присутствии вида в Забайкальском крае в прошлом веке.

Биотоп. Растение было обнаружено под скалами южной экспозиции на степных растении в долине р. Селенга.

Гербарный сбор. Республика Бурятия, Селенгинский р-н, окр. с. Новоселенгинск, ска-

ла Англичанка, 51.102158 с.ш., E 106.656958 в.д, h – 573 м над ур. м. На растениях иксериса (*Ixeris chinensis* subsp. *versicolor* (Fisch. ex Link) Kitam.) и гетеропапруса (*Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokrov. = *Aster altaicus* Willd.). 13 VIII 2024. Д.Г. Чимитов.

Модель ареала данного вида достаточно хорошо предсказывает его распространение на основе 13 биоклиматических переменных – показатель AUC составляет около 0.82. Значения оmissии по тестовым точкам хорошо согласуются с предсказанной динамикой оmissии. Наиболее значимыми переменными оказались среднегодовая температура, средняя температура самого сухого квартала (на территории Бурятии – период с января по март), средняя температура наиболее тёплого квартала (июль – сентябрь) и средняя температура наиболее влажного квартала (табл. 1). При этом ни одна из переменных не содержит уникальной информации: исключение из модели среднегодовой температуры и средне-суточной амплитуды лишь незначительно снижает прирост AUC.

Как видно из рис. 1, А и табл. 2, до 2000 г. на территории Бурятии климатические условия для данного вида были неблагоприятными. При прогнозировании пригодных макроклиматических условий на период 2050–2070 гг. (рис. 1, Б) территория в целом остаётся неблагоприятной для произрастания повилки. Тем не менее следует отметить повышение вероятности её присутствия именно в долине р. Селенга (светло-зелёные участки), где зарегистрировано её нынешнее местонахождение.

Таблица 1. Важность биоклиматических переменных (permutation importance, %) в видовых моделях распространения

№	Вид	1	2	5	6	8	9	10	12	13	14	16	17	18
1	<i>Cuscuta chinensis</i>	42,9	7,9	3,5	12,7	1,2	14,3	1	2,9	2,7	5,2	0	5,3	0,3
2	<i>Salvia dumetorum</i>	21,4	0,3	0,3	9,2	11,2	0,1	0	8,5	0	25,7	5,3	0	17,9
3	<i>Cichorium intybus</i>	20,1	0,1	0,5	49,4	0,7	1	0,2	0	8,9	8,9	5,1	4,3	0,9
4	<i>Oxytropis pilosa</i>	46	0	0,2	21,6	3	1,7	0,2	10,5	0,3	9,2	0	0,7	6,7
5	<i>Solanum nigrum</i>	55,2	8,7	16,6	0	3,4	3,4	4,9	0,9	0,3	0,3	3,3	0,3	2,7

Примечание. В заголовках колонок указаны номера биоклиматических переменных (BIO1–BIO19) из базы WorldClim v2.1, отобранных экспертно (см. подраздел «Климатические предикторы» в разделе «Материалы и методы»). В ячейках приведены показатели перестановочной важности (permutation importance), выраженные в процентах и нормированные так, что сумма по каждой видовой модели равна 100%; более высокое значение означает большую роль переменной для прогноза распространения соответствующего вида. Нулевые значения указывают на пренебрежимо малый или отсутствующий вклад переменной в данной модели.

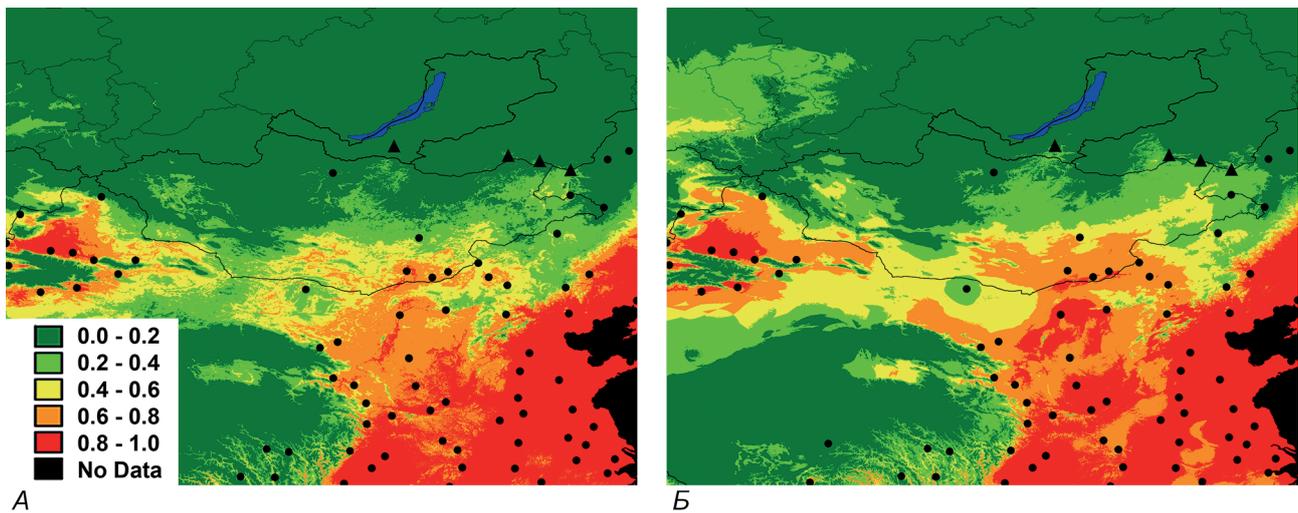


Рис. 1. Смоделированное распространение *Cuscuta chinensis* в периоды: (А) 1970–2000 гг. и (Б) 2050–2070 гг.: чёрные кружки – находки видов, использованные для обучения модели; чёрные треугольники – находки в Бурятии (собственная) и Забайкальском крае (Пешкова, Мартынова, 1963); граница Республики Бурятия (прилегающая к оз. Байкал) выделена чёрной линией; цветовая шкала Cloglog (внизу слева на поз. А) отображает пять градаций благоприятности условий (вероятности обнаружения вида).

Для *Cuscuta chinensis* ранее было выполнено моделирование ареала с использованием шести биоклиматических переменных в качестве предикторов по точкам находок до 1990 г. [Ren et al., 2020]. Из набора предикторов нашей модели с моделью Рена с соавторами совпадали только BIO1 и BIO18. Высокие показатели качества модели Рена и др. (AUC = 0,95, TSS = 0,89) могут вместе с тем свидетельствовать о возможности её переобучения (overfitting) [Allouche et al., 2006], т.е. точность модели при экстраполяции может оказаться ниже, чем у моделей с более умеренными значениями метрик. Пространственное распределение пригодных мест обитания, полученное по модели Рена с соавторами для периодов 1960–1990 гг. и 2061–2080 гг. при сценарии климатических изменений RCP2.6, отличается от распределения нашей модели отсутствием подходящих местообитаний севернее Китая, в частности в Монголии и Бурятии. Однако точки обнаружения *Cuscuta chinensis* после 1990 г. расположены и к северу от границы Китая и, что примечательно, в областях с низкой, но всё же ненулевой вероятностью обитания прогнозного ареала нашей модели.

Причины расхождений между моделями могут быть обусловлены рядом факторов, включая переобучение модели Рена с соавторами, различия во временных периодах мо-

делирования, а также применение различных наборов предикторных переменных, что влияет на чувствительность и специфику моделей распределения видов [Elith & Leathwick, 2009].

Вместе с тем, возможно, что разработанная нами модель более адекватно отражает современные возможности распространения вида, поскольку учитывает: (1) точки обнаружения вида в период 1990–2000 гг., когда, вероятно, уже начался процесс расселения и произрастания в областях с ранее нехарактерными диапазонами предикторов [Thuiller et al., 2008]; (2) изменения значений предикторных переменных между периодами 1960–1990 и 1970–2000 гг., связанные с существенными изменениями климатических условий региона вследствие ускорения роста среднегодовой температуры Земли во второй период [IPCC, 2014; Hansen et al., 2010]: в результате растения теперь произрастают в новых экологических условиях в пределах всего ареала вида.

Обнаруженная точка произрастания повилики китайской находится вдали от основных транспортных путей, но расположена в долине р. Селенга. Мы предполагаем, что растение могло и естественным образом распространиться именно по долине Селенги. Поскольку территория Монголии обследована весьма неравномерно как географически,

Таблица 2. Значения биоклиматических переменных (БК) в точках произрастания и на границах зон пригодности (ГЗП) для 5 видов растений-вселенцев в Бурятии

№	БК переменные	1, °C	2, °C	5, °C	6, °C	8, °C	9, °C	10, °C	12, мм	13, мм	14, мм	16, мм	17, мм	18, мм
<i>Cuscuta chinensis</i>														
1	Значение в точке	-1	13	25,9	-30,6	17,92	-17,77	17,92	331	87	4	214	15	214
	Значение на ГЗП	> +6	< 12,8	> 27	> -15	> 20	> -9	> 20	> 550	> 125	> 12	> 270	> 65	> 270
<i>Salvia dimetorum</i>														
2	Значение в точке	-1	12	25,3	-28,3	17,3	-16,9	17,3	263	72	2	178	8	178
	Значение на ГЗП	> -1	> 11,6	> 23	> -21,5	> 16	> -15	> 16	> 270	< 70	> 7	< 190	> 48	< 200
<i>Cichorium intybus</i>														
3	Значение в точке	-1	13	25,7	-30,7	17,25	-18,35	17,25	290	81	3	200	10	200
	Значение на ГЗП	> 0	> 11	> 22,5	> -22	> 25	> -12	> 16	> 200	> 30	> 0	> 100	> 45	> 250
<i>Oxytropis pilosa</i>														
4	Значение в точке	-1	12	24,6	-29,6	16,55	-17,8	16,55	274	77	2	189	8	189
	Значение в точке 2	-2	11	22	-26,8	14,57	-16,9	14,57	273	73	2	183	8	183
	Значение в точке 3	-1	10	20	-22,8	13,22	-15,1	13,22	255	65	2	162	8	162
	Значение на ГЗП	> -1	> 11	> 22,5	> -27	> 15	> -17	> 15	> 215	> 70	> 4	> 120	> 25	> 130
<i>Solanum nigrum</i>														
5	Значение в точке	-1	12	25,8	-29,3	17,68	-17,17	17,68	269	73	3	181	10	181
	Значение на ГЗП	> +2	> 10,5	> 26	> -16	> 19	> -10	> 18	> 760	> 130	> 28	> 370	> 90	> 250

Примечание. В верхней строке указаны биоклиматические переменные (БИО1–БИО19) из базы WorldClim v2.1 и единицы их измерения. В ячейках строк «Значение в точке» приведены значения переменных в точках находок (при наличии нескольких точек они пронумерованы). В ячейках строки «Значение на ГЗП» приведены пороговые условия на границе зоны пригодности, определённой по модели (значения представлены в виде неравенств): символ «>» означает, что на границе ГЗП значение переменной превышает указанное число, «<» – что оно меньше указанного числа. Граница зоны пригодности (ГЗП) определялась при пороге вероятности присутствия вида $\geq 0,63$.

Точка 2 – находка *O. pilosa* [Пыхалова и др., 2009]; точка 3 – находка *O. pilosa* [Рупышев, Суткин, 2018].

