

ISSN 1996–1499

2026 №2



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Белова А.П., Пряничникова Е.Г. ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ МАКРОЗООБЕНТОСА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	2
Гуськов Г.Е. ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ПОИМКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЯ СЕМЕЙСТВА ТЕРАПОНОВЫХ (PERCIFORMES: TERARONTIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ	17
Далькэ И.В., Чадин И.Ф. ФЕНОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ <i>HERACLEUM MANTEGAZZIANUM</i> SOMMIER & LEVIER (ARIACEAE) В СРЕДНЕТАЁЖНОЙ ПОДЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ	23
Дедюхин С.В. ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧУЖЕРОДНОГО ДОЛГОНОСИКА <i>OTIORHYNCHUS ALBIDUS</i> STIERLIN, 1861 (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ	34
Ефремов Д.А., Распутина Е.Н., Шульгина Н.С. СТАРТОВОЕ ПИТАНИЕ МОЛОДИ ГОРБУШИ (<i>ONCORHYNCHUS GORBUSCHA</i>) В РЕКАХ, ЭСТУАРИИ И МОРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕГО ФАКТОРЫ	39
Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. ДИНАМИКА СЕЗОННОГО ПИТАНИЯ РОТАНА <i>PERCCOTTUS GLENII</i> (ODONTOBUTIDAE) В ПОЙМЕННОМ ОЗЕРЕ НА ТЕРРИТОРИИ САМАРСКОЙ ЛУКИ	53
Литинская Т.П., Семенченко В.П. ПРЕСНОВОДНАЯ МЕДУЗА <i>CRASPEDACUSTA SOWERBII</i> LANKESTER, 1880 (CNIDARIA: HYDROZOA: LIMNOMEDUSAE) В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ БЕЛАРУСИ	69
Мартемьянов В.И. ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА ИНВАЗИВНОГО ВИДА <i>DREISSENA BUGENSIS</i> (ANDRUSOV, 1897) В ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ	75
Мочалова О.А. ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ РОГОЗА ШИРОКОЛИСТНОГО <i>ТУРНА LATIFOLIA</i> L. (ТУРНАСЕАЕ) – ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ	95
Озерова Н.А., Осипов Ф.А., Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Кривошеина М.Г. ДИНАМИКА РОСТА ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (<i>PICEA ABIES</i> (L.) H.KARST., PINACEAE) В ЗАРОСЛЯХ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (<i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> MANDEN., ARIACEAE) В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ	113
Остапко В.М., Муленкова Е.Г., Гнатюк Н.Ю. ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД – <i>SETARIA FABERI</i> R.A.W. HERRM. (POACEAE) В ДОНБАССЕ	137
Пашенова Н.В., Демидко Д.А., Перцовая А.А., Ефременко А.А., Анискина А.А., Баранчиков Ю.Н. КОММУНИКАЦИЯ ВНУТРИ ИНВАЗИОННОГО ТАНДЕМА: УССУРИЙСКИЙ ПОЛИГРАФ <i>POLYGRAPHUS PROXIMUS</i> (COLEOPTERA: CUCULIONIDAE) – ФИТОПАТОГЕННЫЙ ГРИБ <i>GROSMANNIA AOSHIMAE</i> (ASCOMYCOTA: HYPOCREOMYCETIDAE)	143
Решетников А.Н., Пикель К.В., Петровский А.Б., Карабанов Д.П. ОБНАРУЖЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА <i>PSEUDORASBORA PARVA</i> (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ, РОССИЯ	158
Смирнов Н.А. НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ СОЮЗНОГО КОРОЕДА <i>IPS AMITINUS</i> (EICHNOFF, 1872)(COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В ЗАПАДНО-СИБИРСКОМ РЕГИОНЕ ИНВАЗИИ	171
Тютин А.В., Шляпкин И.В., Морозова Д.А., Базаров М.И., Медянцева Е.Н., Тютин В.А. МЕТАЦЕРКАРИИ ТРЕМАТОДЫ <i>APORHALLUS MUEHLINGI</i> (JÄGERSKIÖLD, 1899) КАК БИОЛО- ГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СТАТУСА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ <i>CLUPEONELLA</i> <i>CULTRIVENTRIS</i> (NORDMANN, 1840) В ДВУХ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ	175
Ушивцев В.Б., Шиганова Т.А., Казьмин А.С., Степаньян О., Саяпин В., Московец А., Галактионова М. ЖЕЛЕТЕЛЫЙ МАКРОПЛАНКТОН СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ (2020–2023 ГГ.)	189
Kavita Khatri, Ravi Shankar FLORISTIC SHIFT IN RESPONSE TO <i>AGERATINA ADENOPHORA</i> (SPRENG.) R.M. KING & H. ROB. (ASTERACEAE) INVASION IN A MIXED FOREST OF CHAMPAWAT, KUMAUN HIMALAYA	207
Rebika Ningombam, Chingangbam Sadananda Singh, Potsangbam Kumar Singh, Senjam Jinus S. A COMPREHENSIVE ASSESSMENT OF INVASIVE AND ALIEN PLANT SPECIES ALONG ROADSIDE CORRIDORS IN THE VALLEY DISTRICTS OF MANIPUR, INDIA	210
Shiganova T.A., Abyzova G.A. ADVANCED STUDY OF BEROIDAE SPECIES AND RECENTLY DESCRIBED <i>BEROE</i> <i>PSEUDOCUCUMIS</i> SP. NOV: MORPHOLOGY, GENETICS, GEOGRAPHY	210

ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ МАКРОЗООБЕНТОСА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2026 Белова А.П.*, Пряничникова Е.Г.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. пос. Борок, Ярославская область, 152742, Россия
e-mail: *belova_nasya_7@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2026. После доработки 09.05.2026. Принята к публикации 28.05.2026

В 2021–2023 гг. изучены таксономический состав и обилие видов-вселенцев макрозообентоса Горьковского водохранилища. Всего в донных сообществах зарегистрировано 10 чужеродных видов. Впервые для данного водоёма отмечена амфипода *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Основу численности и биомассы вселенцев формировали двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897), а также полихета *Hypania invalida* (Grube, 1860), ассоциированная с биоценозом дрейссенид. В речной части водохранилища обилие видов-вселенцев было значительно выше, чем в озёрной. Отмечено увеличение численности двустворчатых моллюсков *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) и брюхоногих моллюсков *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) в сравнении с ранними исследованиями. Полученные результаты свидетельствуют о значительной роли чужеродных видов в формировании донных сообществ Горьковского водохранилища и необходимости дальнейшего мониторинга их распространения.

Ключевые слова: Верхняя Волга, чужеродные виды, зообентос, *Dikerogammarus villosus*.
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-02-16

Введение

Горьковское водохранилище – одно из крупнейших водохранилищ Верхней Волги, созданное в 1955–1957 гг. [Волга и её жизнь, 1978]. Оно относится к числу наибольших искусственных водоёмов европейской части России и играет ключевую роль в поддержании водного баланса региона и сохранении экосистем бассейна р. Волга. Под воздействием климатических изменений водохранилище становится уязвимым для проникновения чужеродных видов [Лазарева и др., 2018]. Большинство чужеродных видов в рассматриваемом водоёме является представителями Понто-Каспийской фауны [Мордухай-Болтовской, 1960].

История изучения видов-вселенцев в Горьковском водохранилище начинается с первых работ, выполненных в период его заполнения [Мордухай-Болтовской, 1961; Луферов, 1966]. Изучаемый водоём представляет собой нарушенную экосистему, и вселенцы, обладая широкой экологической пластичностью и высоким адаптационным потенциалом, легко внедряются в неё и занимают новые и свободные экологические ниши [Волга и её жизнь, 1978; Impact

of biological..., 2017]. В исследованиях, проведённых в последующие годы, отмечены изменения в видовом составе и обилии чужеродной фауны [Митропольский, 1978; Волков, 1978; Волга и её жизнь, 1978; Перова, 1992; Orlova et al., 2000; Перова, Щербина, 2002, 2003; Перова и др., 2018а, 2018б; Курина, Селезнёв, 2019]. Несмотря на это, многие современные данные остаются фрагментарными.

Вселение новых видов ведёт к изменению среды обитания и перестройке трофической сети, оказывая негативное влияние на местные природные сообщества и сокращая разнообразие аборигенной фауны [Leuven et al., 2009]. Появление нового обширного массива данных, собранных в 2021–2023 гг., делает необходимым уточнение современного состава вселенцев и комплексную оценку их роли в формировании структуры бентоса в условиях продолжающихся изменений экосистемы.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили пробы макрозообентоса, собранные на 18 станциях русловой зоны Горьковского водохранилища в июле 2021–2023 гг. (рис. 1).

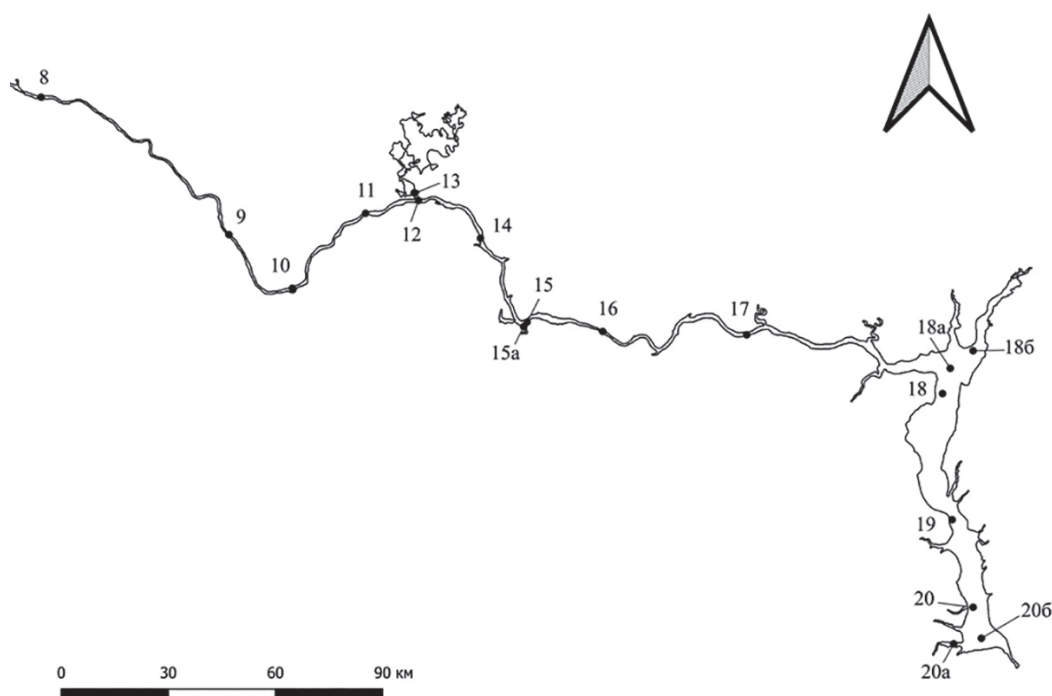


Рис. 1. Карта-схема отбора проб в Горьковском водохранилище: 8 – Рыбинск (Кобаево); 9 – Толга; 10 – Туношна; 11 – Красный Профинтерн; 12 – Сизема; 13 – Костромское расширение; 14 – ниже г. Кострома; полуразрез: 15 – Волгореченск, 15а – р. Шача (лодочная станция); 16 – Ниже г. Плѣс; 17 – ниже г. Кинешма; разрез: 18 – Юрьевец, 18а – центр разлива, 18б – Против устья Унжи; 19 – Пучеж; разрез: 20 – Чкаловск, 20а – Против устья р. Юг, 20б – Волга против плотины.

Таблица 1. Координаты станций обнаружения чужеродных видов

№ станции	Координаты
8. Рыбинск (Кобаево)	58° 02.260' N, 38° 56.680' E
9. Ниже г. Тутаев или выше г. Ярославль (Толга)	57° 41.760' N, 39° 49.260' E
10. Ниже г. Ярославль (Туношна)	57° 33.700' N, 40° 07.010' E
11. Красный Профинтерн	57° 44.960' N, 40° 27.510' E
12. Сизема	57° 46.870' N, 40° 42.300' E
13. Костромское расширение	57° 48.010' N, 40° 41.100' E
14. Ниже г. Кострома	57° 41.220' N, 40° 59.660' E
15. Волгореченск	57° 28.618' N, 41° 12.704' E
15а. р. Шача (лодочная станция)	57° 27.899' N, 41° 11.713' E
16. Ниже г. Плѣс	57° 27.200' N, 41° 33.870' E
20. Чкаловск	56° 45.216' N, 43° 17.572' E
20а. Против устья р. Юг	56° 39.582' N, 43° 12.139' E

Отбор производили посредством дночерпателя ДАК–250 с площадью захвата 1/40 м² по одному подъѐму грунта на каждой станции и ДАК–100 с площадью захвата 1/100 м² по два подъѐма грунта на лодочной станции. Глубина варьировала от 3 до 16 м в речной части и от 5 до 20 м в озѣрной. Грунты в речной части (ст. 8–17) представлены песками разной степени заиленности и ракушечником, а в озѣрной (ст. 18–20б) – преимущественно серым илом. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика..., 1975; Методы..., 2024]. Всего было исследовано 48 проб, из которых 31 проба относилась к речной части, 17 – к озѣрной. Чужеродные виды отмечены в 27 пробах на 12 станциях (табл. 1).

Результаты

Всего в 2021–2023 гг. в макрозообентосе Горьковского водохранилища выявлено 93 низших определяемых таксона (НОТ), из них 10 видов-вселенцев: четыре вида моллюсков, по два – ракообразных и олигохет, по одному – полихет и пиявок. Большая их

часть – представители Понто-Каспийского региона.

В донных сообществах зарегистрированы три вида двустворчатых моллюсков – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *D. bugensis* (Andrusov, 1897), *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) и один вид брюхоногих – *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) (табл. 2). Наиболее распространённый вид – *Dreissena polymorpha*. Этот моллюск в водохранилище выявлен на глубинах от 3 до 16 м, и его встречаемость в речном участке составляла 45%, а в озёрном – 12%. В большинстве случаев на глубинах от 5 до 16 м совместно с *D. polymorpha* отмечен близкородственный вид *D. bugensis*.

Ещё один представитель двустворчатых моллюсков – *Corbicula fluminea* был встречен только вблизи Костромской ГРЭС, аналогично данным предыдущих исследований [Перова и др., 2018а; Pryanichnikova et al., 2019; Voroshilova et al., 2021]. Данный вид зафиксирован на глубинах 3–4 м на песчаных илах. Несмотря на недавнее вселение в водоём (табл. 4), к 2021 г. численность популяции корбикулы увеличилась с 20 до 400 экз/м², а биомасса – с 1.62 до 1665.00 г/м².

Брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* зарегистрирован на шести станциях речной части водохранилища на глубинах от 4 до 14 м. Максимальные показатели обилия этого вида отмечены на песчаных грунтах (280 экз/м² и 15.12 г/м²), а также на ракушечнике, в биоценозе *D. polymorpha* (720 экз/м² и 29.44 г/м²).

Из полихет в Горьковском водохранилище нами отмечен только один вид – *Hypania invalida* (Grube, 1860). Этот вселенец выявлен на семи станциях речной части водохранилища на глубинах 4–16 м. В основном вид отмечен в био- и танатоценозе дрейссенид, хотя иногда его встречали и на заиленных песках и серых илах. В период исследования максимальные показатели обилия наблюдались на заиленном ракушечнике с преобладанием *D. polymorpha* (см. табл. 2). Полихета *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877), отмеченная ранее [Курина, Селезнёв, 2019], в период проведения исследования нами не выявлена.

Олигохеты-вселенцы в нашем исследовании представлены двумя видами: *Potamothrix vej dovskyi* (Hrabě, 1941) и *Psammoryctides moravicus* Hrabě, 1934. Они были обнаружены в 2021 г. и только в речной части (см. табл. 2). *P. vej dovskyi* зарегистрирован на ст. Рыбинск (Копаево) на глубине 7 м, а *P. moravicus* – на трёх станциях: Рыбинск (Копаево), ниже г. Кострома и Волгореченск, на глубинах 6–7 и 14 м. Оба представителя в качестве грунта предпочитали био- и танатоценоз дрейссены, однако показатели обилия оставались достаточно низкими (см. табл. 2). Один из недавно выявленных вселенцев – олигохета *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) [Перова и др., 2018б] нами не был отмечен.

Archaeobdella esmonti Grimm, 1876 за три года изучения бентоса Горьковского водохранилища был единственным представителем класса пиявок (см. табл. 2). Данный вид был встречен в речной части на шести станциях на глубинах 6–16 м, преимущественно в био- и танатоценозах дрейссенид, и иногда на песчаных грунтах. В 2021 г. она зарегистрирована в озёрной зоне на глубине 7 м на серых илах. Максимальные показатели численности и биомассы зафиксированы в биоценозе дрейссенид с преобладанием *D. polymorpha* (см. табл. 2). *Caspiobdella fadejewi* (Erstein, 1961) [Перова, Щербина, 2002] нами не была выявлена.

Среди вселенцев-амфипод отмечено только два вида: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Dikerogammarus villosus* Eichwald, 1841. Первый вид зафиксирован возле ст. Рыбинск (Копаево) и ст. ниже г. Плёс в 2023 г. на глубине 7 м. Второй вид – *D. villosus* впервые зарегистрирован для Горьковского водохранилища в 2021 г. на станции ниже г. Плёс (57°27.200', 41°33.870') на глубине 14 м. Оба вида ракообразных в качестве местообитания предпочитали ракушечник, однако наибольшую численность *G. fasciatus* фиксировали на песках (см. табл. 2). Ранее указанные для водохранилища *Dikerogammarus haemobaphes* Eichwald, 1841, *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896) (синоним *Pontogammarus obesus*), *Pontogammarus sarsi* (Sowinskyi, 1898) [Лыфферов, 1966; Мордухай-Болтовской, 1961; Волга и её жизнь, 1978] в рассматриваемый период не были встречены.

Таблица 2. Популяционные характеристики видов-вселенцев в Горьковском водохранилище в 2021–2023 гг.

Вид	Год	N , экз/м ²		B , г/м ²		P , %	
<i>Dreissena polymorpha</i>	2021	$\frac{802 \pm 506}{120-7480}$		$\frac{274.6 \pm 177.4}{0.2-1476.0}$		50	
	2022	$\frac{893 \pm 656}{40-6640}$	$\frac{160 \pm 226}{320}$	$\frac{150.9 \pm 82.5}{2.9-941.5}$	$\frac{62.0 \pm 88.0}{124.0}$	55	50
	2023	$\frac{845 \pm 582}{200-4900}$	$\frac{40 \pm 43}{280}$	$\frac{297.0 \pm 182.1}{72.4-2862.0}$	$\frac{198.0 \pm 214.0}{1388.8}$	36	14
<i>Dreissena bugensis</i>	2021	$\frac{144 \pm 109}{160-1040}$		$\frac{188.2 \pm 130.9}{204-1222}$		30	
	2022	$\frac{171 \pm 171}{80-1800}$	$\frac{160 \pm 226}{400}$	$\frac{0.5 \pm 0.4}{2.0-3.3}$	$\frac{62.0 \pm 88.0}{120-7480}$	18	50
	2023	$\frac{36 \pm 38}{400}$	$\frac{40 \pm 43}{680}$	$\frac{86.6 \pm 90.9}{952.8}$	$\frac{207.0 \pm 224.0}{1449.6}$	9	14
<i>Corbicula fluminea</i>	2021	$\frac{40 \pm 42}{400}$		$\frac{165.5 \pm 174.5}{1655}$		10	
	2022	$\frac{18 \pm 19}{200}$		$\frac{94.1 \pm 98.7}{1035}$		9	
	2023	$\frac{9 \pm 10}{100}$		$\frac{55.6 \pm 58.4}{612}$		9	
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	2021	$\frac{8 \pm 6}{40}$		$\frac{0.5 \pm 0.5}{0.5-4.5}$		20	
	2022	$\frac{74 \pm 68}{40-720}$		$\frac{3.3 \pm 2.8}{0.1-29.4}$		27	
	2023	$\frac{33 \pm 27}{80-280}$		$\frac{1.7 \pm 1.5}{3.7-15.1}$		18	
<i>Hypania invalida</i>	2021	$\frac{788 \pm 489}{640-4680}$		$\frac{6.1 \pm 3.4}{4.0-32.2}$		40	
	2022	$\frac{568 \pm 330}{50-3360}$		$\frac{2.5 \pm 1.1}{0.8-10.5}$		55	
	2023	$\frac{222 \pm 165}{200-1720}$		$\frac{0.7 \pm 0.5}{1.3-4.6}$		27	
<i>Archaeobdella esmonti</i>	2021	$\frac{56 \pm 55}{40-520}$	$\frac{6 \pm 6}{40}$	$\frac{1.1 \pm 1.1}{0.04-10.6}$	$\frac{0.001 \pm 0.002}{0.01}$	20	14
	2022	$\frac{76 \pm 75}{40-440}$		$\frac{0.83 \pm 0.53}{0.1-5.9}$		36	
	2023	$\frac{18 \pm 15}{40-160}$		$\frac{0.2 \pm 0.1}{0.2-1.5}$		18	
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	2023	$\frac{95 \pm 67}{480-560}$		$\frac{0.1 \pm 0.1}{0.6}$		9	
<i>Dikerogammarus villosus</i>	2021	$\frac{4 \pm 4}{40}$		$\frac{0.004 \pm 0.004}{0.01}$		9	
<i>Potamothenis vejvodskyi</i>	2021	$\frac{4 \pm 4}{40}$		$\frac{0.002 \pm 0.002}{0.02}$		9	
<i>Psammoryctides moravicus</i>	2021	$\frac{44 \pm 30}{40-280}$		$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1-0.36}$		30	

Примечание: в столбцах «встречаемость», «численность» и «биомасса» данные, разделённые вертикальной чертой, соответствуют речной (слева) и озёрной (справа) частям. Для всех остальных показателей приведены значения только для речной части. В ячейках таблицы над горизонтальной чертой указано среднее значение, под чертой – минимальное и максимальное.

В 2021–2023 гг. виды-вселенцы в макрозообентосе речного участка Горьковского водохранилища в среднем формировали $31 \pm 6\%$ общей численности и $53 \pm 8\%$ общей биомассы. Также численно весомый вклад вносили аборигенные виды – личинки хирономид и олигохеты (рис. 2).

В местах своего обитания структурообразующую роль в формировании донных сообществ играла *Dreissena polymorpha* ($30 \pm 7\%$ численности и $62 \pm 8\%$ биомассы). При этом обилие близкородственного вида *D. bugensis* составляло всего $6 \pm 2\%$ численности и

$30 \pm 10\%$ биомассы. С биоценозом, формируемым полиморфной дрейссеной, неразрывно связано обилие полихеты-вселенца *Hypnia invalida* ($r = 0.66$ для численности и $r = 0.63$ для биомассы при $p < 0.05$). Её вклад в общую численность и биомассу бентоса составлял $26 \pm 6\%$ и $10 \pm 4\%$ соответственно. Другие виды-вселенцы имели небольшую представленность: $12 \pm 3\%$ общей численности и $29 \pm 10\%$ от общей биомассы.

В 2021–2023 гг. доля видов-вселенцев в макрозообентосе озёрного участка Горьковского водохранилища была невелика и со-

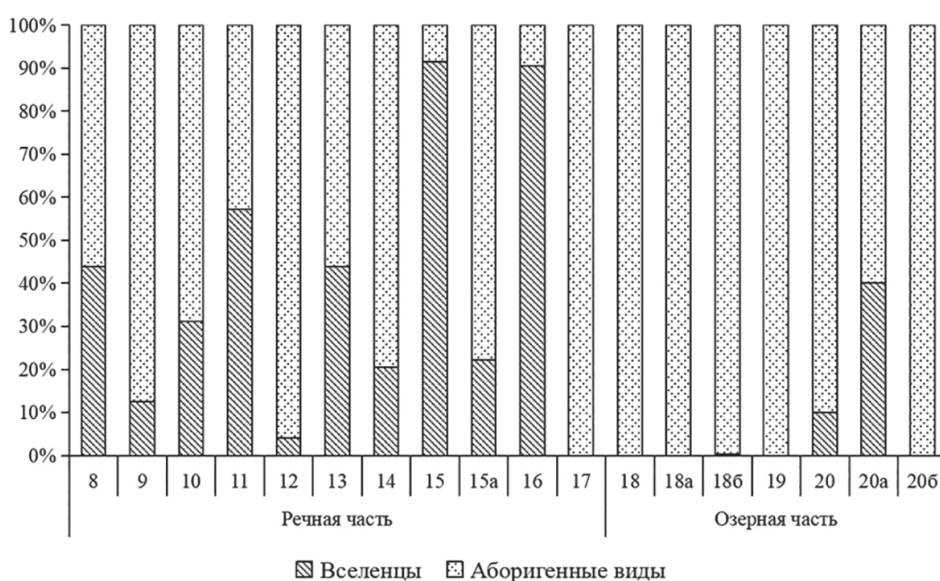


Рис. 2. Вклад чужеродных и аборигенных видов в формирование численности макрозообентоса Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг.

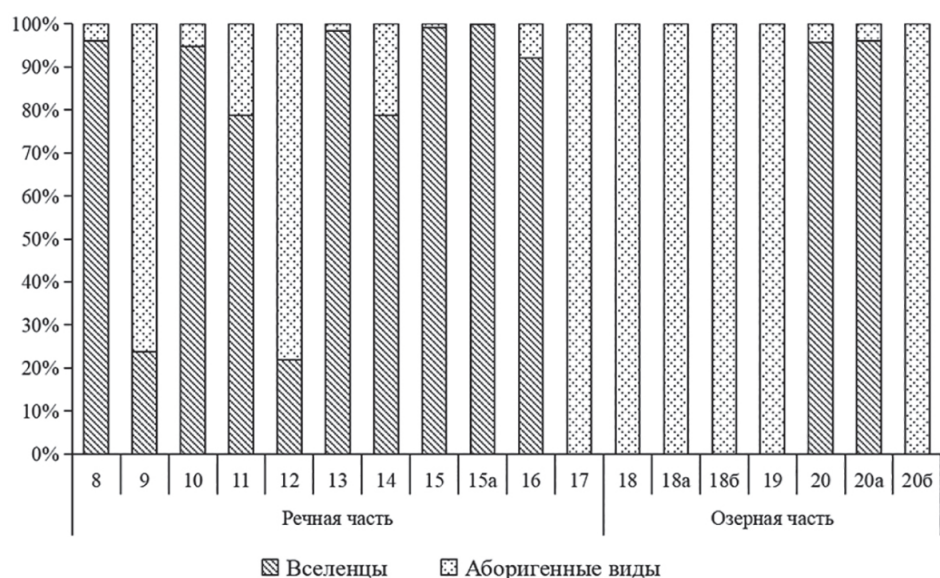


Рис. 3. Вклад чужеродных и аборигенных видов в формирование биомассы макрозообентоса Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг.

Таблица 3. Представленность видов-вселенцев в доминантном комплексе макрозообентоса Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг.

	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	18a	18б	19	20	20a	20б
<i>Archaeobdella esmonti</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Corbicula fluminea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dreissena bugensis</i>	+	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Dreissena polymorpha</i>	+	–	–	+	–	+	+	+	–	+	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Hypania invalida</i>	–	–	–	+	+	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

ставляла $7\pm 5\%$ общей численности и $12\pm 9\%$ общей биомассы. Существенный вклад в формирование обилия макрозообентоса вносили местные виды – личинки хирономид и олигохеты (см. рис. 2 и 3). Однако в донных сообществах с присутствием вселенцев по обилию значительно доминировали дрейссениды. При этом доля *Dreissena bugensis* ($34\pm 14\%$ по численности и $63\pm 5\%$ по биомассе) была выше, чем таковая для *D. polymorpha* ($18\pm 2\%$ и $34\pm 13\%$ соответственно).

В 2021–2023 гг. на речном участке Горьковского водохранилища виды-вселенцы входили в доминантные комплексы донных сообществ на большинстве станций (табл. 3). Доминирующую роль играла *Dreissena polymorpha* и виды, ассоциированные с её биоценозом – *Dreissena bugensis*, *Archaeobdella esmonti*, *Hypania invalida*. На части станций к доминантам относились *Lithoglyphus naticoides* и *Corbicula fluminea*.

На озёрном участке водохранилища среди видов-вселенцев в состав доминантных комплексов входили исключительно представители дрейссенид. Хотя их количественные показатели были ниже, чем на речном участке (см. табл. 2), они также выступали в роли доминирующих таксонов.

Обсуждение

Всего в Горьковском водохранилище с момента его заполнения (1955–1957 гг.) и до настоящего времени обнаружено 16 видов-вселенцев из трёх типов (Mollusca, An-

nelida, Arthropoda), пяти классов (Bivalvia, Gastropoda, Clitellata, Polychaeta, Malacostraca) и восьми семейств (Dreissenidae, Cyrenidae, Lithoglyphidae, Naididae, Erpobdellidae, Ampharetidae, Micrurpodidae, Gammaridae) (см. табл. 4).

Особую роль в формировании макрозообентоса играют так называемые виды-инженеры экосистем [Crooks, 2002]. Они способны напрямую или косвенно контролировать доступность ресурсов, преобразовывать среду обитания и тем самым значительно менять облик сообщества-реципиента. Обычно такие виды отличаются высокой численностью и привносят в экосистему ранее отсутствовавшие в ней свойства.

В ходе исследования отмечена пространственная неоднородность в распределении чужеродной фауны – более высокая доля вселенцев в речной части водохранилища по сравнению с озёрной. Вероятно, это обусловлено комплексом абиотических и биотических факторов. Речной участок характеризуется более высокими скоростями течения, плотными субстратами и, как следствие, лучшими условиями для развития дрейссенид – видов-инженеров экосистемы [Каратаев и др., 1994б; Законнов и др., 2017; Вострякова и др., 2019]. Формируемые ими биоценозы создают благоприятную среду для видов-консортов (*Hypania invalida*, *Archaeobdella esmonti*), что и приводит к их высокой численности и биомассе.

В озёрной же части, с её замедленным течением и высокой степенью заиливания

грунтов, условия для дрейссенид, особенно *D. polymorpha*, менее благоприятны. Хотя *D. bugensis* здесь доминирует среди вселенцев, её количественное развитие и соответственно её средообразующая роль значительно ниже. Это ограничивает и возможности для формирования консортивных сообществ вселенцев. В результате экологические ниши здесь в большей степени заняты аборигенными видами. Постоянным доминантом на протяжении всех лет исследования был *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862, обилие которого может служить индикатором высокого содержания органического вещества в грунтах и эвтрофирования водоёма [Ивичева, 2019; Сигарева и др., 2020]. Ещё один постоянный вид доминантных комплексов – *Chironomus f. l. plumosus*, устойчивый к дефициту растворённого кислорода [Каширская и др., 1983; Воробьёв и др., 2008], зачастую наблюдаемому в озёрной части водохранилища [Лазарева и др., 2018].