так и во времени, расстояние около 300 км между известными точками обнаружения в долине реки может уже не отражать действительную ситуацию. Следует также отметить, что возможность расселения вида по речным долинам подтверждается тем, что экземпляры этого вида в Забайкальском крае были обнаружены в долине р. Аргунь.

При непреднамеренном перемещении повилка китайская в благоприятных условиях проявляет себя как инвазионное растение: благодаря особенностям своей биологии (см. ниже) она широко распространяется по территории и, будучи паразитом, повреждает широкий спектр культурных растений и деревьев [Никитин, 1983; Jadhav et al., 2020; Hartenstein et al., 2023; Yang et al., 2025]. В условиях Бурятии вид был обнаружен на естественных степных растениях. Известно, что все повилки в период цветения и образования семян содержат алкалоиды кускудин и кусталин, ядовитые для млекопитающих, поэтому запрещён выпас животных и использование в корм сена и соломы, загрязнённых семенами повилка [Как бороться с повилкой..., 2020].

Характерной биологической особенностью растений рода повилка является высокая семенная продуктивность и значительная способность к интенсивному вегетативному размножению обрывками стеблей [Dawson et al., 1994]. Семена повилка отличаются живучестью и долговечностью: в естественных условиях они сохраняют всхожесть более 5 лет и могут прорасти даже после прохождения через желудочно-кишечный тракт животных. Данные о вегетативном размножении повилки китайской отсутствуют. Требования к условиям среды для успешного прорастания семян и развития проростков повилки китайской хорошо изучены на основе практики культивирования данного вида в некоторых странах в медицинских целях. Установлено, что на процесс прорастания семян большое влияние оказывают температура (оптимальный диапазон 20–23°C), влажность и глубина залегания в почве. Недостаток влаги негативно сказывается на развитии проростков.

Учитывая высокий инвазивный потенциал данного вида и его значительную вре-

доносность, необходимы безотлагательные меры по борьбе с ним, а также тщательный мониторинг его распространения на территории республики.

Salvia dumetorum Andr. ex Besser [*Salvia stepposa* Des.-Shost.] (Lamiaceae). Многолетнее травянистое растение до 50 см высотой.

По степени натурализации является предположительно локально натурализованным, по биотопической приуроченности – эпекофит, по вектору вселения – перемещённый, предположительно эргазиофит.

Общее распространение. Восточная Европа, Средняя Азия, Западная Сибирь.

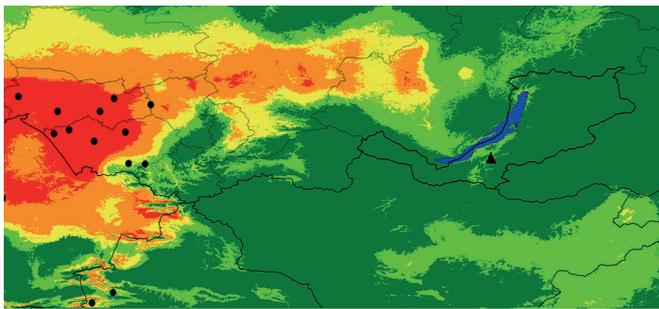
Нативный ареал охватывает территорию от южной части Восточной Европы (Румыния) до Западной Сибири и Алтая. Интродуцирован в Польшу.

Новый вид для Бурятии и Байкальской Сибири. Ближайшее известное местонахождение расположено в окр. с. Салбык Республики Хакасия [Байков, 1997]. Расстояние между находками составляет более 1110 км, с неподходящими биотопами и естественными преградами, что делает саморасселение маловероятным.

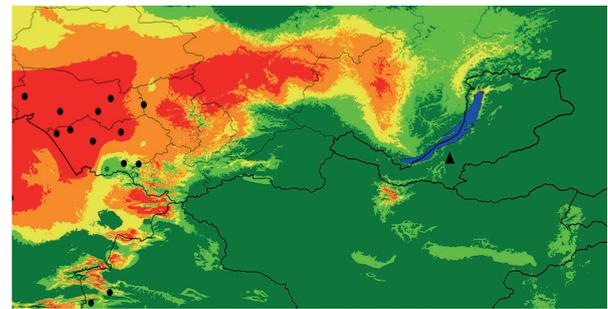
Биотоп. Обочина дороги в окружении петрофитной степи близ поселения. Зарегистрировано произрастание с обеих сторон от дороги не менее 10 взрослых особей разного возраста, цветущих и плодоносящих.

Гербарный сбор. Республика Бурятия, Иволгинский р-н, окр. с. Гурульба, ДНТ (дачное некоммерческое товарищество) «Мир», 51.835395 с.ш., 107.429947 в.д., h – 568 м над ур. м. Обочина дороги. 16 IX 2024. Д.Г. Чимитов, Н.Г. Борисова.

AUC модели ареала для данного вида составляет около 0.88. При этом выявлено отклонение оmissии тестовых точек от оmissии, предсказанной моделью, что характерно для ситуаций, когда наблюдается пространственная корреляция данных либо тестируется достаточно узкий ареал. Полученные оценки AUC и оmissии, по-видимому, отражают ограниченный объём выборки, использованной для моделирования. Наиболее значимыми переменными оказались количество осадков в самый сухой месяц года, среднегодовая температура и количество осадков в



А



Б

Рис. 2. Смоделированное распространение *Salvia dumetorum* в периоды: (А) 1970–2000 гг. и (Б) 2050–2070 гг.: чёрные кружки – находки видов, использованные для обучения модели; чёрный треугольник – собственная находка вида; территория Республики Бурятия оконтурена чёрной линией (прилегает к оз. Байкал); цветовая шкала пригодности условий для обитания вида приведена на рис. 1.

самый тёплый квартал (см. табл. 1). Как видно из рис. 2, А и табл. 2, до 2000 г. климатические условия на территории Бурятии были неблагоприятны для данного вида, хотя есть участки, в том числе и в месте его обнаружения, где вероятность произрастания составляет менее 0.4. При прогнозировании пригодных макроклиматических условий на период 2050–2070 гг. (рис. 2, Б) территория в целом остаётся неблагоприятной для произрастания шалфея зарослевого, за исключением северо-восточной оконечности Байкала.

Учитывая удалённость ближайших точек обнаружения вида и отсутствие подходящих условий обитания, можно с уверенностью утверждать, что данный вид является чужеродным.

Известно, что шалфей зарослевый успешно культивируется [Ишмуратова, 2012] и в естественных условиях произрастает в северной части Казахстана, будучи более холодоустойчивым по сравнению с другими видами шалфеев, встречающимися на территории страны [Ишмуратова и др., 2022]. Шалфей зарослевый, как и другие многолетние виды, размножается семенами, стеблевыми черенками, а в культуре – также делением куста. Молодые растения в первую зиму нуждаются в укрытии (<https://www.botanichka.ru/article/shalfej-naturalnyj-doktor/>). Особых требований к составу почвы, влажности и освещённости у вида нет.

Исходя из биологических особенностей и опыта интродукций, шалфей зарослевый способен закрепиться и распространиться на территории региона. В литературе нет све-

дений об инвазионном потенциале данного вида. Поскольку близкородственные виды в Бурятии отсутствуют, шалфей зарослевый не представляет угрозы гибридизации с нативными видами. Возможное влияние на местные растительные сообщества оценить не представляется возможным.

Новые местонахождения видов растений-вселенцев на территории Республики Бурятия.

Cichorium intybus L. (Asteraceae). Многолетнее травянистое растение до 120 см высотой.

По степени натурализации является натурализовавшимся и расселяющимся из мест натурализации, по биотопической приуроченности – эпекофит, по вектору вселения – перемещённый, ксенофит.

Общее распространение. Европа, Северная Африка, Иран, Китай; как чужеродное растение – в Южной Африке, Северной и Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии. В России произрастает в Европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири. В Бурятии известны несколько точек произрастания данного вида в разных частях республики по окраинам дорог (iNaturalist.org).

Нативный ареал занимает территории от Азорских островов, Испании и Франции на западе до Казахстана, западного Китая и Пакистана на востоке и от Скандинавии, средних широт европейской части России и Приморья на севере до островов Средиземноморья, Северной Африки (включая о-ва Зелёного Мыса), Передней и Средней Азии на юге. Интродуцирован в другие части Европы,

Китая, в южную Сибирь, Монголию, Индию, Юго-Восточную Азию, на Аравийский п-ов, в Южную Африку, США, Центральную и Южную Америку, Австралию и Новую Зеландию, в отдельные места умеренных северных и экваториальных широт.

Биотоп. Обочина дороги в окружении петрофитной степи.

Гербарный сбор. Республика Бурятия, Мухоршибирский р-н, долина р. Тугнуй. Обочина федеральной автомобильной дороги Р258 «Байкал», 51.196812 с.ш., 107.610763 в.д., h – 684 м над ур. м. 22 VIII 2024. Д.Г. Чимитов, Н.Г. Борисова.

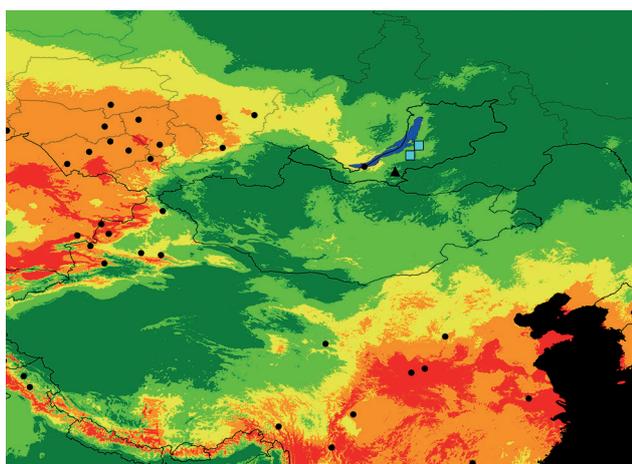
Модель ареала данного вида демонстрирует удовлетворительную точность предсказания с AUC, равным 0.77. Наиболее значимыми факторами оказались минимальная температура самого холодного месяца, а для территории Бурятии – также среднегодовая температура, количество осадков в самый влажный и самый сухой месяцы (см. табл. 1). Как видно из рис. 3, А и табл. 2, до 2000 г. климатические условия на части территории Бурятии были неблагоприятны для произрастания цикория, за исключением небольшого участка в Южном Прибайкалье (выделен жёлтым цветом), при этом в местах его обнаружения вероятность произрастания была выше нуля, но низкой (выделено бледно-зелёным цветом). Прогноз распространения

пригодных макроклиматических условий на период 2050–2070 гг. (рис. 3, Б) указывает на расширение площадей, благоприятных для произрастания цикория.