Один из наиболее распространённых чужеродных видов макрозообентоса Горьковского водохранилища – *Dreissena polymorpha*. В изучаемом водоёме *D. polymorpha* фиксируется с его образования. Согласно части исследований, моллюск впервые вселился в бассейн Волги в первые годы создания водохранилища благодаря транспортировке на судах из Понто-Каспийского региона [Волга и её жизнь, 1978]. Однако существует другая точка зрения, согласно которой указанный вид проник в водосбор значительно раньше и длительное время сохранялся в малых количествах как в самой Волге, так и в её притоках [Бенинг, 1924; Mineeva et al., 2022; Vinarski, 2023]. Исконно р. Волга определялась высоким уровнем содержания гуминовых веществ, значительным количеством взвесей, низким содержанием растворённого кальция, интенсивностью половодий и высокими скоростями водного потока, что обуславливало неблагоприятные условия для существования *D. polymorpha* [Бенинг, 1924; Каратаев и др., 1994б; Старобогатов, Андреева, 1994]. Образование водохранилища в середине 1950-х годов существенно улучшило гидрологические и гидрохимические показатели среды обитания, способствуя массовой повторной инвазии дрейссены из

мелких притоков в новообразованный водоём, где на сегодняшний день этот организм заселил обширные площади.

D. polymorpha, развиваясь на различных субстратах, создаёт своеобразные условия обитания для других гидробионтов. Развиваясь в огромных количествах, дрейссена образует многочисленные убежища, даёт пищу детритофагам, а кроме того, улучшает кислородные условия за счёт активной фильтрации [Каратаев и др., 1994а].

Ещё один представитель дрейссенид – *D. bugensis* обитает совместно с широко распространённой *D. polymorpha*, выполняя аналогичную роль эдификатора биоценозов. Отличительной чертой экологии *D. bugensis* служит предпочтение участков водоёма с заиленным грунтом и замедленным течением воды, а также повышенная устойчивость к дефициту растворённого кислорода [Мороз, 1980; Zhulidov et al., 2005; Farr, Payne, 2010]. Благодаря указанным особенностям именно этот вид преобладает в озёрной части Горьковского водохранилища.

Другие чужеродные виды макрозообентоса преимущественно консорты биоценоза дрейссенид. Так, сильные корреляции наблюдаются между количеством *D. polymorpha* и *Hypania invalida* ($r = 0.61, p < 0.05$) и *Archaeobdella esmonti* ($r = 0.46, p < 0.05$), *D. bugensis* и *Hypania invalida* ($r = 0.48, p < 0.05$), а также между *D. polymorpha*+*D. bugensis* и *Archaeobdella esmonti* ($r = 0.46, p < 0.05$) и *Hypania invalida* ($r = 0.60, p < 0.05$). Гипания – это детритофаг-собирающий, она в друзах дрейссен находит себе пищу и строительный материал для трубок [Киселёва, 2004]. Наибольшая численность и биомасса полихет наблюдалась в биоценозе с преобладанием *D. polymorpha*, как и в других волжских водохранилищах [Яковлева, Яковлев, 2010; Пряничникова, 2015б]. *A. esmonti* – хищная пиявка, предпочитающая мелких полихет, и её появление в Горьковском водохранилище, вероятно, связано именно с заселением *Hypania invalida* [Баканов, 1993]. Так же, как и в других водохранилищах Верхней Волги, она достигает максимальных показателей обилия именно в биоценозе дрейссенид [Перова и др., 2018б].

Таблица 4. Виды-вселенцы макрозообентоса Горьковского водохранилища 1955–2023 гг.

Вид	Нативный ареал	1955–1959	1960–1969	1971–1976	1981–1987	1989–1995	1997–2005	2015–2016	2021–2023
Моллюски									
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	Понто-Каспийский регион [Старобогатов, Андреева, 1994]	[Волга и её жизнь, 1978]	[Архивные данные]	[Скальская, 1976; Митропольский, 1978; Волков, 1978]	–	[Перова, 1992; Перова, Щербина, 2002]	–	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	Нижние (эстуарные) участки русла р. Южный Буг и дельту Днестра [Sop, 2007]	–	–	–	–	–	[Orlova et al., 2000]	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Corbicula fluminea</i> (Müller, 1774)	Юго-Восточная Азия [Ргуачиникова et al., 2019]	–	–	–	–	–	–	[Перова и др., 2018а, 2018б]	+
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Pfeiffer, 1828)	Реки бассейна северо-запада Чёрного моря и Дуная, на запад до города Регенсбург (Германия) [Тютин, Слынько, 2008]	–	–	–	–	–	[Тютин, Слынько, 2008]	[Перова и др., 2018а, 2018б]	+
Полихеты									
<i>Hydraria invalida</i> (Grube, 1860)	Понто-Каспийский регион [Киселёва, 2004]	–	–	–	–	[Перова, Щербина, 2002]	–	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Hydrariola kowalewskii</i> Grimm, 1877	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	–	–	–	–	–	–	[Курина, Селезнёв, 2019]	–
Пиявки									
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	Понто-Каспийский регион [Скальская, 2008]	–	–	–	–	–	[Скальская, 2010]	[Перова и др., 2018а, 2018б]	–
<i>Caspiobdella fadjevii</i> (Erpstein, 1961)	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	–	–	+	[Лапкина и др., 2002]	[Перова, Щербина, 2002]	–	–	–

Олигохеты									
<i>Quistadrilus multisetosus</i> (Smith, 1900)	Северная Америка [Пряничникова и др., 2017]	-	-	-	-	-	-	[Перова и др., 2018а, 2018б]	-
<i>Potamothrix vejdoskyi</i> (Hrabě, 1941)	Понто-Каспийский регион [Finogenova, Roddubnaja, 1990]	-	-	[Митропольский, 1978; Волков, 1978]	[Перова, 1992]	[Перова, 1992]	-	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Psammocystides moravicus</i> Hrabě, 1934	Понто-Каспийский регион [Экологические проблемы..., 2001]	-	-	-	-	[Перова, Щербина, 2002]	-	-	+
Амфиподы									
<i>Dikergammarus haemobaphes</i> Eichwald, 1841	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	-	[Луферов, 1966]	-	-	-	-	-	-
<i>Dikergammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	Понто-Каспийский регион [Самые опасные..., 2018]	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Gmelinoidea fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	Байкал [Митропольский, 1978]	-	[Перова, Щербина, 2002]	[Митропольский, 1978; Волков, 1978]	-	-	-	-	+
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	-	[Волга и её жизнь, 1978]	-	-	-	-	-	-
<i>Pontogammarus sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	[Мордухай-Болговской, 1961]	-	-	-	-	-	-	-

Моллюск *Corbicula fluminea* впервые был выявлен вблизи Волгореченска, в зоне воздействия сбросных тёплых вод Костромской ГРЭС [Pryanichnikova et al., 2019]. Здесь сформировались оптимальные условия, позволяющие данному виду успешно развиваться и увеличивать свою популяционную плотность. Несмотря на локализацию моллюска исключительно на одной станции, динамика роста численности свидетельствует о его натурализации. Вероятнее всего, на увеличение популяции положительно влияет повышение летних среднемесячных температур в регионе [<https://world-weather.ru/pogoda/russia/kostroma/>]. В сочетании с наблюдаемым повышением общей температуры воздуха в регионе *Corbicula fluminea* обладает значительным потенциалом расселения в Горьковском водохранилище вплоть до г. Кинешма, куда доходит тепловой шлейф ГРЭС [Экологические проблемы..., 2001], так как данный вид на начальных этапах своего расселения предпочитает обитать в подогретых водах [Karatayev et al., 2005].

Lithoglyphus naticoides – фитофаг, потребляющий диатомовых водорослей, мелкие остатки водорослей и растений [Яковлев и др., 2009]. В сравнении с 2015 г. численность моллюска увеличилась [Перова и др., 2018а], что может свидетельствовать о его натурализации в Горьковском водохранилище. Важно отметить, что *L. naticoides* ассоциирован с паразитическими трематодами, которые могут представлять угрозу для рыбных ресурсов [Тютин, Слынько, 2008]. Поэтому дальнейшее изучение распространения и влияния этого моллюска на экосистему водохранилища имеет важное значение для оценки потенциальных рисков для рыбного хозяйства.

Gmelinoides fasciatus – эврифаг со смешанным типом питания [Березина, Максимов, 2016]. Данный вид был интродуцирован в водохранилище в 1962–1964 гг. [Июффе, 1968]. Согласно литературным данным, в 90-е годы вид встречался единично, после чего в начале 2000-х годов последовала вспышка численности и биомассы [Перова, Щербина, 2002]. Важным методологическим аспектом является сезон отбора проб. Ранние исследования проводились в осенний период, когда

G. fasciatus мигрирует на зимовку в биоценоз дрейссены [Пряничникова, 2012]. В отличие от них пробы для данного исследования были отобраны в летний период, когда рачок обитает на мелководье, не охватываемом текущей сеткой станций. Поскольку *G. fasciatus* является видом, ассоциированным с дрейссенидами, на его представленность может влиять наблюдаемое с 2006 г. сокращение обилия этих моллюсков в Горьковском водохранилище [Пряничникова, 2015а; Перова и др., 2018б]. При этом в прибрежной зоне, где вид-вселенец входит в состав доминантных комплексов, он продолжает сохранять значительные показатели обилия [Курина, Селезнёв, 2019].

Dikerogammarus villosus – эврифаг, поедающий детрит, растительные остатки и других беспозвоночных. Заселяет преимущественно пески, валуны, друзы *D. polymorpha*, а также встречается на растительности [Gusev et al., 2017]. В Горьковском водохранилище отмечен впервые в 2021 г. в биоценозе дрейссены в ходе настоящего исследования. Стоит отметить, что самцы данного вида отличаются большой прожорливостью и могут убивать беспозвоночных, икру рыб и даже её молодь [Самые опасные..., 2018]. Появление *D. villosus* в водоёме требует дальнейшего контроля, поскольку его натурализация может привести к существенным изменениям в составе донных сообществ и к изменению их биоразнообразия.

Potamothrix vejdoskyi и *Psammoryctides moravicus*, как и другие представители тубифицин, по типу питания – детритофаги [Монаков, 1998]. Их обитание в биоценозе дрейссены обусловлено наличием большого количества агглютинатов, обогащённых органикой [Каратаев и др., 1994б; Пряничникова, 2012].

Анализ результатов исследования показал, что, несмотря на значительную представленность вселенцев в макрозообентосе Горьковского водохранилища, некоторые ранее зарегистрированные чужеродные виды не были выявлены. Это может быть связано со спецификой отбора материала, сезонными колебаниями численности или экологическими особенностями самих видов.

Например, одним из вселенцев, отсутствие которых в сборах может объясняться их экологическими особенностями, является *Caspiobdella fadejewi* – кровососущая пиявка, происходящая из Понто-Каспийских регионов [Яковлева и др., 2009], которая в большей степени встречается на леще, в меньшей – на щуке, густере, плотве, синце, налиме, судаке, окуне, ерше и др. [Лапкина и др., 2002]. Первая официальная регистрация вида в акватории относится к 1987 г. [Перова, Щербина, 2002]. Тем не менее анализ паразитологических публикаций свидетельствует о более раннем проникновении данной пиявки. Согласно этим источникам, в период 1973–1976 гг. вид уже присутствовал в Костромском расширении, однако ошибочно идентифицировался как *Piscicola geometra* [Лапкина и др., 2002]. Последняя регистрация вида в водохранилище относится к 1995 г. [Перова, 2004]. Однако незафиксированный в пробах вид может присутствовать в водохранилище. Это связано с тем, что в паразитологических работах до сих пор отмечается высокая заражённость рыбы данным паразитом [Новак, 2010]. Кроме того, ранее вид отмечался на мелководье, а текущая сетка станций его не охватывает. Вместе с тем его отсутствие в глубоководной зоне водохранилища в течение 2021–2023 гг. можно рассматривать как индикатор загрязнения вод [Лапкина, Комов, 1983].

Полихета *Hypaniola kowalewskii* относится к Понто-Каспийской фауне [Яковлева и др., 2009], впервые обнаружена в Горьковском водохранилище в 2016 г. [Курина, Селезнёв, 2019]. Несмотря на отсутствие в наших пробах, возможно присутствие небольшого количества особей в водохранилище, однако численность популяции явно уступает другому виду – *H. invalida*. Подобная ситуация наблюдается и в Куйбышевском водохранилище, где представленная полихета также обнаруживается крайне редко [Яковлева и др., 2009].

Олигохета *Quistadrilus multisetosus* – североамериканский вид, широко распространённый в расположенном выше по течению Рыбинском водохранилище, где его массовое развитие служит индикатором эвтрофирования [Schloesser et al., 1995; Перова и др.,

2018a]. В Горьковском водохранилище вид впервые отмечен относительно недавно, ориентировочно в 2015 г. Однако, в отличие от Рыбинского водохранилища, обилие олигохеты было незначительным [Перова и др., 2018a]. Данный вид предпочитает грунты с высоким содержанием органического вещества [Carter et al., 2006]. Поэтому ограничением в распространении может служить меньшая заиленность грунтов в сравнении с вышележащим водоёмом [Законнов и др., 2015, 2017]. Кроме того, стоит отметить, что первоначально особи могли ошибочно определяться как *Spirosperma ferox* Eisen, 1879.

Переходя к следующей группе видов-вселенцев из отряда Amphipoda, стоит отметить, что их выявление в макрозообентосе имеет некоторые особенности. Во-первых, большинство амфипод обитает в придонном слое воды и относится к организмам нектобентоса. Для полноценного изучения данного компонента донных сообществ рекомендуется использование скребков или сачков, поскольку дночерпатели показывают низкую эффективность [Брискина, 1939; Методика..., 1975]. Во-вторых, максимальные показатели обилия ракообразных отмечают в местах произрастания водных растений [Курина, Селезнёв, 2019]. Поскольку исследование было сосредоточено на глубоководных станциях, объекты, занимающие прибрежные зоны, остаются недоучтёнными, что потенциально снижает полноту представленной картины разнообразия.

Dikerogammarus haemobaphes – представитель Понто-Каспийского комплекса [Яковлева и др., 2009]. Первые регистрации относятся к началу функционирования водохранилища (1960-е годы) [Луферов, 1966]. Данный вид ранее встречался среди растительности береговой зоны до заполнения водохранилища, однако не смог приспособиться к созданным условиям [Волга и её жизнь, 1978].

Pontogammarus sarsi – Понто-Каспийский вид [Яковлева и др., 2009], в Горьковском водохранилище зарегистрирован сразу после начала его эксплуатации, в 1956 г. [Мордухай-Болтовской, 1961]. Как и *D. haemobaphes*, встречался в Волге до сооружения на ней

каскада водохранилищ. Тем не менее последующими наблюдениями установлено, что вид был вытеснен *Gmelinoides fasciatus* [Кравченко, Шахматова, 1984].

Obesogammarus obesus – Понто-Каспийский вселенец [Яковлева и др., 2009]. Согласно литературным данным, исторический ареал данного вида в Волжском бассейне не достигал Нижнего Новгорода, однако отмечался вблизи Ульяновска и Куйбышева [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. После заполнения Горьковского водохранилища в 1961 г. были найдены единичные экземпляры *O. obesus* [Луферов, 1966]. Однако вскоре вид-вселенец утратил свою конкурентоспособность перед интродуцированным *Gmelinoides fasciatus* и перестал встречаться в донных сообществах [Волга и её жизнь, 1978].

Заключение

В донных сообществах Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг. зарегистрировано 10 видов-вселенцев из трёх типов (Mollusca, Annelida, Arthropoda). Основу таксономического богатства чужеродной фауны составляли представители Понто-Каспийского региона. Виды-вселенцы играли ключевую роль в формировании структуры макрозообентоса, особенно в речной части, где их доля в среднем достигала 31% общей численности и 53% общей биомассы. Значительный вклад в формирование обилия вносили моллюски р. *Dreissena* и полихета *Hypania invalida*. Установлено, что большинство вселенцев тесно связаны с биоценозом дрейссенид, образуя с ними консортивный комплекс. Выявлена пространственная неоднородность видов-вселенцев: в речной части их доля выше благодаря дрейссенидам – основным «инженерам», создающим условия для консортов. В озёрной части вклад чужеродных видов незначителен из-за заиливания, здесь доминируют аборигенные виды (*L. hoffmeisteri*, *Ch. f. l. plumosus*). Впервые для водохранилища отмечена амфипода *Dikerogammarus villosus*. При натурализации данный вид вызывает значительные изменения в структуре донных сообществ, в связи с чем следует и в дальнейшем отслеживать динамику его обилия. Таким образом, виды-вселенцы и, прежде всего,

дрейссениды как структурообразующий элемент являются неотъемлемым компонентом макрозообентоса Горьковского водохранилища, существенно влияя на формирование численности, биомассы и пространственной структуры донных сообществ.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность команде НИС «Академик Топчиев» за помощь в сборе материала, сотрудникам лаборатории экологии водных беспозвоночных за помощь и поддержку, а также всем, кто прямо или косвенно способствовал выполнению данной работы.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109-1.

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

- Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (Arhynchobdellea, Nerpobdellidae) в волжских водохранилищах // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, № 6. С. 135–137.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов: Сарполиграфпром, 1924. 398 с.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 409–426. DOI: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.
- Брискина М.М. Инструкция для сбора и первичной обработки бентоса. М.: ВНИРО, 1939. 28 с.
- Волга и её жизнь / под общ. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Л.: Наука. 1978. 348 с.
- Волков В.В. Зооценозы Горьковского водохранилища // Известия ГосНИОРХ. 1978. № 135. С. 121–137.

- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А., Лушников С.В., Ступакова Л.П. К вопросу устойчивости *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta, Tubificidae) к нефтяному загрязнению // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2 (3). С. 83–88.
- Вострякова Д.В., Капустин И.А., Мольков А.А., Ермаков С.А. Натурные исследования характеристик руслового и ветрового течений в южной части Горьковского водохранилища // Научные проблемы водного транспорта. 2019. № 61. С. 11–18.
- Законнов В.В., Костров А.В., Законнова А.В. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 4. Роль берегозащиты в формировании донных отложений Горьковского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2017. № 4. С. 60–74.
- Законнов В.В., Литвинов А.С., Законнова А.В. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 2. Результаты мониторинга донных отложений и последствия понижения уровня Рыбинского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2015. № 4. С. 21–35.
- Ивичева К.Н. Зообентос притоков Верхней Сухоны в условиях антропогенного влияния на их водосборы: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2019. 142 с.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П., Афанасьев С.А., Бурлакова Л.Е., Закутский В.П., Ляхов С.М., Мирошниченко М.П., Мороз Т.Г., Некрасова М.Я., Нечваленко С.П., Скальская И.А., Харченко Т.Г., Протасов А.А. Место вида в биоценозах // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М.: Наука, 1994а. С. 180–194.
- Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарёва В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигин Ю.В., Протасов А.А., Тишиков Г.М. Условия обитания // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М.: Наука, 1994б. С. 109–119.
- Каширская Е.В., Тодераш И.П., Панкратова В.Я. Биохимия и физиология // Мотыль: систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. С. 127–147.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с.
- Кравченко А.А., Шахматова Р.А. Донная фауна Горьковского водохранилища // Наземные и водные экосистемы / под ред. В.С. Петрова. Горький: ГГУ, 1984. С. 42–48.
- Курина Е.М., Селезнёв Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса Понто-Каспийского и Понто-Азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71. DOI:10.1134/S0367059719010050
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 81 (84). С. 47–84.
- Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свирский А.М. Заражённость рыб пиявками (сем. Piscicolidae) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36, № 2. С. 132–139.
- Лапкина Л.Н., Комов В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejewi* в волжских водохранилищах // Паразитология. 1983. Т. 17, № 1. С. 70–72.
- Луферов В.П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоёмов / под ред. Б.С. Кузина. М.; Л.: Наука, 1966. С. 16–20.
- Методика изучения биогеоценозов / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. С. 158–178.
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод / под ред. А.В. Крылова и др. Борок, Ярославская обл.: ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971–1973 гг. // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1978. № 38. С. 38–43.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 1998. 321 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Труды института биологии водохранилищ АН СССР. 1961. Т. 4, № 7. С. 49–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменение в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические производственные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–82.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Новак А.И. Инвазии рыб в водоёмах с различными экологическими условиями // Российский паразитологический журнал. 2010. № 2. С. 6–10.
- Перова С.Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.
- Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: информационный бюллетень. 1992. № 94. С. 34–40.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н. Появление и распределение вселенцев в макрозообентосе

- водохранилищ Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2018а. № 4. С. 41–52.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018б. Вып. 82. С. 52–66.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазийных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: мат. Российско-американского симпозиума. Борок, 2003. С. 188–192.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. 2002. № 3. С. 55–64.
- Погода в Костроме. URL: <https://world-weather.ru/pogoda/russia/kostroma/> (дата обращения: 10.12.2024).
- Пряничникова Е.Г. Дрейссениды (Mollusca, Dreissenidae) Верхневолжских водохранилищ // Поволжский экологический журнал. 2015а. № 1. С. 64–71.
- Пряничникова Е.Г. Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. 2015б. № 1. С. 72–79.
- Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 179 с.
- Пряничникова Е.Г., Перова С.Н., Семерной В.П. Нахождение *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) (Oligochaeta: Tubificidae) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2017. № 3. С. 88–90. DOI:10.7868/S0320965217030123
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП–100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сигарева Л.Е., Перова С.Н., Тимофеева Н.А. Многолетняя динамика макрозообентоса и растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Известия РАН. 2020. № 1. С. 77–84.
- Скальская И.А. Беспозвоночные-вселенцы в перифитоне и бентосе верхневолжских водохранилищ (обзор) // Биология внутренних вод. 2008. № 2. С. 62–73.
- Скальская И.А. Заселение дрейссеной (*Dreissena polymorpha* Pallas) новых субстратов Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1976. № 31. С. 30–34.
- Скальская И.А. О базе данных «Freshwater Invasion» // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 467–473.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал и его история // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. С. 47–55.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2008. Т. 1, № 1. С. 51–58.
- Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А.И. Копылова. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2, № 1. С. 50–65.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 2. С. 97–111.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учен. зап. Казанского ун-та. Серия: Естественные науки. 2009. Т. 151. С. 231–243.
- Carter G.S., Nalepa T.F., Rediske R.R. Status and trends of benthic populations in a coastal drowned river mouth lake of Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research. 2006. Vol. 32, no. 3. P. 578–595. DOI: 10.3394/0380-1330(2006)32[578:SATOBV]2.0.CO;2
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. Vol. 97, no. 2. P. 153–166. DOI:10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x
- Farr M.D., Payne B.S. Environmental habitat conditions associated with freshwater dreissenids // Aquatic Nuisance Species Research Program. 2010. 32 pp.
- Finogenova N.P., Poddubnaja T.L. One more revision of the genus *Potamothrix* Vejdovsky et Mrázek, 1902 (Oligochaeta, Tubificidae). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, 1990. Vol. 117, P. 55–83.
- Gusev A.A., Guseva D.O., Sudnik S.A. New Record of the Ponto-Caspian Gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the Southeastern Part of the Baltic Sea (Kaliningrad oblast, Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8, no. 3, P. 218–225. DOI: 10.1134/S2075111717030055
- Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services / Ed. M. Vila, P. Hulme // Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 12. Switzerland: Springer International Publishing, 2017. P. 354.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems. Dordrecht: Springer. 2005. P. 239–262. DOI: 10.1007/1-4020-3030-4_14
- Leuven R.S.E.W., Van der Velde G., Baijens I., Snijders J., Van der Zwart Ch., Lenders H.J.R., Bij de Vaate A. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species // Biological invasions. 2009. Vol. 11, no. 9. P. 1989–2008.
- Mineeva N., Lazareva V., Litvinov A., Stepanova I., Chuiko G., Papchenkov V., Korneva L., Shcherbina G., Pryan-

- ichnikova E., Perova S., Gerasimov Y., Karabanov D., Levin B., Borovikova E., Voroshilova I., Tsvetkov A., Okhupkin A., Shurganova G., Dvinskikh S., Noskov V., Kitaev A., Alexevnina M., Istomina A., Presnova E., Seletkova E., Baklanov M., Zinov'ev E., Schletterer M. The Volga River // *Rivers of Europe* / Ed. K. Tockner. Elsevier, 2022. P. 27–79.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO'2000 Meeting: Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 194.
- Pryanichnikova E.G., Voroshilova I.S., Sabitova R.Z. Introduction of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae) in the Volga River Basin // *Inland Water Biology*. 2019. Vol. 12, no. 1. P. 95–97. DOI: 10.1134/S032096521903015X
- Schloesser D.W., Reynoldson T.B., Manny B.A. Oligochaete Fauna of Western Lake Erie 1961 and 1982: Signs of Sediment Quality Recovery // *J. Great Lakes Res.* 1995. Vol. 21, no. 3. P. 294–306.
- Son M.O. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2. P. 174–184.
- Vinarski M.V. Not a Silent Invasion: The Reaction of European Naturalists to the Spread of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in the 19th-Early 20th Century // *Diversity*. 2023. Vol. 15, no. 12. P. 1203–1220.
- Voroshilova I.S., Pryanichnikova E.G., Prokin A.A., Sabitova R.Z., Karabanov D.P., Pavlov D.D., Kurina E.M. Morphological and genetic traits of the first invasive population of the asiatic clam *Corbicula fluminea* (OF Müller, 1774) naturalized in the Volga River basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2021. Vol. 12, no. 1. P. 36–43. DOI:10.1134/S207511721010148
- Zhulidov A.V., Zhulidov D.A., Pavlov D.F. et al. Expansion of the invasive bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (Quagga mussel) in the Don and Volga River Basins: Revisions based on archived specimens // *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2005. Vol. 5, no. 2. P. 127–133.

ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS OF THE GORKY RESERVOIR

© 2026 Belova A.P.*, Pryanichnikova E.G.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, 152742, Russia
e-mail: *belova_nastya_7@mail.ru

The taxonomic composition and abundance of non-native macrozoobenthos species of the Gorky Reservoir for 2021–2023 have been studied. A total of 10 alien species have been recorded in the benthic communities. The amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) was recorded for this reservoir for the first time. The bivalve mollusks *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *D. bugensis* (Andrusov, 1897), as well as the polychaete *Hypania invalida* (Grube, 1860) associated with the dreissenid biocenosis, formed the basis of the alien species abundance and biomass. In the river part of the reservoir, abundance and biomass of alien species was significantly higher than that in the lake part. An increase in the abundance of bivalve mollusks *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and gastropods *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) was noted in comparison with early studies. The results obtained indicate the significant role of alien species in the formation of benthic communities of the Gorky Reservoir and the necessity for further monitoring of their distribution.

Key words: Upper Volga, alien species, zoobenthos, *Dikerogammarus villosus*.

ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ПОИМКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЯ СЕМЕЙСТВА ТЕРАПОНОВЫХ (PERCIFORMES: TERAPONTIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2026 Гуськов Г.Е.

Южный научный центр РАН – ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, 344006 Россия
e-mail: gleb_guskov@mail.ru

Поступила в редакцию 24.02.2026; После доработки 26.04.2026; Принята к публикации 20.05.2026

В акватории Чёрного моря у входа в Геленджикскую бухту (координаты: 44°33'3.7277» с.ш.; 38°2'23.8611» в.д.) 2 декабря 2025 г. на донную снасть был пойман экземпляр представителя семейства терапоновых (Perciformes: Terapontidae) *Terapon* cf. *theraps* (Cuvier, 1829). Глубина в точке поимки составляла 15.5–16 м. Произведена документальная фото-видеосъёмка. Данная находка представляет собой первый случай регистрации вида данного семейства в Чёрном море. Приводится краткое описание окраски пойманного экземпляра, а также рассматриваются находки четырёх видов семейства терапоновых в Средиземном море. Описаны вероятные пути проникновения этого индо-западнотихоокеанского вида к побережью Кавказа.

Ключевые слова: Terapontidae, *Terapon* cf. *theraps*, случайная интродукция, Чёрное море.
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-17-22

Введение

Семейство терапоновые (Terapontidae) объединяет рыб, населяющих прибрежные воды индо-западнотихоокеанского региона. Они встречаются в морских солоноватых и пресных водах. Некоторые виды являются исключительно пресноводными. Terapontidae – семейство окунеобразных, включающее 16 родов и 62 валидных вида рыб [Fricke et al., 2024]. Тело продолговатое, умеренно сжатое с боков. Характерным признаком служит крышечная кость (operculum), несущая два шипа, из которых нижний, как правило, длиннее. Спинной плавник с выраженной выемкой, состоит из 11–13 колючих и 9–11 мягких лучей. Анальный плавник содержит 3 колючих и 7–10 мягких лучей. Брюшные плавники расположены за основанием грудных, имеют по 1 колючему и 5 мягким лучам. Хвостовой плавник от округлого до слабовеячатого с 15 ветвистыми лучами. Боковая линия полная до хвостового плавника. Челюсти несут щетинковидные или конические зубы. Сошник и нёбные кости у большинства видов без зубов. Прочие признаки описывают 6 лучей в бранхиостегальной мембране, 4 жаберные дуги, жаберные щели широкие.

Число позвонков 25–27 шт. Представители семейства хищники и бентофаги. Рацион включает рыб, насекомых, водоросли и донных беспозвоночных. Максимальная длина наиболее крупных видов достигает около 80 см [Nelson, 1994; Froese, Pauly, 2012].

Несмотря на то что терапоновые считаются представителями индо-западнотихоокеанского региона, несколько видов были зарегистрированы в Средиземноморском бассейне. По литературным данным, через Суэцкий канал сюда проникло по меньшей мере четыре представителя этого семейства [Mater, Kaaya, 1987; Golani, Appelbaum-Golani, 2010].

Четырёхлинейный пятнистый терапон (*Pelates quadrilineatus* (Bloch, 1790)) впервые был отмечен в восточной части Средиземного моря в Хайфском заливе (Израиль) в 1970 г. [Lourie, Ben-Tuvia, 2013], а также обнаружен в Мерсинском заливе у берегов Турции в 1987 г. [Mater, Kaaya, 1987].

Мелкочешуйный терапон, или терапон-пута (*Terapon puta* Cuvier, 1829), был впервые обнаружен в 1977 г. в районе Бардавил (Сабхет-эль-Бардавил) заливе лагунного типа на северо-востоке Египта, на северном побережье Синайского полуострова. О

самом северном появлении *T. puta* у турецких берегов в северо-восточной части Средиземного моря впервые сообщалось 2 февраля 2020 г. [Manasirli, Mavruk, 2021].