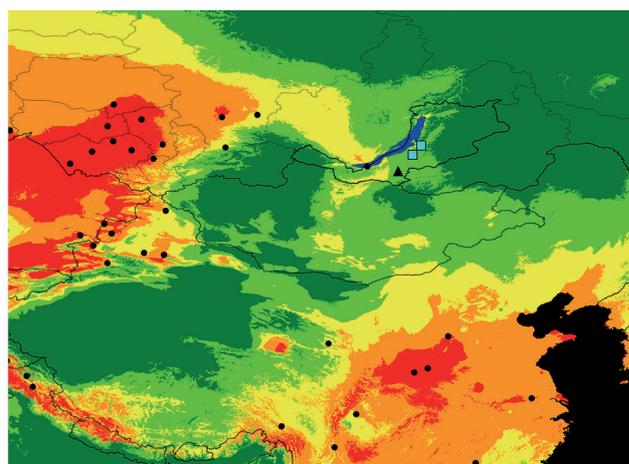
Учитывая удалённость ближайших точек обнаружения вида, можно с высокой степенью уверенности считать его чужеродным. Анализ реализованного распространения в Бурятии и других регионах показывает, что цикорий встречается преимущественно в нарушенных биотопах – вдоль дорог и вблизи жилых построек.

Цикорий – холодоустойчивое растение: семена прорастают при температуре 7–8°C, всходы переносят кратковременные заморозки до –5°C, а корнеплоды способны выдерживать морозы до –20°C. Вид предпочитает интенсивное освещение, однако не предъявляет особых требований к влаге и питательным веществам и обладает высокой устойчивостью к паразитам. Размножается как семенами, так и вегетативно. Эти биологические особенности обеспечивают высокую способность цикория к распространению в нарушенных биотопах республики, где дефицит освещённости практически отсутствует.

Цикорий активно распространяется и натурализуется в нарушенных и естественных местообитаниях, вытесняя аборигенную флору в Европейской части и на Урале, статус инвазионности 2 [ИРИС..., 2025].



А



Б

Рис. 3. Смоделированное распространение *Cichorium intybus* в периоды: (А) 1970–2000 гг. и (Б) 2050–2070 гг.: чёрные точки – находки вида, использованные для обучения модели; чёрный треугольник – собственная находка вида; голубые квадраты – более ранние находки вида в Бурятии [iNaturalist.org]; территория Республики Бурятия оконтурена чёрной линией (прилегает к оз. Байкал); цветовая шкала пригодности условий для обитания вида приведена на рис. 1.

Oxytropis pilosa (L.) DC. (Fabaceae). Многолетнее травянистое растение до 50 см высотой.

По степени натурализации является натурализовавшимся и расселяющимся из мест натурализации, по биотопической приуроченности – эпекофит, по вектору вселения – криптоген, предположительно перемещённый, ксенофит.

В настоящее время сообщается о многочисленных находках вида в Иркутской области. По найденным нами сведениям, все они обнаружены в нарушенных биотопах, однако это требует уточнения. Существующие разрывы в пригодных для обитания вида степных биотопах между точками в Иркутской области и местонахождениями в Бурятии говорят о малой вероятности саморасселения.

Общее распространение. Европа, Кавказ, Китай. В России произрастает на юге европейской части, на Северном Кавказе, в Западной и Восточной Сибири.

Нативный ареал охватывает территорию Евразии от Франции на западе до Средней Сибири (Прибайкалье) и Казахстана на востоке и от этих территорий на севере до Средиземноморья и Передней Азии на юге. Интродуцирован в Скандинавии и Северной Африке, есть случаи завоза в Якутию, Монголию, Канаду и Гренландию.

Третье местонахождение вида в Бурятии: ранее указывались точки в Прибайкаль-

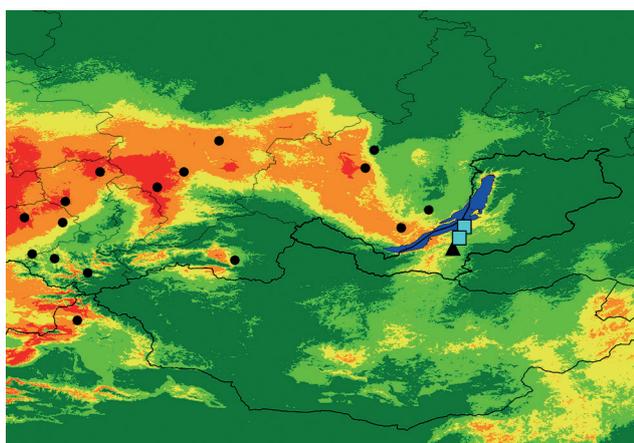
ском районе [Пыхалова и др., 2009; Рупышев, Суткин, 2018].

Биотоп. Обочина дороги рядом с остепнённым лесом.

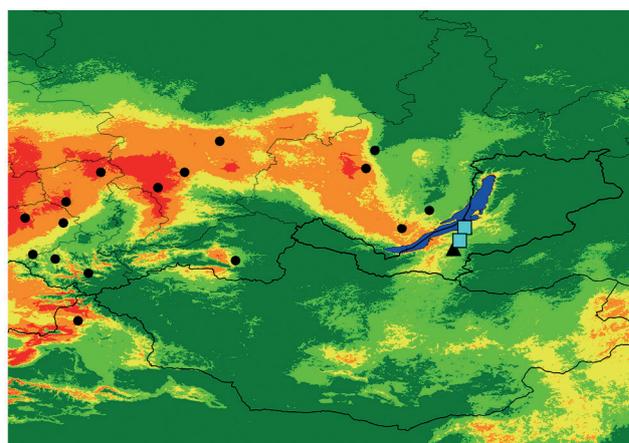
Гербарный сбор. Республика Бурятия, Тарбагатайский р-н, окр. с. Нижний Саянтуй, урочище Березняк, 51.726253 с.ш., 107.595497 в.д., h – 698 м над ур. м. Обочина дороги. 25 VI 2024. Д.Г. Чимитов, Н.Г. Борисова.

Модель ареала данного вида хорошо предсказывает его распространение на основе 13 биоклиматических переменных, с AUC, равным 0.89. Наиболее значимыми факторами, согласно модели, являются среднегодовая температура, минимальная температура самого холодного месяца, годовая сумма осадков и количество осадков в наиболее сухой месяц (см. табл. 1). Как видно из рис. 4, А и табл. 2, до 2000 г. климатические условия на части территории Бурятии были пригодными для произрастания остролодочника (выделены жёлтым цветом), именно в этих зонах были сделаны более ранние обнаружения вида. В месте нашей находки условия до 2000 г. были мало пригодными (выделены бледно-зелёным цветом).

Прогноз распространения пригодных макроклиматических условий на период 2050–2070 гг. (рис. 4, Б) указывает на некоторое расширение и смещение площадей, пригодных для произрастания остролодочника, и даже на появление небольших участков оптимальных условий.



А



Б

Рис. 4. Смоделированное распространение *Oxytropis pilosa* в периоды: (А) 1970–2000 гг. и (Б) 2050–2070 гг.: чёрные точки – находки вида, использованные для обучения модели; чёрный треугольник – собственная находка вида; голубые квадраты – более ранние находки в Бурятии [Пыхалова и др., 2009; Рупышев, Суткин, 2018]; территория Республики Бурятия оконтурена чёрной линией (прилегает к оз. Байкал); цветовая шкала пригодности условий для обитания вида приведена на рис. 1.

Учитывая удалённость ближайших точек обнаружения, можно с определённой уверенностью считать данный вид чужеродным.

Остролодочник волосистый растёт в разнотравных луговых степях, на прибрежных песках, каменистых склонах, среди кустарников, в светлых лесах и их опушках, а также на мусорных местах и залежах, от равнин до верхнегорного пояса.

Вид требует хорошего освещения и растёт исключительно на полностью открытых солнечных участках. Предпочитает средне-сухие почвы, однако при отсутствии конкурентов способен развиваться и на очень сухих местах, где надёжно удерживает занимаемую территорию [Данилова и др., 2010]. Размножается семенами. *Oxytropis pilosa* считается слабоустойчивым видом в плане экологической пластичности: он чувствителен к изменению таких факторов среды, как влажность или затенение [Данилова и др., 2010].

В литературе нет сведений об инвазионном потенциале данного вида. Растение ядовито: токсичными являются стебли и листья, вероятно, содержащие нейротоксический алкалоид свайнсонин [Растительные ресурсы..., 1987; Растения Крыма, 2020], поэтому при распространении может представлять угрозу для местной фауны и домашнего скота. Опасность гибридизации с местными видами остролодочников отсутствует, поскольку *Oxytropis pilosa* генетически далёк от аборигенных представителей рода.

***Solanum nigrum* L.** (Solanaceae). Однолетнее растение 15–80 см высотой.

По степени натурализации является предположительно натурализовавшимся и расселяющимся из мест натурализации, по биотопической приуроченности – эпекофит, по вектору вселения – перемещённый, предположительно эргазиофит.

Общее распространение. Нативный ареал протягивается от островов Западной Европы и Западной Африки (включая о-ва Британские, Азорские, Канарские, о-ва Зелёного Мыса и Средиземноморье) на западе до Китая, Японии и Кореи на востоке, от южной Прибалтики, средних широт европейской части России, юга равнинной Средней Азии, Тибета, Внутренней Монголии и Маньчжурии

на севере до окраин Центральной Африки и материковой части Южной Азии на юге. Интродуцирован (по большей части случайно) в Дании, Скандинавии, на севере европейской части России, юге Сибири, Дальнем Востоке России, в Забайкалье, в ряде стран Центральной и Южной Африки, горах Средней Азии, на Филиппинских и Зондских о-вах, в Австралии, Новой Зеландии, на Новой Гвинее, в ряде островов Тихого, Индийского и юга Атлантического океанов, в южной части Северной Америки (местами также в Канаде, Аляске и Гренландии) и в Южной Америке.

Второе местонахождение вида в Бурятии. Ранее был собран также в г. Улан-Удэ на левом берегу р. Селенга на агроценозах [Суткин, 2021]. Возможно, ареал в регионе расширяется.

Биотоп. В кустарниках живой изгороди.

Гербарный сбор. Республика Бурятия, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 51.811772 с.ш., 107.622658 в.д., h – 524 м над ур. м. Среди кустарников живой изгороди. 27 IX 2024. Д.Г. Чимитов.

Модель ареала данного вида удовлетворительно предсказывает его распространение на основе 13 биоклиматических переменных – AUC составляет 0.74. Наиболее значимыми факторами являются среднегодовая температура, максимальная температура самого тёплого месяца и среднесуточная амплитуда (см. табл. 1). Как показано на рис. 5, А и в табл. 2, до 2000 г. климатические условия в Бурятии были неблагоприятны для произрастания вида, хотя часть территории, выделенная бледно-зелёным цветом, включающая и местонахождения паслёна, имела вероятность присутствия вида выше нуля. Прогноз распространения благоприятных макроклиматических условий на период 2050–2070 гг. (рис. 5, Б) указывает на появление участков, пригодных для произрастания паслёна, в том числе в местах его известных на сегодняшний день находок (выделено жёлтым).

С учётом значительного расстояния до ближайших точек обнаружения можно с определённой уверенностью считать данный вид чужеродным.