Регистрация обыкновенного, или крупночешуйного, терапона (*Terapon theraps* (Cuvier, 1829)) в Средиземном море состоялась 10 августа 2007 г. в Пиранском заливе (северная Адриатика, Словения). Это была первая находка данного индо-тихоокеанского вида в данном регионе [Lipej et al., 2008]. Последующая находка произошла 10 сентября 2008 г., когда экземпляр *T. theraps* был пойман жаберными сетями на глубине 20 м в заливе Термаикос (северная часть Эгейского моря, Греция) при температуре воды +20°C и солёности 36,5‰ на дне, покрытом морской травой [Minos et al., 2012].

Трёхполосый терапон, или терапон-харбуа (*Terapon jarbua* (Fabricius, 1775)), был впервые отмечен в Средиземном море 25 июля 2009 г. у побережья Израиля в районе Дор (Тантура) примерно в 25 км к югу от Хайфы [Golani, Appelbaum-Golani, 2010]. Впоследствии были зафиксированы новые находки этого вида в других частях Средиземного моря: 12 ноября 2020 г. один экземпляр был обнаружен у средиземноморского побережья Египта в Западной Александрии [Mabruk

et al., 2021], а 15 марта 2020 г. рыбак-любитель поймал *T. jarbua* недалеко от побережья Аль-Хамама на востоке Ливии [Ibrahim et al., 2023]. Таким образом, представители семейства Terapontidae демонстрируют инвазию в Средиземноморский бассейн.

Целью настоящей работы является документирование первого случая поимки представителя семейства Terapontidae в Чёрном море и анализ вероятных путей его проникновения в акваторию у Кавказского побережья.

Материал и методика

В акватории Чёрного моря у входа в Геленджикскую бухту (координаты: 44°33'3.7277» с.ш. 38°2'23.8611» в.д.) (рис. 1) 2 декабря 2025 г. на крючковую донную снасть был пойман представитель семейства терапоновых (Perciformes: Terapontidae), предположительно определенный как *Terapon* cf. *theraps* (Cuvier, 1829).

Глубина в точке поимки составляла 15.5–16.0 м. В качестве наживки использовалось куриное филе. Была произведена фото- и видеофиксация. Рыба отпущена.

Русские названия приведены согласно пятиязычному словарю названий животных. [Соколов, 1989].

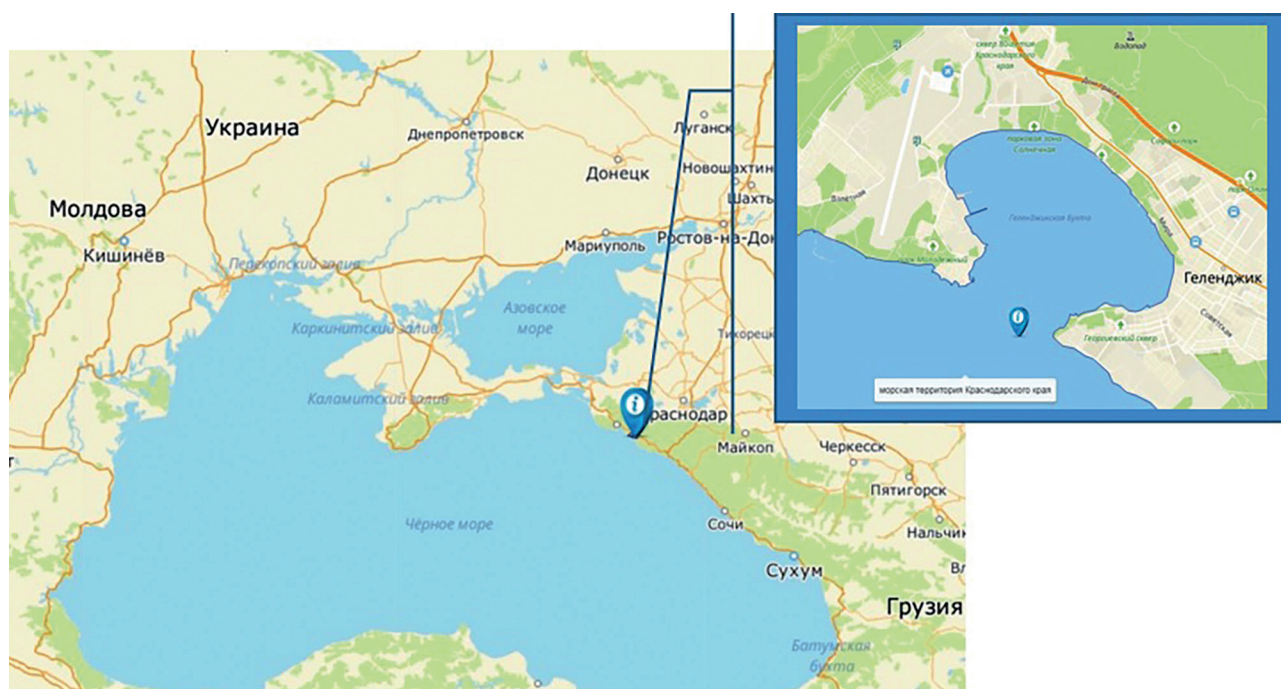


Рис. 1. Карта-схема района находки (координаты: 44°33'3.7277» с.ш.; 38°2'23.8611» в.д.).

Результаты и обсуждение

Длина рыбы 15–17 см, масса ~ 100 г. При извлечении из воды особь продемонстрировала защитную реакцию, издавая отчётливые звуки, напоминающие писк. Данный тип поведения присущ представителям семейства терапоновых (Terapontidae) [Masuda, Allen, 1993]. В рамках сотрудничества с рыбаками-любителями в ЮНЦ РАН были предоставлены документальные фото- и видеоматериалы данной поимки.

Рыба имеет очень характерную яркую окраску. Тело умеренно высокое, сжатое с боков, покрытое чешуей. Рот конечный, слегка направленный вверх, среднего размера. Хвостовой плавник выемчатый.

На фотографии видно, что на желтоватом фоне тела проходят три чёткие тёмно-коричневые продольные полосы. Первая полоса проходит от конца дорсальной части головы вдоль верхней части туловища. Вторая полоса проходит ниже первой через глаз к верхней части основания хвостового плавника. Третья полоса идёт от грудного плавника чуть ниже середины тела до вентральной части хвоста. Хвостовой плавник имеет тёмное пятно в дорсальной части и четыре продольные тёмные толстые полосы. На оконечности сложенного



Рис. 2. Предположительно обыкновенный терапон *T. cf. theraps* пойман у входа в Геленджикскую бухту 02.12.2025 (фото. Р. Горденко).

второго спинного плавника просматривается тёмное пятно (рис. 2).

Окраска, формирующая общий паттерн, может служить диагностическим признаком вида. Согласно данным, приведённым выше, из четырёх видов семейства, зарегистрированных в Средиземноморском бассейне (рис. 3), по фотоизображению наибольшее сходство демонстрирует обыкновенный крупночешуйчатый терапон (*T. theraps*).

По окраске экземпляр более похож на мелкочешуйного терапона или терапона-пута *T. puta*. Однако у него более прогонистое



Pelates quadrilineatus (Bloch, 1790)



Terapon puta Cuvier, 1829



Terapon jarbua (Fabricius, 1775)



Terapon theraps Cuvier, 1829

Рис. 3. Четыре вида представителей семейства Terapontidae (отряд Perciformes), зарегистрированные в Средиземноморском бассейне (Photo FishBase).

тело, а на хвостовом плавнике пять тонких полос и нет тёмного пятна в дорсальной его части.

У четырёхлинейного пятнистого терапона *P. quadrilineatus* отсутствуют полосы на хвостовом плавнике. У терапона-харбуа *T. jarbua* полосы начинаются в затылочной части и не проходят через глаз. Его иногда называют рыба-мишень.

Температура воды в день поимки (02.12.2025) в районе г. Геленджик составляла +(10–11) °С. Примечательно, что вид считается тропическим и предпочитает температуры +(26–29) °С [Blaber, 1980]. Однако при столь низкой температуре рыба проявила пищевую активность.

Самая северная находка представителя семейства терапоновых зафиксирована в сентябре 2018 г. Рыба была поймана в толще воды, это был первый случай обнаружения *T. jarbua* у берегов Бельгии [Breine et al., 2019]. В Северном море у бельгийских берегов температура воды в сентябре 2018 г. варьировала от +19.4 до +24.3 °С [Pogoda1.ru. 2018].

Самостоятельное проникновение представителя семейства терапоновых в воды Чёрного моря практически невозможно. Поэтому можно выделить две наиболее вероятные причины появления этой рыбы у входа в Геленджикскую бухту:

1. Случайная интродукция вида с балластными водами судов. Данный вид в Средиземном море встречается в удалённых от Суэцкого канала районах. Основной гипотезой его появления является именно такой механизм, что подтверждается совпадением мест отлова (возле крупных портов Триест, Копер, Салоники, Неа Мудания) с интенсивным судоходством из районов Суэцкого канала и Красного моря [Lipej et al., 2008], а также с аналогичным случаем с *T. jarbua* у порта Дор (Хайфа) [Golani, Appelbaum-Golani, 2010] и обнаружением особи в балластном танке судна [Williams et al., 1988]. Самостоятельная миграция маловероятна, так как виды не отмечались в промежуточных районах, а его тропическая природа ставит под сомнение возможность образования устойчивых популяций этих рыб в более холодных северных широтах Средиземноморья [Minos et al., 2012].

2. Выпуск аквариумистами. Некоторые представители терапоновых являются популярными декоративными рыбами, экспортируемыми из Индии и других регионов [Gupta, Banerjee, 2014]. Появление молоди в удалённых от естественного ареала мест, например в эстуарии Зеешельде (Бельгия), предварительно связывают с их случайным выбросом или выпуском в рамках международной аквариумной торговли [Breine et al., 2019]. Для Средиземного моря также рассматривается гипотеза о попадании видов в результате случайной утечки или преднамеренного выпуска аквариумистами [Mabruk et al., 2021]. Однако большие временные интервалы между единичными находками, например, у побережья Египта указывают на отсутствие устойчивых самовоспроизводящихся популяций в регионе, что характерно для видов, не способных к натурализации.

В России действует ряд важных ограничений на выпуск рыб в природу [Гуськов, Казарникова, 2025]. Основным законом, регламентирующим вопросы выпуска рыб в природные водоемы, является статья № 50 Федерального закона от 10.01.2002 № 7-ФЗ (ред. от 14.07.2022) «Об охране окружающей среды»: «запрещаются производство, разведение и использование растений, животных и других организмов, не свойственных естественным экологическим системам, а также созданных искусственным путем...» [Гуськов, 2023 а, б], и статья 8.36. Нарушение правил переселения, акклиматизации или гибридизации объектов животного мира и водных биологических ресурсов («Кодекс Российской Федерации об административных правонарушениях» от 30.12.2001 № 195-ФЗ (ред. от 03.02.2025) (с изм. и доп., вступ. в силу с 01.03.2025)).

Заключение

Таким образом, в результате данной находки впервые зарегистрировано присутствие представителя семейства Therapontidae (Perciformes) в Чёрном море. Пойманный экземпляр идентифицирован как *Therapon cf. theraps* (Cuvier, 1829), один из четырёх вселенцев в Средиземноморье. Учитывая индо-западнотихоокеанское происхождение

ние вида и отсутствие естественных путей миграции из Средиземного моря в Чёрное, наиболее вероятными причинами появления данной особи у берегов Кавказа являются случайная интродукция с балластными водами судов, следующими из восточной части Средиземноморья, либо преднамеренный или случайный выпуск аквариумистами, что подчёркивает возрастающую антропогенную нагрузку и необходимость мониторинга чужеродных видов в регионе.

Благодарности

Выражаю благодарность и глубокую признательность рыболову-любителю Горденко Руслану, капитану судна Филимонову Владимиру за предоставленные фотографии и данные о местонахождении терапона и рыболовному гиду Адаеву Антону за содействие науке.

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках государственного задания Южного научного центра РАН номер регистрации № 125011200145-8.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и институциональные нормы по сбору и использованию рыб в научных исследованиях были соблюдены. Этическое одобрение для данного исследования не требовалось, поскольку оно включало плановый ихтиологический отлов.

Литература

Гуськов Г.Е. Аквакультура как источник опасности биологического и генетического загрязнения природных водоёмов // Мат. 3-й Междунар. науч.-практ. конф. «Развитие и современные проблемы аквакультуры (Аквакультура 2023)». Ростов-на-Дону, 2023а. С. 30–33.

Гуськов Г.Е. Распространение радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) в Чёрном море в 2022 – начале 2023 гг. // Мат. 14-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Экологическая безопасность и сохранение генетических ресурсов растений и животных России

и сопредельных территорий». Владикавказ, 2023б. С. 46–51.

Гуськов Г.Е., Казарникова А.В. Аквакультура: скрытые риски биологического и генетического загрязнения водоёмов России // Природа. 2025. № 10(1322). С. 25–31. DOI: 10.7868/S0032874X25100032.

Кодекс Российской Федерации об административных правонарушениях от 30.12.2001 № 195-ФЗ (ред. от 03.02.2025) // КонсультантПлюс. Электронная публикация. URL: https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_34661/ (дата обращения: 15.02.2026). (Версия 02/2025).

Соколов В.Е. Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы: латинский, русский, английский, немецкий, французский: ок. 11 700 названий. М.: Русский язык, 1989. 734 с.

Федеральный закон «Об охране окружающей среды» от 10.01.2002 № 7-ФЗ // КонсультантПлюс. Электронная публикация. URL: https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_34823/ (дата обращения: 15.02.2026). (Версия 02/2025).

Blaber S.J.M. Fish of the Trinity Inlet System of North Queensland with notes on the ecology of fish faunas of tropical Indo-Pacific estuaries // Aust. J. Mar. Freshwater Res. 1980. Vol. 31. P. 137–146.

Breine J.J., Van den Bergh E., Terrie T., et al. First record of the target fish, *Terapon jarbua* (Forsskal, 1775) in the Zeeschelde, Belgium // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2019. Vol. 222. P. 151–153. DOI: 10.1016/j.ecss.2019.04.028

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. 2024. URL: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 12/2023.

Froese R., Pauly D. (eds.). FishBase. World Wide Web electronic publication. 2012. URL: www.fishbase.org. Version 10/2012.

Golani D., Appelbaum-Golani B. First record of the Indo-Pacific fish the Jarbua terapon (*Terapon jarbua*) (Osteichthyes: Terapontidae) in the Mediterranean with remarks on the wide geographical distribution of this species // Scientia Marina. 2010. Vol. 74, no. 4. P. 717–720. DOI: 10.3989/scimar.2010.74n4717

Gupta S., Banerjee S. Indigenous ornamental fish trade of West Bengal. New Delhi: Narendra Publishing House, 2014. 63 p.

Ibrahim S.M., Abdulraziq A.A., Abdulghani A., et al. The westernmost record of *Terapon jarbua* (Forsskal, 1775) in the Mediterranean Sea: a new non-indigenous fish for Libya // Acta Adriatica. 2023. Vol. 64, no. 1. P. 93–99. DOI: 10.32582/aa.64.1.4

Lipej L., Mavrič B., Žiža V., Dulčić J. The largescaled terapon *Terapon theraps*: a new Indo-Pacific fish in the Mediterranean Sea // J. Fish. Biol. 2008. Vol. 73. P. 1819–1822.