Паслён чёрный предпочитает рыхлые, плодородные, влажные песчаные и суглини-

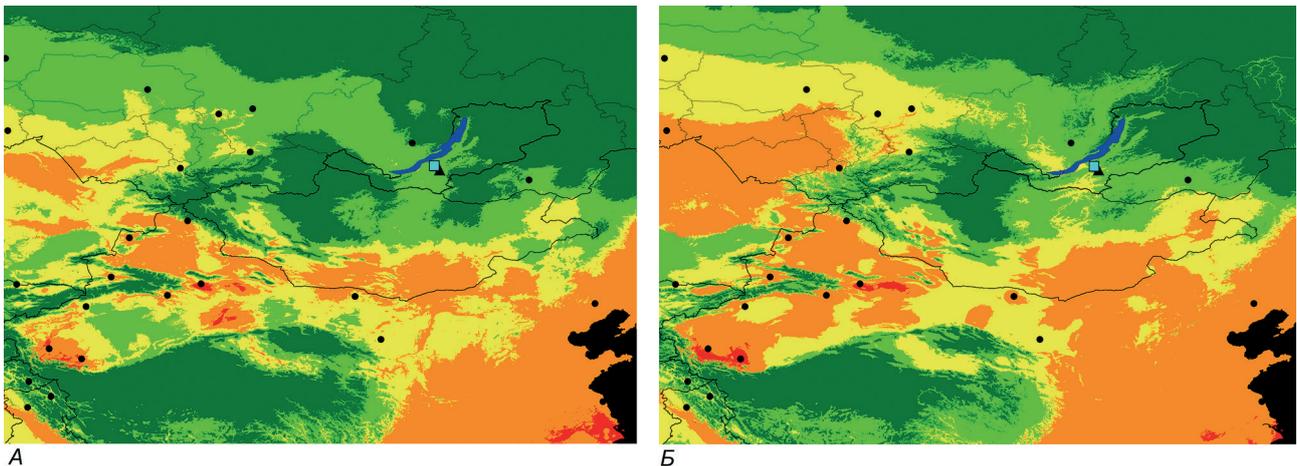


Рис. 5. Смоделированное распространение *Solanum nigrum* в периоды: (А) 1970–2000 гг. и (Б) 2050–2070 гг.: чёрные точки – находки вида, использованные для обучения модели; чёрный треугольник – собственная находка вида; голубые квадраты – более ранние находки в Бурятии [Суткин, 2021]; территория Республики Бурятия околнурена чёрной линией (прилегалет к оз. Байкал); цветовая шкала пригодности условий для обитания вида приведена на рис. 1.

стые почвы, богатые азотом. Растёт на солнечных местах и в полутени, устойчив как к влажным, так и к засушливым условиям. Часто образует плотные заросли. Размножается семенами: одно растение способно дать до 300 тысяч семян. Жизнеспособность семян в почве сохраняется до 8 лет. Всходы появляются в мае при температуре +10...+12 °С и продолжают всходить до конца лета. Оптимальная температура прорастания +24...+26 °С, максимальная +34...+36 °С.

Паслён чёрный имеет статус инвазивности 2 на территориях Европейской части России, Урале и на Дальнем Востоке [ИРИС..., 2025]. Вид может выступать растением-хозяином возбудителя рака картофеля – *Synchytrium endobioticum*. Все части растения, кроме зрелых плодов, содержат ядовитые для животных гликоалкалоиды [Ganguly et al., 2009]. В связи с этими особенностями данный вид представляет существенную фитопатологическую и экологическую опасность.

Заключение

Таким образом, в результате проведённых в 2024 г. исследований были выявлены новые локализации видов растений-вселенцев в Республике Бурятия и Байкальской Сибири. Впервые зарегистрированы местонахождения *Cuscuta chinensis* и *Salvia dumetorum*, удалённые на значительное расстояние от ранее известных местонахождений видов. Обнару-

жение новых локализаций *Cichorium intybus*, *Oxytropis pilosa*, *Solanum nigrum* на территории Бурятии свидетельствует о возможном расширении ареалов этих чужеродных видов в регионе. Анализ путей проникновения и мест закрепления растений-вселенцев показывает, что основными средами их обитания являются нарушенные биотопы – как естественные (реки), так и антропогенные (автодороги, агроценозы, посадки).

Общеизвестно, что оценка риска инвазии в регионе, основанная исключительно на моделях распределения видов, связана с высокой вероятностью недооценки или переоценки реального инвазивного потенциала, поскольку не учитываются важные биологические и экологические факторы. Среди последних – взаимодействия с другими видами, адаптивные способности, особенности размножения, а также антропогенные воздействия и локальные ландшафтные особенности, которые могут существенно влиять на распространение инвазивных растений. К сожалению, на данный момент невозможно более точно спрогнозировать распространение выявленных нами видов растений-вселенцев в регионе с учётом комплексного влияния экологических, биологических и антропогенных факторов из-за отсутствия необходимых данных по их биологии и экологии.

Проведённое нами моделирование распространения биоклиматических условий, оптимальных для произрастания исследу-

емых видов растений, показало, что большинство из них не находят благоприятных условий для устойчивого распространения на региональном уровне в настоящее время. Прогноз распространения благоприятных макроклиматических условий в более тёплый период 2050–2070 гг. свидетельствует о возможности расширения ареалов шалфея зарослевого, цикория, остролодочника волосистого и паслёна чёрного в регионе. При этом следует учитывать, что моделирование распространения видов выполнялось с использованием биоклиматических переменных с разрешением примерно 1 км². Такое пространственное разрешение не позволяет учитывать мелкомасштабную гетерогенность среды, обусловленную как естественными, так и антропогенными факторами [Geiger et al., 2009], что существенно снижает степень корреляции макроклиматических показателей с метеоусловиями приземного слоя воздуха, критически важными для рассматриваемых видов. Тем не менее любопытно, что для всех видов, кроме повилики китайской, модели распространения дают вероятность произрастания 20–40% в местах их обнаружения в регионе.

Таким образом, несмотря на ограниченное пространственное разрешение моделей, они позволяют выявить участки, внутри которых локальные особенности среды – такие как экспозиция склонов, близость к водоёмам, затенённость или антропогенные преобразования – способны обеспечить благоприятные микроклиматические условия для существования видов. Следует заметить, что полезным при таком выявлении для всех рассматриваемых нами видов, включая повилику китайскую, оказался сопоставительный анализ результатов моделирования, выполненного для периодов, различающихся прежде всего по температуре. Так, для повилики китайской моделирование на период 2050–2070 гг. показало повышение вероятности присутствия именно в том километровом квадрате, где она была обнаружена. Что касается микроклиматических условий в местах, где нами были зарегистрированы виды-вселенцы, повилика китайская (*Cuscuta chinensis*) обнаружена на незатенённом южном склоне,

обращённом к р. Селенга. Такое расположение обеспечивает повышенную температуру и влажность, что критично для выживания этого вида. Примечательно, что точки обитания вида в Забайкальском крае также находились на южных склонах, обращённых к реке, поэтому, скорее всего, не затенённых. Паслён чёрный (*Solanum nigrum*) был обнаружен в кустарниках живой изгороди и в агроценозе, три других вида растений встречались преимущественно на обочинах дорог. Известно, что такие биотопы характеризуются микроклиматическими условиями, существенно отличающимися от прилегающих территорий [Arnfield, 2003; Gómez-Aparicio, 2009; Jankju, 2013; Yang et al., 2020; Karimi et al., 2021; Mirabi, Davies, 2024].

Анализ биологических особенностей и вредоносности пяти изученных видов, а также случаи их инвазий в других регионах свидетельствуют о высоком инвазионном потенциале *Cuscuta chinensis* и *Solanum nigrum*, что требует пристального внимания со стороны природоохранных органов и разработки неотложных мер по контролю и борьбе с ними. Необходимо проводить мониторинг распространения *Oxytropis pilosa*, который представляет потенциальную угрозу для здоровья домашнего скота и диких животных региона. Поскольку выявленные нами виды-вселенцы пока встречаются лишь в единичных локалитетах, крайне важно оперативно проводить их искоренение для предотвращения дальнейшей экспансии. В связи с выявленной возможностью расселения опасного инвазивного растения по речной системе становится очевидным, что традиционные меры фитоконтроля и запреты на продажу декоративных чужеродных видов, применяющиеся в Российской Федерации, не способны полностью предотвратить проникновение и распространение потенциально опасных видов в регионе. В таких условиях ключевым элементом эффективной борьбы с биологическими инвазиями, учитывая высокую природную ценность территории, является организация регулярных предупредительных мониторинговых обследований территории. Систематический мониторинг позволит своевременно выявлять новые очаги заселения

инвазивных растений, оценивать динамику их распространения и эффективность принимаемых мер по контролю. Кроме того, мониторинговые данные необходимы для корректировки стратегий управления инвазивными видами и разработки адаптивных мер, учитывающих специфику локальных ландшафтов и гидрологических условий. Также необходимо активизировать законодательную и просветительскую деятельность, направленную на предотвращение перемещения чужеродных видов как случайным образом, так и в декоративных или иных целях, чтобы защитить экосистемы региона от негативных последствий биологических инвазий.

Благодарности

Авторы благодарят О.А. Аненхонова (ИОЭБ СО РАН) за подтверждение определения *Cichorium intybus*, *Oxytropis pilosa*, *Solanum nigrum* и А.Л. Эбеля (ТГУ) за подтверждение определения *Salvia dumetorum*.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания 126021217233-0 Института общей и экспериментальной биологии СО РАН.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Байков К.С. *Salvia* L. – Шалфей // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 201–202.
- Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2018. Т. 12. № 4. С. 4–22.
- Баркалов В.Ю. Сем. Cuscutaceae // *Сосудистые растения советского Дальнего Востока* / отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. С. 279–284.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного Федерального округа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2010. 503 с.
- Гамова Н.С. Чужеродные виды во флоре Байкальского заповедника и его охранной зоны // *Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: мат. Всероссийской научно-практической конференции с международным участием*, Москва, 10–11 февраля 2022 г. М.: Изд-во Моск. ун-та: МГУ им. М.В. Ломоносова, Издательский дом (типография), 2022. С. 133–138.
- Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л.: Наука, 1982. 443 с.
- Данилова Н.С., Иванова Н.С., Борисова С.З., 2010. Материалы по ценопопуляционному изучению *Oxytropis pilosa* (L.) в центральной Якутии // *Вестник ЯГУ*. Т. 7, № 1. С. 26–30.
- ИРИС: изучение растительных инвазий страны [<https://www.gbsad.ru/iris>]. Доступно 21.05.2025.
- Ишмуратова М.Ю. Ресурсы *Salvia stepposa* в Центральном Казахстане // *От биохимии растений к биохимии человека: мат. Межд. науч. конф.*, Москва, 16–17 июня 2022 г. М.: ФГБНУ «ВНИИ лекарственных и ароматических растений», 2022. С. 60–64. DOI 10.52101/9785870191041_60. EDN ETNXAH
- Ишмуратова М.Ю., Тлеукунова С.У., Агеев Д.В. Интродукция лекарственных растений в Центральном Казахстане // *Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия мировой флоры: мат. Межд. конф., посв. 80-летию Центрального ботанического сада Национальной акад. наук Беларуси*. Ч. 1 (19–22 июня 2012 г., Минск, Беларусь). Минск, 2012. С. 119–121.
- Как бороться с повиликой? [Электронный ресурс] // *Сельскохозяйственные вести: Журнал для специалистов агропромышленного комплекса*. 2020 (<https://agri-news.ru/tolko-na-sajte/kak-borotsya-s-povilikoj>). Проверено 4.12.2020.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с.
- Пыхалова Т.Д., Аненхонов О.А., Бадмаева Н.К., Сэжулич И.Р., Кривообоков Л.В. Флористические находки в Бурятии // *Turczaninowia*. 2009. Т. 12, № 1–2. С. 58–61.
- Растения Крыма: коварные друзья / под общ. ред. В.Н. Ежова. Ялта, 2020. С. 146–147.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hydrangeaceae – Haloragaceae. Л., 1987. 327 с.
- Рупышев Ю.А., Суткин А.В. Новые находки адвентивных видов сосудистых растений в Республике Бурятия (Западное Забайкалье) // *Turczaninowia*. 2018. Т. 21. № 2. С. 221–227. DOI: 10.14258/turczaninowia.21.2.19
- Суткин А.В. Новые находки адвентивных видов сосудистых растений в г. Улан-Удэ и его окрестностях

- (Западное Забайкалье) // *Turczaninowia*. 2021. Т. 24, № 2. С. 42–50. DOI 10.14258/turczaninowia.24.2.5
- Суткин А.В., Краснопевцева А.С. Флористические находки в Республике Бурятия // *Turczaninowia*. 2022. Т. 25, № 4. С. 26–32. DOI 10.14258/turczaninowia.25.4.5
- Чёрная книга флоры Сибири / ред. Ю.К. Виноградова, А.Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.
- Чужеродные виды на территории России [Электронный ресурс] (<http://www.sevin.ru/invasive>). Проверено 20.10.2025.
- Шалфей, или Сальвия – доктор и украшение участка [Электронный ресурс] // Ботаничка. О мире растений и загородной жизни. 16.02.2010 (<https://www.botanichka.ru/article/shalfej-naturalnyj-doktor>).
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // *J. Appl. Ecol.* 2006. Vol. 43, no. 6. P. 1223–1232.
- Arnfield A. Two decades of urban climate research: A review of turbulence, exchanges of energy and water, and the urban heat island // *International Journal of Climatology*. 2003. Vol. 23. P. 1–26. DOI: 10.1002/joc.859
- Baasanmunkh S., Urgamal M., Oyuntsetseg B., Sukhorukov A.P., Tsegmed Z., Son D.C., Erst A., Oyundelger K., Kechaykin A.A., Norris J., Kosachev P., Ma J.-S., Chang K.S., Choi H.J. Flora of Mongolia: annotated checklist of native vascular plants. *PhytoKeys*. 2022. 192: 63–169.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U., Richardson D.M. A proposed unified framework for biological invasions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2011. Vol. 26, no. 7. P. 333–339.
- Carlton J.T. Biological invasions and cryptogenic species (Электронный журнал) // *Ecology*. 1996. Vol. 77, no. 6. P. 1653–1655.
- Cherinoga V.V., Barkalov V.Yu., Ebel A.L. [et al.] Checklist of vascular plants of Asian Russia. *Botanica Pacifica*. 2024. 13(S3): 3–310.
- Dawson J.H., Musselman L.J., Wolswinkel P., Dörr I.J. Biology and control of *Cuscuta* // *Reviews of Weed Science*. 1994. No. 6. P. 265–317.
- Elith J., Leathwick J.R. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time // *Annu. Rev. Ecol. EV. Syst.* 2009. Vol. 40. P. 677–697.
- Elton C.S. The Ecology of Invasions by Animals and Plants [Электронный ресурс] // Chicago: University of Chicago Press. 1958.
- Essl F., Dullinger S., Genovesi P., Hulme Ph., Jeschke J., Katsanevakis S., Kühn I., Goicochea-Vigo C., Lenzner B., Pauchard A., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D., Seebens H., van Kleunen M., Putten W., Vila M., Bacher S., Macedo R. A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change // *BioScience*. 2019. Vol. 69. P. 908–919.
- Fang R., Musselman L.J., Plitmann U. *Cuscuta* L. Flora of China. 1995. Vol. 16. P. 322–325.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. Vol. 3, no. 12. P. 4302–4315.
- Ganguly P., Gupta A.K., Majumder U.K., Ghosal S. The Chemistry behind the Toxicity of Black Nightshade, *Solanum nigrum* and the Remedy // *Pharmacology Online*. 2009. Vol. 1. P. 705–723.
- GBIF [Электронный ресурс] // Свободный и открытый доступ к данным о биоразнообразии: Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.org): GBIF.org (7 февраля 2025) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.9sd6u3> (*Cuscuta chinensis*); GBIF.org (9 февраля 2025) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.6brg39> (*Salvia dumetorum*); GBIF.org (9 февраля 2025) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.3424b4> (*Cichorium intybus*); GBIF.org (7 февраля 2025) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.yttuzw> (*Oxytropis pilosa*); GBIF.org (9 февраля 2025) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.dk34xb> (*Solanum nigrum*).
- Geiger R., Aron R.H., Todhunter P. The Climate Near the Ground. Seventh edition. Lanham, MD, USA, Rowman and Littlefield Publishers, 2009. 642 pp.
- Gómez-Aparicio L. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems // *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97. P. 1202–1214.
- Hansen J., Ruedy R., Sato M., Lo K. Global surface temperature change // *Rev. Geophys.* 2010. Vol. 48, no. 4. Article RG4004.
- Hartenstein M., Alber, M., Krause K. The plant vampire diaries: a historic perspective on *Cuscuta* research // *Journal of Experimental Botany*. 2023. Vol. 74. P. 2944–2955.
- iNaturalist [Электронный ресурс] (www.iNaturalist.org). Проверено 20.10.2025.
- IPBES [Электронный ресурс] // Thematic assessment of invasive alien species and their control. 2023 (<https://www.ipbes.net/ias-assessment>). Проверено 20.10.2025.
- IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC, 2014. 151 p.
- Jadhav S.B., Gokhale, M.V., Toro S.V. The study of *Cuscuta chinensis* Lam. with respect host diversity // *Chronicle of Humanities and Cultural Studies*. 2020. Vol. 6, issue 1. P. 91–93.
- Jankju M. Role of nurse shrubs in restoration of an arid rangeland: Effects of microclimate on grass establishment // *Journal of Arid Environments*. 2013. Vol. 89. P. 103–109.
- Karimi N., Tsun K., Ng W., Richter A., Williams J., Ibrahim H. Thermal heterogeneity in the proximity of municipal solid waste landfills on forest and agricultural lands // *Journal of Environmental Management*. 2021. Vol. 287. 112320. ISSN: 0301–4797.
- Mirabi E., Davies P.G. Mitigating urban heat along roadways: systematic review of impact and practicability // *Urban Climate*. 2024. Vol. 58. 102207.
- Pecl G., Araújo M., Bell J., Blanchard J., Bonebrake T., Chen I., Clark T., Colwell R., Danielsen F., Evengård B., Falconi L., Ferrier S., Frusher S., Garcia R., Griffiths

- R., Hobday A., Janion C. Jarzyna M., Jennings S., Williams S. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being // *Science*. 2017. 355.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 190, no. 3–4. P. 231–259.
- Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Ren Z., Zagortchev L., Ma J., Yan M., Li J. Predicting the potential distribution of the parasitic *Cuscuta chinensis* under global warming // *BMC Ecology*. 2020. 20:28.
- Thuiller W., Lavorel S., Araújo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C. Climate change threats to plant diversity in Europe // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2008. Vol. 102, no. 23. P. 8245–8250.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia (Editors: Sanchir, Ch. & Jamsran, Ts.). Ulaanbaatar, Mongolia: Admon Printing Press, 2014. 334 pp.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme Ph., Jarošik V., Maron J., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecology letters*. 2011. Vol. 14. 702–8.
- Vitousek P.M., D’Antonio C.M., Loope L.L., Westbrooks R. Biological invasions as global environmental change // *American Scientist*. 1996. Vol. 84, no. 5. P. 218–228.
- Wallingford P.D., Morelli T.L., Allen J.M., Beaury E.M., Blumenthal D.M. et al. Adjusting the lens of invasion biology to focus on the impacts of climate-driven range shifts // *Nature Climate Change*. 2020. Vol. 10. P. 398–405.
- Yang C., Yan F., Zhang S. Comparison of land surface and air temperatures for quantifying summer and winter urban heat island in a snow climate city // *J. Environ. Manage*. 2020. 265: 110563.
- Yang G., Hong M., Qu Y., Han S. First Recorded Parasitism of *Keteleeria evelyniana* by *Cuscuta chinensis* in Yunnan, China // *Plant Disease*. 2025. 109.

NEW AND RARE SPECIES OF PLANTS - INVADERS IN THE REPUBLIC OF BURYATIA

©2025 Chimitov D.G., Borisova N.G., Starkov A.I.

Institute of General and Experimental Biology SB RAS
e-mail: dabac@mail.ru

The Republic of Buryatia is located within the influence zone of Lake Baikal, the largest freshwater lake in the world, which underscores the importance of conserving the region’s biodiversity. This study presents new data on vascular plant invader species in Buryatia: two species are recorded for the first time, and three new localities of rare species have been identified also. The invasive potential of these species was assessed through distribution modeling using bioclimatic variables, analysis of biological traits, and documented invasion cases. The results indicate a high invasive potential of *Cuscuta chinensis* and *Solanum nigrum*, demanding an increased attention from conservation authorities.

Key words: floristic finds; bioclimatic niche modeling; Baikal region; *Cuscuta chinensis*, *Salvia dumetorum*, *Cichorium intybus*, *Oxytropis pilosa*, *Solanum nigrum*.

THE INVASION OF *BRANCHIURA SOWERBYI* BEDDARD, 1892 (OLIGOCHAETA) OCCURS BY ONE GENETIC GROUP OF THE SPECIES

© 2025 Baturina M.A.^{1*}, Ivicheva K.N.², Golubev M.A.^{1,3}, Filonenko I.V.⁴,
Velegzhaninov I.O.^{1,5}

¹ Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences

² Sankt-Petersburg branch of the Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography

³ Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Pitirim Sorokin Syktyvkar State University»

⁴ Vologda branch of the Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography

⁵ ITMO University

e-mail: *baturina@ib.komisc.ru

Received October 28, 2025; revised February 06, 2026; accepted February 20, 2026

The freshwater oligochaete *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) is an alien species exhibiting rapid range expansion. It has been documented across Africa, Asia, North America, and Europe. In Russia, the species has been found since 2014. In the presented study, the molecular genetic data of *B. sowerbyi* individuals were obtained for the first time from water bodies in Russia and their genetic diversity was compared with published data from other infested and native countries to infer potential invasion pathways. Analysis of the cytochrome c oxidase subunit I (*cox1*) gene sequence revealed three related genetic groups within the species. Only one of these groups, including specimens from Russia, is distributed worldwide. The appearance of the species in Russia is likely the result from recent penetration as the result of invasion from Indo-Chinese region and from already inhabited European countries with the Black Sea basin being a probable invasion corridor.