Lourie A., Ben-Tuvia A. Two red sea fishes, *Pelates quadrilineatus* (Bloch) and *Crenidens crenidens* (Forsskal) in the eastern Mediterranean // Israel Jour-

- nal of Zoology. 2013. Vol. 19, no. 4. P. 203–207. DOI: 10.1080/00212210.1970.10688319
- Mabruk S.A.A., Zava B., Nour O.M., et al. Record of *Terapon jarbua* (Forsskål, 1775) (Terapontidae) and *Acanthopagrus bifasciatus* (Forsskål, 1775) (Sparidae) in the Egyptian Mediterranean waters // BioInvasions Records. 2021. Vol. 10, no. 3. P. 710–720. DOI: 10.3391/bir.2021.10.3.21
- Manasırılı M., Mavruk S. First record of small scaled terapon, *Terapon puta* Cuvier, 1829, in Turkey // J. Black Sea/Mediterranean Environment. 2021. Vol. 27, no. 1. P. 98–103.
- Masuda H., Allen G.R. Meeresfische der Welt – Groß-Indopazifische Region. Melle: Tetra Verlag, 1993. 528 p.
- Mater S., Kaya M. Türkiye'nin Akdeniz sularında yeni kaydedilen üç balık türü, *Sudis hyalina* Rafinesque, *Pelates quadrilineatus* (Bloch), *Apogon nigripinnis* Cuvier (Teleostei), hakkında // Doga-Türk Zooloji Dergisi. 1987. Vol. 11, no. 1. P. 45–49.
- Minos G., Imsiridou A., Economidis P.S. First record of *Terapon theraps* (Terapontidae) in the Aegean Sea (Greece) // Cybium. 2012. Vol. 36, no. 2. P. 401–402. DOI: 10.26028/CYBIUM/2012-362-012
- Nelson J.S. Fishes of the world. Third edition. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1994. 600 p.
- Pogoda1.ru. Температура воды в Бельгии в сентябре 2018 года // Всемирная электронная публикация. 2018. URL: <https://pogoda1.ru/mir/evropa/belgiya/temperatura-vody/september-2018/> (дата обращения: 15.02.2026). (Версия 09/2018).
- Williams R.J., Griffiths F.B., Van der Wal E.J., et al. Cargo vessel ballast water as a vector for the transport of non-indigenous marine species // Estuar., Coast. Shelf Sci. 1988. Vol. 26. P. 409–420.

THE FIRST CASE OF A TERAPONTID (PERCIFORMES: TERAPONTIDAE) CATCH IN THE BLACK SEA

© 2026 Guskov G.E.

¹Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences – SSC RAS, Rostov-on-Don, 344006 Russia
e-mail: gleb_guskov@mail.ru

In the waters of the Black Sea at the entrance to Gelendzhik Bay (coordinates: 44°33'3.7277" N; 38°2'23.8611" E), a specimen of a representative of the family Terapontidae (Perciformes: Terapontidae) *Terapon cf. theraps* (Cuvier, 1829) was caught on bottom tackle on December 2, 2025. The depth at the capture point was 15.5–16 m. Documentary photo and video footage was taken. This discovery is the first record of a species of this family in the Black Sea. A brief description of the coloration of the captured specimen is provided, and the findings of four species of the Terapontidae family in the Mediterranean Sea are discussed. The possible routes of this Indo-West Pacific species to the Caucasus coast are described.

Keywords: Terapontidae, *Terapon cf. theraps*, accidental introduction, the Black Sea.

ФЕНОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER (ARIACEAE) В СРЕДНЕТАЁЖНОЙ ПОДЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

©2026 Далькэ И.В.*, Чадин И.Ф.**

Институт биологии Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, 167982, Россия
e-mail: *dalke@ib.komisc.ru, **chadin@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 21.01.2026. После доработки 23.03.2026. Принята к публикации 08.05.2026

Многолетние наблюдения за ходом сезонного развития *H. mantegazzianum* в среднетаёжной подзоне Республики Коми выявили разнообразие феноритмотипов разных фенотипических классов внутри популяций этого вида. Ювенильные особи развивались по весенне-осенне зелёному с периодами летнего и зимнего покоя феноритмотипу. Имматурные и виргинильные особи характеризовались весенне-летне-осенне зелёным с периодом зимнего покоя фенологическим типом. Генеративные особи проявляли весенне-летне зелёный феноритмотип, отличаясь самым коротким вегетационным периодом по сравнению с другими фенотипическими классами. Обобщённый весенне-летне-осенне зелёный с периодом зимнего покоя фенологический тип сезонного развития самоподдерживающихся популяций *H. mantegazzianum* обеспечивал доминирование вида над травянистыми растениями на протяжении вегетации. Расселение семян *H. mantegazzianum* в разных частях вторичного ареала начиналось при относительно постоянном уровне теплообеспеченности окружающей среды. Сумму активных температур воздуха $\geq 5^\circ\text{C}$ (CAT5) в среднем $1662 \pm 176^\circ\text{C}$ и 113 ± 12 CAT5-дней можно рекомендовать в качестве предикторов наступления периода распространения мерикарпиев инвазионных борщевиков. В городских условиях фенологические фазы *H. mantegazzianum* наступали на 1–2 недели раньше, чем в пригороде, что необходимо учитывать при выполнении мероприятий по ликвидации растений.

Ключевые слова: фенология, феноритмотип, фенотипический класс, *Heracleum mantegazzianum*, инвазия, сумма активных температур.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-23-33

Введение

Фенологические наблюдения фиксируют наступление периодических событий жизненного цикла растений, что позволяет выявить особенности их сезонного развития, оценить воздействие факторов среды на рост и адаптивный потенциал организмов в природе или в условиях культивирования [Жмылев и др., 2003]. Растения, сходные по длительности, срокам начала и конца вегетации, направлениям смен основных фенологических состояний (вегетации и покоя), объединяют в фенологические типы (феноритмотипы) [Борисова, 1972].

Одно из направлений программы фенологических наблюдений включает изучение сезонных циклов развития чужеродных (инвазионных) видов [Минин и др., 2020; Методика ведения..., 2023], которые могут вызывать значительный экологический, экономический и социальный ущерб [Boardman

et al., 2022]. Результаты фенонаблюдений используют для проверки теоретических основ биологии инвазий [Wolkovich, Cleland, 2011; Park et al., 2024] и развития методов управления чужеродными организмами [Singh et al., 2018; Taylor et al., 2020].

В России технологии ликвидации чужеродных видов включены в перечень важнейших наукоёмких технологий (Указ Президента Российской Федерации от 18.06.2024 № 529). В 2025 г. приняты изменения в Земельный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты, связанные с защитой земель от произрастания чужеродных растений (Федеральный закон от 31.07.2025 № 294-ФЗ).

В настоящее время в составе инвазионных флор Европы широко распространены растения *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *H. mantegazzianum* Sommier & Levier, которые

относят к комплексу гигантских (высокорослых) инвазионных борщевиков. Упомянутые виды характеризуются высоким экологическим сходством [Ecology and management..., 2007; Захожий и др., 2022; Далькэ, Чадин, 2023] и филогенетическим единством [Шадрин и др., 2024]. Это даёт нам основание называть изучаемые популяции инвазионного гигантского борщевика – *H. mantegazzianum* (борщевик Мантегацци), признавая вид *H. sosnowskyi* (борщевик Сосновского) конспецифичным с *H. mantegazzianum* как минимум в пределах исследованной части вторичного ареала [Далькэ и др., 2024 б].

В условиях инвазии ценопопуляции *H. mantegazzianum* образуют маловидовые сообщества, в которых можно выделить фенотипические классы особей [Крылов и др., 2020], различающихся по занимаемым нишам внутри сообщества и обеспечивающим устойчивость ценопопуляций к неблагоприятным внешним воздействиям. На основе размеров и функциональных особенностей растений *H. mantegazzianum* можно выделить главные фенотипические классы: 1) проростки и ювенильные растения, 2) иматурные и виргинильные растения, 3) генеративные растения. Их наличие в составе популяции позволяет полностью заполнить объём пространства, эффективно использовать ресурсы среды и регулировать микроклимат фитоценоза [Tarreiner, Cernusca, 1998; Далькэ и др., 2024 а, б].

В ходе изучения фенологии чужеродных видов рекомендовано обращать внимание на фенофазы, когда растения могут нанести наибольший вред здоровью человека и экосистемам – например, массовое цветение *Ambrosia artemisiifolia* L.; цветение, плодоношение, рассеивание семян *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Hordeum jubatum* L., *Solidago canadensis* L. [Методика ведения..., 2023]. Учитывая значительные масштабы инвазии гигантских борщевиков [Ecology and management..., 2007; Озерова, Кривошеина, 2018; Захожий и др., 2022], актуальным является изучение особенностей сезонных изменений растений в регионах вторжения. Внимания заслуживает период расселения диаспор *H. mantegazzianum*, тесно связан-

ный с динамикой инвазии [Кривошеина и др., 2020; Chadin et al., 2021; Далькэ, Чадин, 2023] и разработкой мероприятий по контролю численности растений [Далькэ и др., 2025].

Целью настоящей работы было изучение фенологического развития растений *H. mantegazzianum* в среднетаёжной подзоне Республики Коми с учётом возрастных состояний изучаемых особей. На основе собственных наблюдений и данных литературы были оценены климатические условия в период расселения мерикарпиев *H. mantegazzianum* в разных частях инвазионного ареала.

Объект и методы исследования

Фитофенологические наблюдения за растениями *H. mantegazzianum* проводили на постоянных участках, расположенных на территории МО ГО «Сыктывкар» (среднетаёжная подзона Республики Коми) в период 2020–2025 гг. Растения произрастали на заброшенных сельскохозяйственных участках в пригороде (координаты участков: 61.645609° с.ш., 50.731871° в.д.; 61.607507° с.ш., 50.735460° в.д.; 61.702009° с.ш., 50.818681° в.д.) и вблизи городских коммуникаций и строений (координаты участков: 61.648147° с.ш., 50.837840° в.д.; 61.662855° с.ш., 50.822206° в.д.; 61.651473° с.ш., 50.816500° в.д.).

Климат в районе исследования умеренно-континентальный, лето холодное. Среднесуточная температура самого тёплого месяца (июль) +17°C, самого холодного (январь) –16°C. Годовое количество осадков около 700 мм. Снежный покров устанавливается в первой декаде ноября, сход снега наступает в конце апреля – начале мая. Среднесуточная температура воздуха переходит через отметку 0°C во второй декаде апреля и в начале октября. Длительность безморозного периода достигает 190 дней [Атлас Республики Коми..., 1997].

Возрастные состояния *H. mantegazzianum* оценивали по форме и рассечённости листовых пластинок [Кудинов и др., 1980; Сацыперова, 1984]. Наблюдения проводили за растениями, произраставшими на открытых, хорошо освещённых участках. В ходе регулярных осмотров ценопопуляций отмечали сроки начала и окончания следующих периодов (фенофаз):

– для проростков и ювенильных растений: вегетация, летний и зимний покой;

– для иматурных и виргинильных растений: вегетация, переход к зимнему покою;

– для генеративных растений: вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение, отмирание надземной части растений, расселение семян.

У данного вида нельзя выделить постгенеративный (сенильный) период в терминах, предложенных А.А. Урановым [Уранов, 1975]. Классифицируя пути развития популяции растений А.А. Уранов и О.В. Смирнова считали, что в популяциях монокарпических видов «...в жизненном цикле отсутствует старческий период» [Уранов, Смирнова, 1969]. Наши многолетние наблюдения и оценка физиологического состояния монокарпических растений *H. mantegazzianum* показывают, что в условиях среднетаёжной подзоны надземные и подземные органы генеративных особей отмирают в начале периода расселения семян, что свидетельствует о завершении большого жизненного цикла и отсутствии сенильного периода.

Термин «семена» здесь и далее применяется условно. Плод представителей семейства Зонтичные – вислоплодик. У борщевиков плод при созревании распадается на два мерикарпия, каждый из которых содержит одно семя [Сацыперова, 1984]. Поскольку определить момент перехода ювенильных растений в состояние летнего покоя без повреждения травостоя крайне сложно, мы использовали в качестве этой даты завершение бутонизации генеративных растений, когда листовой индекс ценопопуляции достигает наибольших значений [Далькэ и др. 2024 б].

Результаты наблюдений фиксировали в дневниках (<http://proborshevik.ru/phenology>). Феноритмотипы определяли с учётом длительности вегетации, наличия и характера покоя растений [Борисова, 1972].

Для оценки сроков созревания и расселения семян были проанализированы доступные в литературе сведения о биологии борщевиков в условиях интродукции [Марченко, 1953; Коюшев, 1969; Александрова, 1971; Кудинов и др., 1980; Скупченко, 1989] и инва-

зии [Otte, Franke, 1998; Панасенко, Холенко, 2017; Далькэ и др., 2019; 2024 а].

Экологические условия в местах произрастания *H. mantegazzianum* описывали с помощью климатических параметров, которые рассчитывали на основе метеонаблюдений, полученных из специализированных массивов данных: «Расписание Погоды» (<https://rp5.ru>), ВНИИГМИ-МЦД (<http://aisori-m.meteo.ru>), GHCN-Daily [Menne et al., 2012]. Принимая во внимание высокую холодостойкость инвазионных борщевиков [Далькэ и др., 2019; Захожий и др., 2022], накопление тепла в окружающей среде оценивали по сумме среднесуточных температур воздуха ≥ 5 °C (CAT5, °C) и длительности периода CAT5 (количество CAT5-дней). Влагообеспеченность территории определяли по количеству атмосферных осадков (мм) и гидротермическому коэффициенту Селянинова (ГТК), рассчитанному как соотношение количества атмосферных осадков (осадки \times 10) к сумме среднесуточных температур воздуха ≥ 10 °C (CAT10). Возможность осыпания и распространения семян борщевиков путём анемохории оценивали по скорости порывов ветра (м/с) [Chadin et al., 2021].

Для статистического описания собранных данных применяли среднее значение и стандартное отклонение. Расчёты и построение графиков проводили в среде R (<https://www.R-project.org>).

Результаты

Наблюдения за ростом и развитием растений в среднетаёжной подзоне Республики Коми показали, что популяции *H. mantegazzianum* характеризуются регулярным ежегодным плодоношением. Большая часть семян расселяется с августа по октябрь, но оставшиеся на соцветиях диаспоры могут осыпаться в течение осенне-зимнего периода (рис. 1). Формирующийся в октябре-ноябре снежный покров удерживается до конца апреля следующего года.

Фенология проростков и ювенильных растений. Прорастание семян и появление настоящих листьев начинается после схода снега (конец апреля – начало мая, CAT5 = 26 ± 21 °C за 107 ± 6 дней с начала года)

(см. рис. 1 А, Б). Интенсивно развивающиеся проростки в течение двух-трёх недель переходят в ювенильное возрастное состояние. На хорошо освещённых участках проростки и ювенильные растения часто образуют сплошные куртины. После формирования плотного полога листьев растений, находящихся в имматурном, виргинильном и генеративном возрастных состояниях, ювенильные особи начинают переходить в фазу летнего (вторичного) покоя, сопровождающегося отмиранием листьев. Переход ко вторичному покою ювенильных особей наблюдали в середине июля (САТ5 = 1156±196 °С за 180±5 дней с начала года). После отмирания листьев генеративных особей (вторая половина августа, САТ5 = 1731±136 °С за 234±8 дней с начала года) ювенильные растения выходят из состояния летнего покоя и продолжают вегетировать вплоть до снижения среднесуточных температур до 0 °С (вторая половина октября, САТ = 2226±69 °С за 295±8 дней с начала года). После отмирания надземных частей растения *H. mantegazzianum* переходят в фазу зимнего покоя (см. рис. 1 А).

Фенология имматурных и виргинильных растений. Имматурные и виргинильные особи начинали вегетацию через 17±4 дня после появления всходов борщевика (начало мая, САТ5 = 71±29 °С за 124±5 дней с начала года). После короткой розеточной стадии у борщевиков интенсивно отрастают листья, достигая высоты 1.5 м. Имматурные и виргинильные особи *H. mantegazzianum* сохраняют надземные органы и вегетируют до формирования снежного покрова (см. рис. 1 А). Растения этих возрастных состояний также переходят к зимнему покою после отмирания наземных частей (вторая половина октября, САТ5 = 2226±69 °С за 295±8 дней с начала года).

Фенология генеративных растений. Вегетация генеративных особей начинается одновременно с вегетацией имматурных и виргинильных растений (начало мая, САТ5 = 71±29 °С за 124±5 дней с начала года) (см. рис. 1 А, Б). В начале июня на растениях *H. mantegazzianum* появляются бутоны. В ходе интенсивного стеблевания бутоны выносятся над пологом листьев, и растения

приступают к цветению (конец июня – начало июля, САТ5 = 772±96 °С за 180±5 дней с начала года). Цветение обычно продолжается до двух недель (первая половина июля, САТ5 = 1068±103 °С за 195±6 дней с начала года). Фаза плодоношения (процесс созревания плодов) начинается во второй половине июля и длится до середины августа (САТ5 = 1580±96 °С за 225±4 дней с начала года). Расселение семян *H. mantegazzianum*, сопряжённое с отмиранием листьев и высыханием генеративного побега, начинается в середине августа. Основная часть семян осыпается до октября. Небольшое количество диаспор остаётся в соцветиях и постепенно опадает на почву или снежный покров в течение осенне-зимнего периода.

По нашим наблюдениям, вегетационный период прегенеративных растений *H. mantegazzianum* длится в среднем 179±10 дней. Вегетационный период генеративных особей завершился с отмиранием растений и наступлением периода расселения семян и был почти в два раза короче – 101±7 дней.

Анализ метеорологических условий в разных областях вторичного ареала *H. mantegazzianum* показал, что фаза расселения семян борщевиков наступала через 113±12 дней (минимум 93, максимум 138 дней) от начала периода отсчёта САТ5 (рис. 2). К этому времени теплообеспеченность окружающей среды, согласно САТ5, была в среднем 1662±176 °С (минимум 1341, максимум 2074 °С). Коэффициент вариации показателей САТ5 и САТ5-дни не превышал 11%.

Анализ сведений об осадках и накоплении тепла показал, что в окрестностях г. Сыктывкар растения были хорошо обеспечены влагой. В течение периода вегетации инвазионных борщевиков сумма осадков достигала в среднем 336±85 мм, а гидротермический коэффициент за этот период составлял в среднем 1.4±0.5, что характерно для зон с избыточным увлажнением (см. рис. 1 В, Г).

По нашим наблюдениям, фенологические фазы у растений *H. mantegazzianum*, произрастающих вблизи жилых домов, промышленных построек и коммуникаций г. Сыктывкар, наступали раньше в среднем на 11±3 дня, чем у растений, обитающих в пригороде.

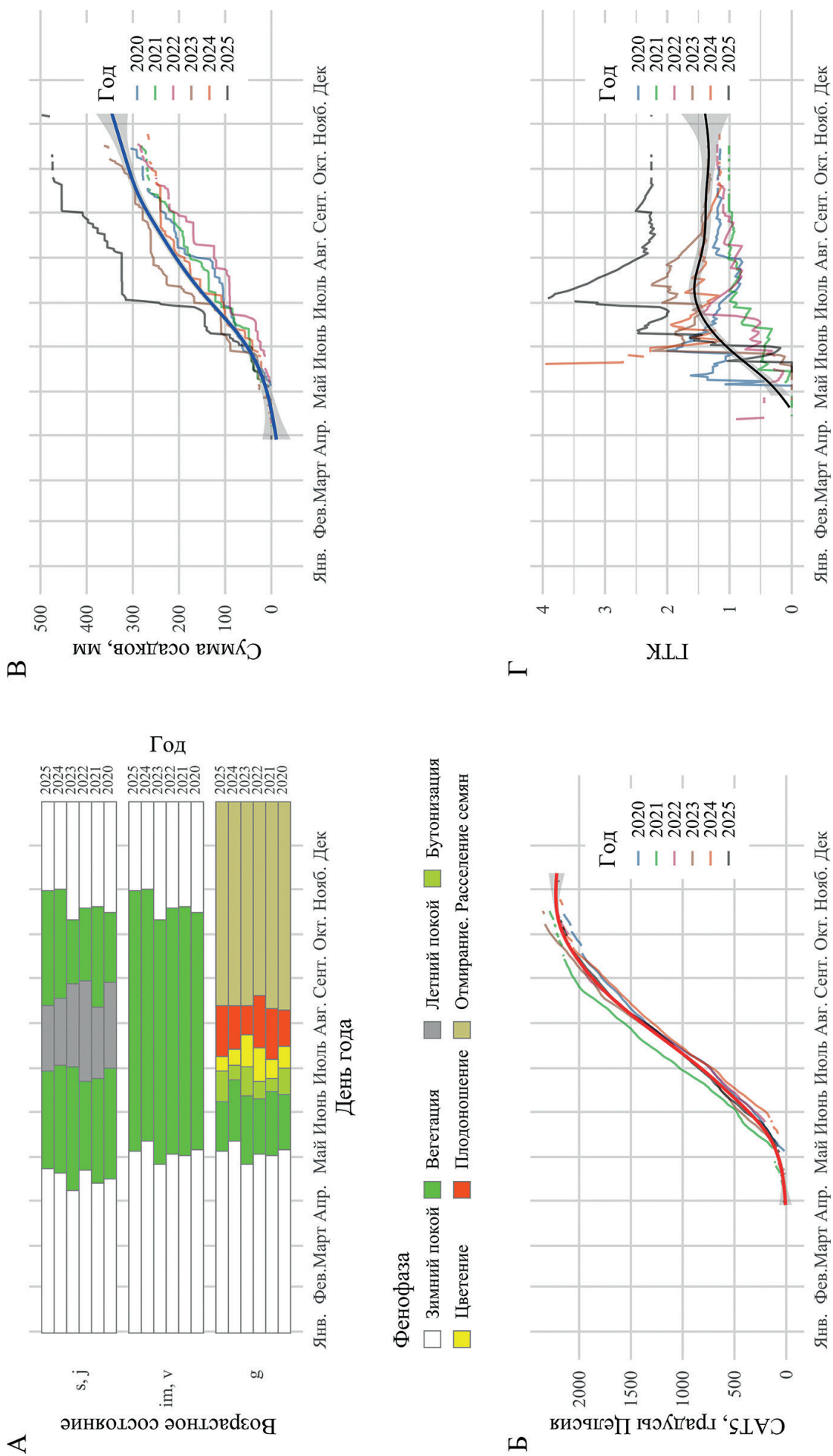
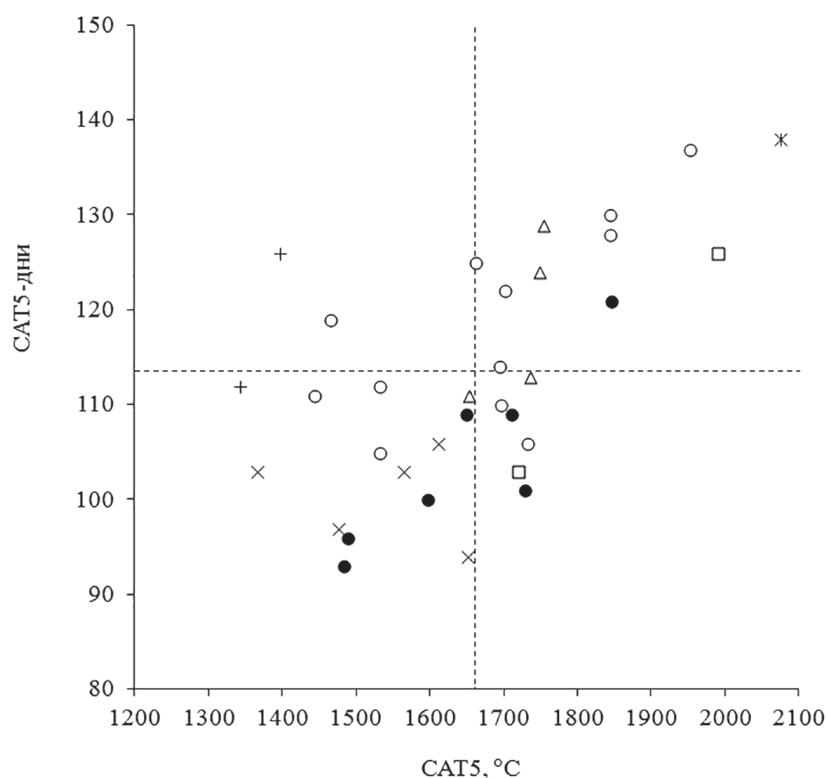


Рис. 1. Феноспектры растений *Hebealear tategazzianum* и погодно-климатические условия в окрестностях г. Сыктывкар в период с 2020 по 2025 гг.: А – фенологические спектры для особей разных возрастных состояний: s, j – семена и ювенильные особи, im, v – иматурные и виргинильные особи, g – генеративные особи; Б – накопление суммы активных температур $\geq 5^{\circ}\text{C}$ (SAT5); В – сумма осадков; Г – гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК).



- Сыктывкар - 2011, 2020-2025 гг. (собственные наблюдения)
- Сыктывкар - 1961-1970, 1985 гг.
- Казань - 2018, 2020 гг.
- △ Минск - 1965-1968 гг.
- × Брянск - 2013-2017 гг.
- + Апатиты - 1950-1951 гг.
- ✱ Гессен - 1985 г.

Рис. 2. Теплообеспеченность окружающей среды при наступлении периода расселения семян *Heracleum mantegazzianum* в разные годы наблюдений*: CAT5 – сумма активных температур $\geq 5^\circ\text{C}$; CAT5-дни – количество дней от начала периода отсчёта CAT5; пунктирными линиями обозначены средние значения выборки ($n = 34$)

*Данные о сроках наступления фенофаз, не являющиеся собственными наблюдениями авторов, получены из литературы [Марченко, 1953; Коюшев, 1969; Александрова, 1971; Кудинов и др., 1980; Скупченко, 1989, Otte, Franke, 1998; Панасенко, Холенко, 2017].

Обсуждение

Особенности фенологии инвазионных видов могут обуславливать их успешное размножение и захват новых территорий во вторичном ареале благодаря использованию свободных фенологических ниш как «окон возможностей» в конкурентной борьбе с местными видами [Giorgia et al., 2026]. Растения *H. mantegazzianum* способны формировать маловидовые сообщества как в нативной [Tarpeiner, Cernusca, 1998; Ecology and management..., 2007], так и в инвазионной части своего ареала [Otte, Franke, 1998; Панасенко, Холенко, 2017; Далькэ и др., 2024 а, б]. Образование маловидовых сообществ с доминированием этого вида стало возможным

за счёт одновременного существования в популяции *H. mantegazzianum* трёх фенотипических классов, которые можно сгруппировать по возрастным состояниям: 1) проростки и ювенильные растения; 2) имматурные и виргинильные растения; 3) генеративные растения.

Результаты наших наблюдений показывают, что в среднетаёжной подзоне Республики Коми растения *H. mantegazzianum* разных фенотипических классов отличаются сменой периодов вегетации и покоя, временем наступления и протяжённостью фенофаз:

1) ювенильные особи вегетируют неполный вегетационный период – сначала развиваются по весеннезелёному феноритмотипу

[Борисова, 1972], затем переходят в состояние летнего покоя, а после выхода из покоя продолжают вегетировать как осеннезелёные растения;

2) имматурные и виргинильные особи вегетируют полный вегетационный период с весны до установления снежного покрова, то есть характеризуются весенне-летне-осенне-зелёным феноритмотипом;

3) генеративные особи вегетируют неполный вегетационный период с весны до начала осени, проявляя весенне-летнезелёный феноритмотип.

Учитывая динамику сезонного развития и численности *H. mantegazzianum* всех фенотипических классов, в среднетаёжной подзоне популяции этого вида можно охарактеризовать как длинновегетирующие с весенне-летне-осеннезелёным периодом зимнего покоя феноритмотипы.

Формирование ритмологических групп – растений с разными феноритмотипами внутри популяции хорошо укладывается в концепцию стратегии «биологического хеджирования» *H. mantegazzianum*, которая направлена на распределение особей по фенотипическим классам – группам, различающимся по способности использования разных ресурсных ниш [Крылов и др., 2020; Далькэ и др., 2024 а].

В высокотравных зарослях растения *H. mantegazzianum* конкурируют преимущественно за световые ресурсы [Tarpeiner, Cernusca, 1998; Далькэ и др., 2024 б]. Рост надземных частей борщевиков разных фенотипических классов вызывает взаимное затенение в течение вегетации. Генеративные особи существенно превышают остальные растения по высоте и площади листовой поверхности. Летом листья генеративных особей располагаются в верхней части полога и, поглощая бóльшую часть падающей световой энергии, сильно затеняют остальные растения. В такой ситуации ювенильные растения используют для роста «временные окна» весеннего и осеннего периодов, пока они не затенены листьями других растений. Вегетация генеративных особей *H. mantegazzianum* весной начинается на 2–3 недели позже, чем у проростков, а уже во второй половине ав-

густа генеративные растения начинают отмирать, открывая осенью доступ света растениям других фенотипических классов.

Способность ювенильных растений переходить в состояние летнего (вторичного) покоя не только позволяет приспособиться к преодолению периода с очень низким световым довольствием в приземном слое, но и обеспечивает быстрое восстановление популяции в случае уничтожения растений других фенотипических классов [Далькэ и др., 2024 а].

К настоящему времени опубликовано заметное количество данных о ритмах развития генеративных особей *H. mantegazzianum* в разных частях вторичного ареала [Марченко, 1953; Коюшев, 1969; Александрова, 1971; Кудинов и др., 1980; Скупченко, 1989; Otte, Franke, 1998; Панасенко, Холенко, 2017; Далькэ и др., 2024 а, б]. Это позволило определить условия наступления ключевой фенологической фазы данного инвазионного вида – расселение семян. Календарные даты мало пригодны для предсказания наступления фенологических фаз из-за большой протяжённости вторичного ареала *H. mantegazzianum* и вариабельности эколого-климатических условий, обуславливающих начало периода вегетации. Например, на юге инвазионного ареала (Брянск, Минск) семена борщевиков осыпаются в июле [Кудинов и др., 1980; Панасенко, Холенко, 2017], а на севере (Апатиты, Сыктывкар) заметно позже – в августе-сентябре [Марченко, 1953; Коюшев, 1969; Далькэ и др., 2024 а, б].

Вместе с тем, согласно результатам, полученным в разные годы и в разных частях вторичного ареала высокорослых борщевиков, теплообеспеченность среды в начале периода расселения их семян составила в среднем $1662 \pm 176^\circ\text{C CAT5}$. Это тепло было накоплено в течение 113 ± 12 CAT5-дней. Низкая вариабельность даёт основание рассматривать величины CAT5 и CAT5-дни в качестве предикторов наступления периода распространения диаспор *H. mantegazzianum* в соответствующих обобщённым данным эколого-климатических условиях.

Варьирование сроков наступления фенологических фаз по годам чаще всего связывают с изменением погодных условий и по-

явлением гибридных форм представителей рода *Heracleum* в ходе интродукции [Кудинов и др., 1980; Сацыперова, 1984]. Кроме упомянутых причин, раннее наступление фенофаз *H. mantegazzianum* в городской черте по сравнению с пригородом может быть обусловлено эффектом «городского острова тепла», вызывающим разницу температур воздуха между центрами и окрестностями городов от 0.5–3 до 10 °C [Heisler, Brazel, 2010; Ji et al., 2021]. Характерное для городской растительности явление сдвига сроков наступления фенофаз [Двойнова, Дудник, 2025] следует принимать во внимание в ходе выполнения мероприятий по устранению инвазионных видов [Далькэ и др., 2025].