Key words: *cox1*, genetic diversity, intraspecific genetic structure, alien species, Oligochaeta.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-154-156

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

REFERENCES

- Aston R.J. The effect of temperature on the life cycle, growth and fecundity of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Tubificidae) // Journal of Zoology. 1968. Vol. 154, no. 1. P. 29–40. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1968.tb05038.x>
- Aston R.J., Milner A.G.P. Conditions required for the culture of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Tubificidae) in activated sludge // Aquaculture. 1981. Vol. 26, no. 1–2. P. 155–160. [http://dx.doi.org/10.1016/0044-8486\(81\)90118-6](http://dx.doi.org/10.1016/0044-8486(81)90118-6)
- Bai C. et al. The role of founder effects on the genetic structure of the invasive bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in China // Biological Invasions. 2012. Vol. 14, no. 9. P. 1785–1796. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0189-x>
- Baltazar-Soares M. et al. Diversity and distribution of genetic variation in gammarids: Comparing patterns between invasive and non-invasive species // Ecology and Evolution. 2017. Vol. 7, no. 19. P. 7687–7698. <https://doi.org/10.1002/ece3.3208>
- Beddard F.E. A new branchiate Oligochaeta (*Branchiura sowerbyi*) // Quarterly Journal of Microscopical Science. 1892. Vol. 33. P. 325–341.
- Berteloot O.H. et al. Distribution and genetic diversity of the invasive pest *Halyomorpha halys* (Hemiptera, Pentatomidae) in Belgium // NeoBiota. 2024. Vol. 90. P. 123–138. <https://doi.org/10.3897/neobiota.90.113421>
- Bondareva O.V., Orlova M.I., Abramson N.I. The genetic variation in pulmonate mollusk (*Arianta arbustorum* L.) in Leningrad Region // Ecological genetics. 2016. Vol. 14, no. 2. P. 19–27. <https://doi.org/10.17816/ecogen14219-27>
- Bryja J. et al. Range-wide population genetic structure of the European bitterling (*Rhodeus amarus*) based on microsatellite and mitochondrial DNA analysis // Molecular Ecology. 2010. Vol. 19, no. 21. P. 4708–4722. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04844.x>
- Bulysheva N.I. et al. Non-native species of zoobenthos in the ecosystems of the Lower Don and the Sea of Azov at the turn of the 20th – 21st centuries // Proceedings of the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences. 2020. Vol. 8. P. 256–273. <https://doi.org/10.23885/1993-6621-2020-8-256-273>
- Carroll Jr. H., Dorris T.C. The Life History of *Branchiura sowerbyi* // American Midland Naturalist. 1972. Vol. 87, no. 2. P. 413–422. <https://doi.org/10.2307/2423572>

- Chekanovskaya O.V. Aquatic oligochaete worms of fauna of the USSR. M.-L.: Science, 1962. 411 p.
- Chown S.L. et al. Biological invasions, climate change and genomics // *Evolutionary Applications*. 2015. Vol. 8, no. 1. P. 23–46. <https://doi.org/10.1111/eva.12234>
- Collop A. et al. Testing hypotheses of invasion pathways of the ladybird *Harmonia axyridis* into and across South Africa // *Biol Invasions*. 2024. Vol. 26, no. 6. P. 1715–1734. <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03274-w>
- Cristescu M.E. Genetic reconstructions of invasion history // *Invasion Genetics*. Wiley, 2016. Vol. 1. P. 267–282.
- 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, no. 1. P. 431–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03538.x>
- Dupont D.W.E. et al. Evidence for a single population expansion event across 24000 km: the case of the deep-sea scavenging amphipod *Abyssorchomene distinctus* // *Hydrobiologia*. 2024. Vol. 851, no. 10. P. 2309–2327. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05447-5>
- Folmer O. et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. Vol. 3, no. 5. P. 294–299.
- Georgieva G., Varadinova E., Uzunov Y. Distribution of non-indigenous tubificid worm *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Bulgaria // *Journal of BioScience and Biotechnology*. 2012. P. 105–113.
- Grabowski M., Jabłońska A. First records of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta: Tubificidae) in Greece. *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4. P. 365–367. doi:10.3391/ai.2009.4.2.10
- Gusev A.A., Guseva D.O., Rudinskaya L.V. Preliminary results of the study of the zoobenthos of the pre-estuary sections of some rivers of the Kaliningrad region // *Samara Luka: problems of regional and global ecology*. 2014. Vol. 23, no. 2. P. 61–71.
- Hagenblad J. et al. Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species *Impatiens glandulifera* in Europe // *BMC Genet*. 2015. Vol. 16, no. 1. P. 103. <https://doi.org/10.1186/s12863-015-0242-8>
- Hebert P.D.N., Ratnasingham S., De Waard J.R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species // *Proceedings of the Royal Society. B*. 2003. Vol. 270, no. suppl_1. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Huey R.B., Gilchrist G.W., Hendry A.P. Using invasive species to study evolution // *Species invasions: Insights to ecology, evolution and biogeography*. 2005. Sunderland, Mass: Sinauer Associates, 2005. P. 139–164.
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. First Record of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta) in the Sheksna Reservoir (Upper Volga) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2023a. Vol. 14, no. 2. P. 151–154. <https://doi.org/10.1134/S2075111723020042>
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. Zoobenthos in Small Reservoirs of the Northern Slope of the Baltic-Caspian Watershed of the Volga-Baltic Waterway // *Inland Water Biology*. 2023b. Vol. 16, no. 2. P. 292–300. <https://doi.org/10.1134/s1995082923020098>
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. Naturalization and Spreading Routes of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta) in the Volga-Baltic Waterway // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2024. Vol. 15, no. 3. P. 341–345. <https://doi.org/10.1134/S207511172470022X>
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V., Komarova A.S. Assessment of Biotopes in the River Part of the Sheksninskoe Reservoir and Their Use by Zoobenthos by GIS Methods // *Water Resources*. 2025. Vol. 52, no. 3. Pp. 460–466. DOI: 10.1134/S0097807825700046
- Jaspers C. et al. Invasion genomics uncover contrasting scenarios of genetic diversity in a widespread marine invader // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2021. 118:e2116211118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2116211118>
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // *Journal of Molecular Evolution*. 1980. Vol. 16, no. 2. P. 111–120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kochanova E.S. et al. Morphological and Molecular-Genetic Polymorphism of *Canthocamptus staphylinus* Jurine (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11, no. 2. P. 111–123. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020086>
- Kudo K. et al. Species identification and invasion pathways of an introduced snail *Macrochlamys* sp. in Japan // *BioInvasions Records*. 2022. Vol. 11, no. 4. P. 839–854. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.4.03>
- Kumar S. et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // *Molecular Biology and Evolution*. 2018. Vol. 35, no. 6. P. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lee C.E. Evolutionary genetics of invasive species // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17, no. 8. P. 386–391. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02554-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02554-5)
- Liebig, J., Larson J., Fusaro A., and Shelly C., 2025, *Branchiura sowerbyi*: U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL, and NOAA Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System, Ann Arbor, MI, https://nas.er.usgs.gov/queries/greatlakes/FactSheet.aspx?Species_ID=1151, Revision Date: 7/14/2025, Access Date: 10/7/2025
- Leigh J.W., Bryant D. Popart: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. Vol. 6, no. 9. P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Lobo H., Alves R.D.G. Reproductive cycle of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Naididae: Tubificinae) cultivated under laboratory conditions // *Zoologia (Curitiba, Impr.)*. 2011. Vol. 28, no. 4. P. 427–431. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000400003>
- Lobo H., Espindola E.L.G. *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta: Naididae) as a test species in ecotoxicology bioassays: a review // *Zoosymposia*. 2014. Vol. 9, no. 1. P. 59–69. <https://doi.org/10.11646/zoosymposia.9.1.11>
- Mackie J.A., Keough M.J., Christidis L. Invasion patterns inferred from cytochrome oxidase I sequences in three

- bryozoans, *Bugula neritina*, *Watersipora subtorquata*, and *Watersipora arcuata* // Marine Biology. 2006. Vol. 149, no. 2. P. 285–295. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0196-x>
- Malevich I.I. On the geographical distribution of *Branchiura sowerbyi* Bedd. (Oligochaeta, Tubificidae) // Proceedings of the State Zoological Museum at Moscow State University. 1937. Vol. 4. P. 131–132.
- Mills E.L. et al. Exotic species in the Great Lakes: A history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journal Great Lakes Research. 1993. Vol. 19, no. 1. P. 1–54.
- Mychek-Londer J.G., Balasingham K.D., Heath D.D. Using environmental DNA metabarcoding to map invasive and native invertebrates in two Great Lakes tributaries // Environmental DNA. 2020. Vol. 2, no. 3. P. 283–297. <https://doi.org/10.1002/edn3.56>
- Reznick D.N., Ghalambor C.K. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution // Genetica. 2001. Vol. 112–113. P. 183–198. <https://doi.org/10.1023/A:1013352109042>
- Ross N., Cuthbert R.N., Kotronaki S.G., Carlton J.T., Ruiz G.M., Fofonoff P., Briski E. Aquatic invasion patterns across the North Atlantic // Global Change Biology. 2022. Vol. 28. P. 1376–1387. <https://doi.org/10.1111/gcb.16016>
- Novoa A. et al. Invasion syndromes: a systematic approach for predicting biological invasions and facilitating effective management // Biological Invasions. 2020. Vol. 22, no. 5. P. 1801–1820. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02220-w>
- Okhremenko Yu. I., Gajduchenko E.S. Genetic diversity of the brown bullhead *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819) based on the variability of the mitochondrial coi gene // Molecular and Applied genetics. 2023. Vol. 35. P. 53–63.
- Perova S.N. First Finding of *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (Oligochaeta, Tubificidae) in the Rybinsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13, no. 4. P. 506–509. <https://doi.org/10.1134/S2075111722040087>
- Pligin Yu. V., Zheleznyak N.I. The First Record of Oligochaeta *Branchiura sowerbyi* (fam. Tubificidae) in the Kaniv Reservoir (the Dnieper River) // Hydrobiological Journal. 2020. Vol. 56, no. 3. P. 105–108. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v56.i3.90>
- Potyutko O.M. Faunal characteristics of benthos in the littoral zone of the southern coast of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea // Zoological Journal. 2008. Vol. 87, no. 10. P. 1180–1191.
- Raburu P. et al. Population structure and secondary productivity of *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparede) and *Branchiura sowerbyi* Beddard in the profundal zone of Lake Naivasha, Kenya // Hydrobiologia. 2002. Vol. 488, no. 1/3. P. 153–161. <https://doi.org/10.1023/A:1023382631822>
- Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 in GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy. 2025. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025-02-11.
- Sax D.F., Brown J.H. The paradox of invasion // Global Ecology and Biogeography. 2000. Vol. 9, no. 5. P. 363–371. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00217.x>
- Tamura K. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+C-content biases // Molecular Biology and Evolution. 1992. P. 678–687. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040752>
- Taybi A.F., Mabrouki Y., Van Haaren T. Distribution of the alien Tubificid worm *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Morocco // Journal Arxius de Miscellania Zoologica. 2023. P. 253–260. <https://doi.org/10.32800/amz.2023.21.0253>
- Thompson G.D. et al. Genetic diversity and structure of the globally invasive tree, *Paraserianthes lophantha* subspecies *lophantha*, suggest an introduction history characterised by varying propagule pressure // Tree Genetics & Genomes. 2016. Vol. 12, no. 2. P. 27. <https://doi.org/10.1007/s11295-016-0984-0>
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. 2009. Vol. 66. P. 1–235.
- Tockner K., Uehlinger U., Robinson Ch. T. Rivers of Europe. Elsevier: Academic Press, 2009. 600 p.
- Vivien R. et al. Molecular Barcoding of Aquatic Oligochaetes: Implications for Biomonitoring // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, no. 4. e0125485. <https://doi.org/10.7717/peerj.4122>
- Vivien R. et al. Cytochrome c oxidase barcodes for aquatic oligochaete identification: development of a Swiss reference database // PeerJ. 2017. Vol. 5. e4122. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125485>
- Vladimirov M.Z. New information about the freshwater small worm *Branchiura sowerbyi* of the European part of the USSR // News of the USSR Academy of Sciences. Biological Sciences and Chemical Sciences Series. 1989. Vol. 2. P. 73–74.
- Weigand H. et al. DNA barcode reference libraries for the monitoring of aquatic biota in Europe: Gap-analysis and recommendations for future work // Science of The Total Environment. 2019. Vol. 678. P. 499–524. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.247>
- Xi B.-W. et al. Three actinosporean types (Myxozoa) from the oligochaete *Branchiura sowerbyi* in China // Parasitology Researcher. 2013. Vol. 112, no. 4. P. 1575–1582. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3306-6>
- Zandotti C. et al. A rapid DNA extraction method from culture and clinical samples. Suitable for the detection of human cytomegalovirus by the polymerase chain reaction // Acta Virol. 1993. Vol. 37, no. 1. P. 106–108.
- Zhivoglyadova L.A., Zuev Yu. A. New data on the fauna of Oligochaeta of the lower reaches of the Don River // Proceedings of the International Scientific and Practical Conference «Environmental, Industrial and Energy Security – 2019». Sevastopol: 2019. P. 587–589.

HOW DO INFLORESCENCES OF *LUPINUS POLYPHYLLUS* (FABACEAE) RE-ESTABLISH THEIR POSITION AFTER ARTIFICIAL BENDING?

Glagoleva N.S.^{1*}, Volkova P.A.^{1,2**}, Medvedev A.A.^{1***}, Yavorskiy M.R.^{1****}

¹ Biological Department, Moscow South-West School N 1543

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok
(<https://orcid.org/0000-0002-3534-5792>)

e-mail: *glagolevans@1543.msk.ru; **polina.an.volkova@gmail.com***aleksei.al.medvedev@gmail.com;
****m.quak.sidon@gmail.com

Received 09 October, 2025; revised February 04, 2026; accepted February 20, 2026

The correct position of the inflorescence is vital for the pollination success. Many plants have physiological reorientation mechanisms based on the effects of hormone auxin, which is secreted in apical meristems and induces negative gravitropism. The younger the inflorescence is, the more important it is to restore its vertical position in the fastest possible way to maximize pollination success. Thus, we investigated the effect of the absence of inflorescence's apical part and inflorescence age on its reorientation and position of bending point. As an object of investigation, the invasive *Lupinus polyphyllus* was chosen, since the position of the flowers along the axis makes the plant convenient for manipulation. Removal of the apex does not influence the restoration of orientation relatively to the ground. Younger inflorescence tends to have a greater part of them reoriented. The reoriented part of inflorescence mainly contained unopened or partly opened flowers at the moment of the initial bending by experimenters.

Key words: auxin, field experiments, negative gravitropism, plant reorientation, pollination.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-157-158

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Alyokhina, N.D., Balnokhin, Yu. V., Gavrilenko, V.F., Zhigalova, T.V., Meichik, N.R., Nosov, A.M., Poleskaya, O.G., Kharitonoshvili, E.V., and Chub, V.V., *Plant physiology*. Moscow: Akademia, 2005. [in Russian].
- Armbruster, W.S. and Muchhala, N., Floral reorientation: the restoration of pollination accuracy after accidents, *New Phytologist*, 2020, vol. 227, pp. 232–243. <https://doi.org/10.1111/nph.16482>
- Bastien, R., Bohr, T., Moulia, B., and Douady, S., Unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plants, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, vol. 110, pp. 755–760. <https://doi.org/10.1073/pnas.1214301109>
- Blancaflor, E.B. and Masson, P.H., Plant gravitropism: unraveling the ups and downs of a complex process, *Plant Physiology*, 2003, vol. 133, pp. 1677–1690. <https://doi.org/10.1104/pp.103.032169>
- Chauvet, H., Moulia, B., Legué, V., Forterre, Y., and Poulouen, O., Revealing the hierarchy of processes and time-scales that control the tropic response of shoots to gravi-stimulations, *Journal of Experimental Botany*, 2019, vol. 70, pp. 1955–1967. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz027>
- Chen, R., Rosen, E., and Masson, P.H., Gravitropism in higher plants, *Plant Physiology*, 1999, vol. 120, pp. 343–350. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.343>
- Cucinotta, M., Cavalleri, A., Chandler, J.W., and Colombo, L., Auxin and flower development: a blossoming field, *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2021, vol. 13, a039974. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a039974>
- Eckstein, R.L., Welk, E., Klinger, P.Y., Lennartsson, T., Wissman, J., Ludewig, K., Hansen, W., and Ramula, S., Biological flora of Central Europe – *Lupinus polyphyllus* Lindley, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2023, vol. 58, 125715. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125715>
- Kempe, A., Lautenschläger, T., and Neinhuis, C., Reorientation in tilted stems of papaya by differential growth, *International Journal of Plant Science*, 2014, vol. 175, pp. 537–543. <https://doi.org/10.1086/675694>
- Kiss, J.Z. Mechanisms of the early phases of plant gravitropism, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2000, vol. 19, pp. 551–573. <https://doi.org/10.1080/07352680091139295>
- Levernier, N., Poulouen, O., and Forterre, Y., An integrative model of plant gravitropism linking statoliths position and auxin transport, *Frontiers in Plant Sciences*, 2021, vol. 29, 651928. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.651928>

- Santner, A., Calderon-Villalobos, L.I., and Estelle, M., Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth, *Nature Chemical Biology*, 2009, vol. 5, pp. 301–307. <https://doi.org/10.1038/nchembio.165>
- Teale, W.D., Paponov, I.A., and Palme, K., Auxin in action: signaling, transport and the control of plant growth and development, *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2006, vol. 7, pp. 847–859. <https://doi.org/10.1038/nrm2020>
- Tsugawa, S., Kanda, N., Nakamura, M., Goh, T., Ohtani, M., and Demura, T., Spatio-temporal kinematic analysis of shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Biotechnology*, 2020, vol. 37, pp. 443–450. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.20.0708a>
- Wang, H., Tie, S., Yu, D., Guo, Y-H., and Yang C-F., Change of floral orientation within an inflorescence affects pollinator behavior and pollination efficiency in a bee-pollinated plant, *Corydalis shearereri*, *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, e95381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095381>
- Woodward, A.W. and Bartel, B., Auxin: regulation, action, and interaction, *Annals of Botany*, 2005, vol. 95, pp. 707–735. <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>

THE INVASION OF *ERIGERON CANADENSIS* L. (ASTERACEAE: ASTEREAЕ): A SUBSTANTIAL THREAT TO PLANT DIVERSITY AND COMMUNITY STABILITY IN NATURALLY RESTORED SECONDARY BARE LANDS

Wu B.D.^{a,*}, Qi Y.^a, Chen Z.Y.^a, He Z.Q.^a, Wang C.Y.^{b,**}, Liu L.Y.^{c,***}

^aSchool of Chemistry and Chemical Engineering, Zhaotong University

^bSchool of the Environment and Safety Engineering, Jiangsu University

^cKunming Ecological Environment Monitoring Station, Yunnan Provincial Department of Ecology and Environment
e-mail: *bingde301@163.com; **liuyexue623@ujs.edu.cn; ***1796651575@qq.com

Received October 09, 2025; revised February 05, 2026; accepted February 20, 2026

The ecosystem of naturally recovered secondary bare land (NRSBL) is highly vulnerable to external interference. Alien invasive plants can exert notable impacts on the restoration of indigenous plant communities. This study aimed to investigate the effects of a global alien invasive plant of *Erigeron canadensis* L. with different invasion degrees (including uninvaded condition, the low invaded with the relative abundance of *E. canadensis* < 35%, and high invaded with the relative abundance of *E. canadensis* > 75%) on the indigenous plant communities in NRSBL in the subtropical monsoon climate zone of Zhenxiong, Zhaotong, Yunnan, China. The results showed that *E. canadensis* invasion significantly decreased plant species diversity and community stability, with a highly significant negative correlation between *E. canadensis* relative abundance and these two types of indices. Low invasion of *E. canadensis* caused mild disturbance on the species diversity and no significant disruption (even potential promotion) on the community stability, while high invasion of *E. canadensis* induced moderate to severe disturbances on the two indices. This study provides a strong theoretical support for the early warning and control of invasive plants in NRSBL.

Keywords: Alien invasive plants; Naturally recovered secondary bare land; *Erigeron canadensis*; Invasion disturbance index

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-159-161

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Ahmed, A., Ataulah, M., Rashid, P., Paul, A.R., Dutta, S., and Ali, M.S., Species diversity, change in forest cover and area of the Sundarbans, Bangladesh, *Bangladesh J. Bot.*, 2018, vol. 47, no. 3, pp. 351–360.
- Aragão, L.W., Fernandes, S.S., Mallmann, V., Facco, J.T., Matos, M.D.F.C., Cabral, M.R.P., and Simionatto, E., Chemical composition and evaluation of antitumoral activity of leaf and root essential oils of *Conyza canadensis* (Asteraceae), *ORBITAL*, 2019, vol. 11, no. 5, pp. 284–291.
- Arbaeva, A., Arbaev, K., Baytikova, T., Omurzakova, K., and Namatova, E., Ecological role of tree and shrub plantations in urban landscapes, *UJOFAWS*, 2025, vol. 16, no. 1, pp. 108–127.
- Bonet, A., Secondary succession of semi-arid mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands, *J. Arid. Environ.*, 2004, vol. 56, no. 2, pp. 213–233.
- Cheng, Z.X., Zhenxiong Yearbook, Yunnan Publishing Group Yunnan People's Publishing House, 2020, pp. 348–350.
- Closset-Kopp, D., Chabrerie, O., Valentin, B., Delachapelle, H., and Decocq, G., When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in *r/K*-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests?, *For. Ecol. Manage.*, 2007, vol. 247, no. 1–3, pp. 120–130.
- Crouzeilles, R., Curran, M., Ferreira, M.S., Lindenmayer, D.B., Grelle, C.E.V., and Rey Benayas, J.M., A global meta-analysis on the ecological drivers of forest restoration success, *Nat. Commun.*, 2016, vol. 7, no. 1, pp. 11666.
- Działek, J., Jarecka-Bidzińska, E., Staniewska, A., and Téoule, F., (Re)greening transition of academic green spaces as a response to social and environmental challenges: The role of bottom-up initiatives, *Urban For. Urban Greening*, 2025, vol. 105, pp. 128692.
- Hejda, M., Čuda, J., Pyšková, K., Foxcroft, L.C., Nkuna, K.V., Novoa, A., and Pyšek, P., Impacts of invasive alien species on riparian plant communities in South African savanna, *J. Trop. Ecol.*, 2023, vol. 39, pp. e39.
- Huang, Y.M., Zhang, G.L., Fu, W.D., Zhang, Y., Zhao, Z., Li, Z.H., and Qin, Y.j., Impacts of climate change on climatically suitable regions of two invasive *Erigeron* weeds in China, *Front. Plant Sci.*, 2023, vol. 14, pp. 1238656.

- Kaur, A., Sharma, A., Kaur, S., Siddiqui, M.H., Alamri, S., Ahmad, M., Kohli, R.K., Singh, H.P., and Batish, D.R., Role of plant functional traits in the invasion success: analysis of nine species of Asteraceae, *BMC Plant Biol.*, 2024, no. 1, vol. 24, pp. 784.
- Kim, I., Sou, H.D., Cho, H., Kim, J., Oh, J.H., and Park, C.R., Impact of urban forest structure, native species diversity, and vegetation community on invasive plant species richness, *Urban Ecosyst.*, 2025, vol. 28, no. 2, pp. 6.
- Lapenis, A., Henry, H., Vuille, M., and Mower, J., Climatic factors controlling plant sensitivity to warming, *Clim. Change*, 2014, vol. 122, no. 4, pp. 723–734.
- Li, H. D., Wu, X. W., and Xiao, Z. S., Assembly, ecosystem functions, and stability in species interaction networks, *CJPE*, 2021, vol. 45, no. 10, pp. 1049.
- Loreau, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances, *Oikos*, 2000, vol. 91, no. 1, pp. 3–17.
- Lukatkin, A.S., and Sharkaeva, E.S, Physiological and biochemical peculiarities of woody and herbal invasive plant species under stress conditions, *Russ J. Biol. Invasions*, 2025, vol. 16, no. 2, pp. 243–252.
- Margalef, F., Diversidad de especies en las comunidades naturales, Barcelona: Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada, 1951. Vol. 6, pp. 59–72.
- Martin, R., and Martin, S., Survey of rare and sensitive plants in recent acquisitions: San Juan Island National Historical Park (sensitive version), *National Park Service*, 2023.
- Okada, M., Hanson, B.D., Hembree, K.J., Peng, Y., Shrestha, A., Stewart, C.N., Wright, S.D., and Jasieniuk, M., Evolution and spread of glyphosate resistance in *Conyza bonariensis* in California and a comparison with closely related *Conyza canadensis*, *Weed Res.*, 2015, vol. 55, no. 2, pp. 173–184.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., and Randin, C.F., Niche dynamics in space and time, *Trends Ecol. Evol.*, 2008, vol. 23, no. 3, pp. 149–158.
- Pielou, E.C., The measurement of diversity in different types of biological collections, *J. Theor. Biol.*, 1966, vol. 13, pp. 131–144.
- Poudel, A.S., Jha, P.K., Shrestha, B.B., and Muniappan, R., Biology and management of the invasive weed *Ageratina adenophora* (Asteraceae): current state of knowledge and future research needs, *Weed Res.*, 2019, vol. 59, no. 2, pp. 79–92.
- Rey-Benayas, J.M., Galván, I., and Carrascal, L.M., Differential effects of vegetation restoration in Mediterranean abandoned cropland by secondary succession and pine plantations on bird assemblages, *For. Ecol. Manage.*, 2010, vol. 260, no. 1, pp. 87–95.
- Sakachep, Z.K., and Rai, P.K., Effects of invasive alien plants on floristic diversity and soil physico-chemical characteristics in Hailakandi district, Assam, an Indo Burma hotspot region, *Trop Ecol.*, 2025, vol. 66, pp. 303–320.
- Shannon, C.E., Weaver, W., The mathematical theory of communication, *University of Illinois Press, Urbana, Illinois*, 1949, pp. 1–117.
- Simpson, E.H., Measurement of diversity. *Nature*, 1949, vol. 163, pp. 688.
- Smith-Ramesh, L.M., Invasive plant alters community and ecosystem dynamics by promoting native predators, *Ecology*, 2017, vol. 98, no. 3, pp. 751–761.
- Song, X.J., Liu, G., Qian, Z.Q., and Zhu, Z.H., Niche filling dynamics of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) during global invasion, *Plants*, 2023, vol. 12, no. 6, pp. 1313.
- Suryanta, G., Arifanti, V.B., Yuwati, T.W., Darwo, D., Rusdiyatomoko, M.A., Anggara, G.W.S., Sivaiparm, I., and Basyuni, M., Spatial analysis of land cover changes in mangrove and peatland forests in North Sumatra, Indonesia, *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2024, vol. 1352, no. 1, pp. 012071.
- Wang, C.Y., Cheng, H.Y., Wei, M., Wang, S., Wu, B.D., and Du, D.L., Plant height and leaf size: Which one is more important in affecting the successful invasion of *Solidago canadensis* and *Conyza canadensis* in urban ecosystems?, *Urban For. Urban Greening*, 2021a, vol. 59, pp. 127033.
- Wang, C.Y., Cheng, H.Y., Wu, B.D., Jiang, K., Wang, S., Wei, M., and Du, D.L., The functional diversity of native ecosystems increases during the major invasion by the invasive alien species, *Conyza canadensis*, *Ecol. Eng.*, 2021b, vol. 159, pp. 106093.
- Wang, C.Y., Jiang, K., Liu, J., Zhou, J.W., and Wu, B.D., Moderate and heavy *Solidago canadensis* L. invasion are associated with decreased taxonomic diversity but increased functional diversity of plant communities in East China, *Ecol. Eng.*, 2018, vol. 112, pp. 55–64.
- Wang, C.Y., Jiang, K., Zhou, J.W., and Liu, J., Allelopathic suppression by *Conyza canadensis* depends on the interaction between latitude and the degree of the plant's invasion, *Acta Bot. Bras.*, 2017b, vol. 31, no. 2, pp. 212–219.
- Wang, C.Y., Wei, M., Wang, S., Wu, B.D., and Cheng, H.Y., *Erigeron annuus* (L.) Pers. and *Solidago canadensis* L antagonistically affect community stability and community invasibility under the co-invasion condition, *Sci. Total Environ.*, 2020, vol. 716, pp. 137128.
- Wang, C.Y., Wu, B.D., and Jiang, K., Allelopathic effects of Canada goldenrod leaf extracts on the seed germination and seedling growth of lettuce reinforced under salt stress, *Ecotoxicology*, 2019a, vol. 28, no. 1, pp. 103–116.
- Wang, C.Y., Wu, B.D., Jiang, K., Zhou, J.W., and Du, D.L., Canada goldenrod invasion affect taxonomic and functional diversity of plant communities in heterogeneous landscapes in urban ecosystems in East China, *Urban For. Urban Greening*, 2019b, vol. 38, pp. 145–156.
- Wang, F.M., Ding, Y.Z., Sayer, E.J., Li, Q.L., Zou, B., Mo, Q.F., Li, Y.W., Lu, X.L., Tang, J.W., Zhu, W.X., and Li, Z.A., Tropical forest restoration: Fast resilience of plant biomass contrasts with slow recovery of stable soil C stocks, *Funct. Ecol.*, 2017a, vol. 31, no. 12, pp. 2344–2355.
- Wang, J., Chen, Y., Zhang, C.L., Song, X.J., Sun, Y.Y., Zou, J.B., and Liu, G., Invasive alien plants with broader niches possess higher invasive potential in China as a result of niche conservatism and effective niche filling, *Divers. Distrib.*, 2025, vol. 31, no. 12, pp. e70119.

- Wang, X., Peron, T., Dubbeldam, J.L.A., Kéfi, S., and Moreno, Y., Interspecific competition shapes the structural stability of mutualistic networks, *Chaos, Solitons Fractals*, 2023, vol. 172, pp. 113507.
- Wei, M., Wang, S., Xiao, H.G., Wu, B.D., Jiang, K., and Wang, C.Y., Co-invasion of daisy fleabane and Canada goldenrod pose synergistic impacts on soil bacterial richness, *J. Cent. South Univ.*, 2020, vol. 27, no. 6, pp. 1790–1801.
- Weidlich, E.W.A., Flórido, F.G., Sorrini, T.B., and Brancalion, P.H.S., Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review, *J. Appl. Ecol.*, 2020, vol. 57, no. 9, pp. 1806–1817.
- Wola, A.W., Land use or land cover change and its driving forces in Mago National Park, Southern Ethiopia, *J. Biomed. Res. Environ. Sci.*, 2023, vol. 4, pp. 693–705.
- Wu, B.D., Zhang, H., Jiang, K., Zhou, J.W., and Wang, C.Y., *Erigeron canadensis* affects the taxonomic and functional diversity of plant communities in two climate zones in the North of China, *Ecol. Res.*, 2019, vol. 34, no. 4, pp. 535–547.
- Xu, Z.L., Zhong, S.S., Li, Y., Li, C., Liu, J., Xu, Z.Y., Zhu, M., Wang, C.Y., and Du, D.L., The co-phytotoxicity of two Asteraceae invasive plants *Solidago canadensis* L. and *Bidens pilosa* L. with different invasion degrees, *Ecotoxicology*, 2023, vol. 32, no. 10, pp. 1221–1232.
- Xue, G.Y., Zeng, J., Huang, J.Y., Huang, X.G., Liang, F.J., Wu, J.D., and Zhu, X.P., Effects of soil properties and altitude on phylogenetic and species diversity of forest plant communities in southern subtropical China, *Sustainability*, 2024, vol. 16, no. 24, pp. 11020.
- Yan, H.Y., Feng, L., Zhao, Y.F., Feng, L., Zhu, C.P., Qu, Y.F., and Wang, H.Q., Predicting the potential distribution of an invasive species, *Erigeron canadensis* L., in China with a maximum entropy model, *Global Ecol. Conserv.*, 2020, no. 21, pp. e00822.
- Yan, H., Schmid, B., Xu, W., Bongers, F.J., Chen, G., Tang, T., Wang, Z., Svenning, J., Ma, K., and Liu, X., The functional diversity–productivity relationship of woody plants is climatically sensitive, *Ecol. Evol.*, 2024, vol. 14, no. 5, pp. e11364.
- Yu, Y., Cheng, H.Y., Wu, B.D., and Wang, C.Y., Combined effects of drought stress and different forms of nitrogen deposition as response mechanism to environmental change, *Int. J. Environ. Sci. Technol.*, 2023, vol. 20, no. 6, pp. 6697–6712.
- Yu, Y., Cheng, H.Y., Xu, Z.L., Zhong, S.S., Wang, C.Y., and Guo, E., Invasion intensity modulates the allelopathic impact of *Solidago canadensis* L. leaves and roots against *Lactuca sativa* L. during germination and early seedling stage, *Int. J. Environ. Res.*, 2022, vol. 16, no. 4, pp. 48.
- Zhang, B.G., Perceptions of trade-offs between urban forest ecosystem services and disservices: A case study of Canberra, Australia, *Urban For. Urban Greening*, 2025, vol. 105, pp. 128711.
- Zhang, H., Li, C., Li, Y., Xu, Z.L., Zhong, S.S., Liu, J., Du, D.L., and Wang, C.Y., Relationship between plant diversity and community stability and invasibility in the heterogeneous landscape of urban habitats undergoing *Solidago canadensis* invasion, *Plant Ecol. Divers.*, 2024, vol. 17, no. 1-2, pp. 75–84.