Считается, что модель сезонного развития закреплена наследственно, является адаптивной чертой вида и отражает историю его формирования в определённых почвенно-климатических и фитоценологических условиях [Жмылев и др., 2003]. В доступной литературе сведения о феноритмотипах *H. mantegazzianum* в нативном ареале нами не обнаружены. Однако изучение феноритмологического состава фитоценозов северного макросклона Кавказского заповедника показывает, что весенне-летне-осеннезелёный феноритмотип является самым распространённым, виды которого встречаются от предгорий до альпийских фитоценозов. Весенний рост большинства видов начинается в апреле-мае после полного схода снежного покрова, а отмирание надземной части или опадание листьев наблюдается в сентябре-октябре [Спасовский, 2014].

По нашим данным, естественные местообитания растений *H. mantegazzianum* на Кавказе имеют высокое сходство с климатическими условиями таёжной зоны Европейского Северо-Востока [Далькэ и др., 2026]. Таким образом, в географически удалённых районах растения *H. mantegazzianum* характеризуются не только близкими структурно-функциональными показателями и продуктивностью, но и, вероятно, сходным типом сезонного развития.

В составе полидоминантных субальпийских высокотравных сообществ Кавказа представители рода *Heracleum* вынуждены

конкурировать с другими крупнотравными видами – *Angelica tatianaе* Bordz., *Milium effusum* L., *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobrov, *Rumex alpinus* L. [Дудова и др., 2019; Гулов и др., 2022]. Разделение популяции *H. mantegazzianum* на фенотипические классы является следствием адаптации борщевиков к условиям высокой ценотической насыщенности высокотравных сообществ в границах нативного ареала.

В инвазионной части ареала гигантские борщевики произрастают в весьма благоприятных условиях – в отсутствие высокорослых конкурентов, травоядных животных и вредителей, недостатка климатических ресурсов, барьеров распространения, антропогенного пресса. Растения *H. mantegazzianum* распределяют между собой необходимые для жизни ресурсы среды. Разделение особей по фенотипическим классам с разными размерами (разделение в пространстве), с разными ритмами сезонного развития (разделение во времени) позволило оптимизировать использование ресурсов и снизить внутривидовую конкуренцию в популяциях *H. mantegazzianum*. Эти факторы определили доминирование вида в составе растительного покрова на протяжении всего вегетационного периода.

Выводы

В среднетаёжной подзоне Республики Коми представители разных фенотипических классов *H. mantegazzianum* отличаются сроками наступления и продолжительностью фенологических фаз. Разнообразие феноритмотипов *H. mantegazzianum* обусловлено особенностями структурно-функциональной организации растений разных фенотипических классов и их способностью ко вторичному (летнему) покою. Разделение особей на фенотипические классы в пространстве и времени приводит к снижению внутривидовой конкуренции в популяциях этого инвазионного вида. Сезонный ритм развития самовозобновляющихся популяций *H. mantegazzianum* можно охарактеризовать весенне-летне-осеннезелёным с периодом зимнего покоя феноритмотипом, обеспечивающим доминирование высокорослых борщевиков над травянистыми растениями на протяжении вегетации.

Несмотря на фенологическую пластичность в разных областях вторичного ареала *H. mantegazzianum*, растения приступали к расселению семян при достижении суммы активных температур ≥ 5 °С (САТ5) в среднем 1662 ± 176 °С, накопленной в течение 113 ± 12 САТ5-дней. Величину показателей САТ5 и САТ5-дни можно рекомендовать в качестве предикторов для оценки наступления периода распространения диаспор инвазионных борщевиков. В городских условиях фенологические фазы *H. mantegazzianum* наступали на 1–2 недели раньше, чем в пригороде, что следует учитывать при выполнении мероприятий по устранению растений.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания «Физиологические и молекулярные механизмы интеграции клеточных процессов и целостности растительного организма: фотосинтез и дыхание» (№ 125020301262-2)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

Литература

- Александрова М.И. Некоторые виды борщевика в среднетаёжной зоне Коми АССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киров, 1971. 26 с.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / под ред. А.И. Таскаева. М.: ДиК; Дрофа, 1997. 116 с.
- Борисова И.В. Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5–97.
- Гулов Д.М., Онопченко В.Г., Мартыненко В.Б., Фёдоров Н.И., Логвиненко О.А., Узденов У.Б., Хубиева О.П. Состав надземной фитомассы субальпийского высокогорья в Тебердинском национальном парке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2022. Т. 127, № 5. С. 46–53.
- Далькэ И.В., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Чадин И.Ф. Стратегия «биологического хеджирования ставок» в ценопопуляциях *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) на европейском северо-востоке России // Журнал общей биологии. 2024 а. Т. 85, № 6. С. 460–473. DOI: 10.31857/S0044459624060031
- Далькэ И.В., Маслова С.П., Захожий И.Г., Гольке Г.А., Смотрина Ю.А. Структура ценопопуляций *Heracleum*

sosnowskyi и механизмы поддержания их устойчивости в условиях Севера // Экология. 2024 б. № 2. С. 86–96. DOI: 10.31857/S0367059724020025

- Далькэ И.В., Пономарев В.Н., Чадин И.Ф. Рекомендации по управлению инвазией борщевика Мантегацци (борщевика Сосновского): обзор литературы и практика применения в России // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия: Экспериментальная биология и экология. 2025. № 7 (83). С. 116–131. DOI 10.19110/1994-5655-2025-7-116-131
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Моделирование скорости увеличения площади ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 30–47. DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-30-47
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Солод Е.Г., Шайкина М.Н., Попова М.Ю., Полюдченков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В. Морозоустойчивость борщевика Сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 12–26.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Агроклиматические условия местообитаний и морфометрическая характеристика растений *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae, Apiales) на территории Западного Кавказа // Поволжский экологический журнал. 2026. № 1. С. 3–20. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-1-3-20>
- Двойнова Н.Ф., Дудник Е.Ю. Изучение сезонной ритмики древесных растений на урбанизированных территориях // Биосфера. 2025. Т. 17, № 3 С. 204–212. URL: <https://21bs.ru/index.php/bio/article/view/990/0>
- Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онопченко В.Г. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Северо-Западного Кавказа // Вестник Московского ун-та. 2019. Сер. 16. Биология. Т. 74, № 3. С. 179–187. <https://vestnik-bio-msu.elpub.ru/jour/article/viewFile/766/476>
- Жмылев П. Ю., Жмылева А. П., Карпухина Е. А., Титовец А. В. Возможные причины изменения сезонного развития растений в связи с потеплением климата // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2003. № 9. С. 98–103.
- Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 55–70. DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-55-70
- Коюшев И.А. Биологические особенности и приёмы возделывания борщевика Сосновского (*Heracleum Sosnowskyi* Manden.) и горца Вейриха (*Polygonum Weyrichii* F. Schmidt) в центральной таёжной зоне Коми АССР (на примере совхоза «Корткеросский»): дис. на соискание учёной степени канд. с.-х. наук.

- Сыктывкар, 1969. 157 с. URL: <https://doi.org/10.5281/zenodo.11055943>
- Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Петросян В.Г. Распространение семян борщевика Сосновского // Российский журнал биологических инвазий (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в зимний период. 2020. Т. 13. № 3. С. 22–31.
- Крылов А.К., Марков А.В., Александров Ю.И. Единство популяции как способ выживания в нестабильной среде // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81, № 3. С. 194–207. DOI: 10.31857/S0044459620030057
- Кудинов М.А., Касач А.Е., Чекалинская И.И., Черник В.В., Чурилов А.К. Интродукция борщевиков в Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1980. 200 с.
- Марченко А.А. Биологические особенности и кормовые достоинства борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.): дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук. Л., 1953. 250 с. URL: <https://doi.org/10.5281/zenodo.10894912>
- Методика ведения фенологических наблюдений / Д.Р. Владимиров, А.А. Гладилин, А.Е. Гнеденко и др. М.: Альпина ПРО, 2023. 208 с.
- Минин А.А., Ананин А.А., Буйволов Ю.А., Ларин Е.Г., Лебедев П.А., Поликарпова Н.В., Прокошева И.В., Руденко М.И., Сапельникова И.И., Федотова В.Г., Шуйская Е.А., Яковлева М.В., Янцер О.В. Рекомендации по унификации фенологических наблюдений в России // Nature Conservation Research. Заповедная наука 2020. Т. 5 (4). С. 89–110. URL: <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.060>
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 78–87.
- Панасенко Н.Н., Холенко М.С. Фенология *Heracleum sosnowskyi* на территории Брянской области // Учёные записки Брянского государственного университета. 2017. № 1 (5). С. 62–67.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
- Скупченко Л.А. Семеноведение борщевика на Севере. Л.: Наука, 1989. 119 с.
- Спасовский Ю.Н. Феноритмологический состав фитоценозов северного макросклона Кавказского заповедника // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия 4: Естественно-математические и технические науки. 2014. № 3 (142). С. 104–109.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134. https://moip-bio.msu.ru/wp-content/uploads/moip_1969_074_1.pdf
- Шадрин Д.М., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Шильников Д.С., Кожин М.Н., Чадин И.Ф. Молекулярно-генетические исследования *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 2. С. 153–171. DOI:10.35885/1996-1499-17-2-153-171
- Boardman L., Lockwood J.L., Angilletta M.J., Krause J.S., Lau J.A., Loik M.E., Simberloff D., Thawley C.J., Meyerson L.A. The Future of Invasion Science Needs Physiology // BioScience. 2022. biac080. URL: <https://doi.org/10.1093/biosci/biac080>
- Chadin I., Dalke I., Tishin D., Zakhochiy I., Malyshev R. A Simple Mechanistic Model of the Invasive Species *Heracleum Sosnowskyi* Propagule Dispersal by Wind // PeerJ. 2021. 9: e11821. URL: <https://doi.org/10.7717/peerj.11821>
- Ecology and management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / Ed. P. Pysek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. CAB International. 2007. P. 352.
- Gioria M., Fernández-Pascual E., Rosbakh S., Cruz Tejada D.M., Dawson W., Essl F., Kreft H., Lukacs K., Pergl J., Pinzani L., van Kleunen M., Wagner M., Weigelt P., Pyšek P., Carta A. Seed Germination Traits Reveal Naturalization Potential: Global Insights from Temperate European Herbaceous Species // Journal of Ecology. 2026. Vol. 114. e70223. URL: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70223>
- Heisler G.M., Brazel A.J. The Urban Physical Environment: Temperature and Urban Heat Islands / Urban Ecosystem Ecology (eds J. Aitkenhead-Peterson, A. Volder). 2010. P. 29–57. URL: <https://doi.org/10.2134/agronmonogr55.c2>
- Ji Y., Jin J., Zhan W., Guo F., Yan T. Quantification of Urban Heat Island-Induced Contribution to Advance in Spring Phenology: A Case Study in Hangzhou, China // Remote Sensing. 2021. Vol. 13(18). 3684. URL: <https://doi.org/10.3390/rs13183684>
- Menne M.J., Durre I., Vose R.S., Gleason B.E., Houston T.G. An Overview of the Global Historical Climatology Network-Daily Database // Journal of Atmospheric and Oceanic Technology. 2012. Vol. 29, no. 7. P. 897–910. DOI: 10.1175/JTECH-D-11-00103.1
- Otte A., Franke R. The Ecology of the Caucasian Herbaceous Perennial *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Lev. (Giant Hogweed) in Cultural Ecosystems of Central Europe // Phytocoenologia. 1998. Vol. 28, no. 2. P. 205–232. DOI: 10.1127/phyto/28/1998/205
- Park D.S., Huynh K.M., Feng X. Phenological similarity and distinctiveness facilitate plant invasions // Global Ecology and Biogeography. 2024. Vol. 33. e13839. URL: <https://doi.org/10.1111/geb.13839>
- Singh K.K., Chen Y.-H., Smart L., Gray J., Meentemeyer R.K. Intra-annual phenology for detecting understory plant invasion in urban forests // ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 2018. Vol. 142. P. 151–161. URL: <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2018.05.023>
- Tappeiner U., Cernusca A. Model Simulation of Spatial Distribution of Photosynthesis in Structurally Differing Plant Communities in the Central Caucasus // Ecological Modelling. 1998. Vol. 113, no. 1. P. 201–223. URL: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00144-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00144-6)

Taylor R., Holthuijzen W., Humphrey A., Posthumus E. Using Phenology Data to Improve Control of Invasive Plant Species: A Case Study on Midway Atoll NWR // Ecological Solutions and Evidence. 2020. Vol. 1, no. 1. e12007. URL: <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12007>

Wolkovich E.M., Cleland E.E. The Phenology of Plant Invasions: A Community Ecology Perspective // Frontiers in Ecology and the Environment. 2011. Vol. 9. P. 287–294. URL: <https://doi.org/10.1890/100033>

PHENOLOGY OF *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER (APIACEAE) IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF THE KOMI REPUBLIC

©2026 Dalke I.V.*, Chadin I.F.**

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar 167982, Russia
e-mail: *dalke@ib.komisc.ru, **chadin@ib.komisc.ru

Long-term observations of the seasonal development of *H. mantegazzianum* in the middle taiga subzone of the Komi Republic revealed a diversity of phenorhythmotypes among different phenotypic classes within the species' populations. Juvenile individuals followed a spring-autumn-green phenorhythmotype with periods of summer and winter dormancy. Immature and virginal individuals were characterized by a spring-summer-autumn-green phenological type with a period of winter dormancy. Generative individuals exhibited a spring-summer-green phenorhythmotype, distinguished by the shortest growing season compared to other phenotypic classes. The generalized spring-summer-autumn-green phenological type with a winter dormancy period in self-sustaining populations of *H. mantegazzianum* ensured the species' dominance over herbaceous plants throughout the growing season. Seed dispersal of *H. mantegazzianum* in different parts of its secondary range commenced at a relatively constant level of environmental heat supply. The sum of active air temperatures ≥ 5 °C (SAT5), averaging 1662 ± 176 °C and 113 ± 12 SAT5-days, can be recommended as predictors for the onset of the generative diaspora dispersal period for invasive hogweeds. In urban conditions, the phenological phases of *H. mantegazzianum* occurred 1–2 weeks earlier than in the suburbs, a factor that must be considered when planning and executing plant eradication measures.

Key words: phenology, phenorhythmotype, phenotypic class, *Heraculum mantegazzianum*, invasion, sum of active temperatures.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧУЖЕРОДНОГО ДОЛГОНОСИКА *OTIORHYNCHUS ALBIDUS* STIERLIN, 1861 (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2026 Дедюхин С.В.

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

Поступила в редакцию 16.02.2026; После доработки 30.04.2026; Принята к публикации 07.05.2026

Впервые в Среднем Поволжье (Самарская область, г. Тольятти) зарегистрирована адвентивная популяция восточно-средиземноморского партеногенетического жука-долгоносика *Otiorhynchus albidus*. Вид обнаружен более чем в 1000 км от северо-восточной границы его естественного ареала в Причерноморье. Жуки собраны ночью (4.08.2022) на улицах и придомовых территориях в посадках древесно-кустарниковых интродуцентов в районе старой застройки. Предположительно *O. albidus* попал в город в результате непреднамеренной интродукции с саженцами. Для уточнения степени его акклиматизации и распространения в населённых пунктах Самарского Заволжья необходимы дополнительные исследования.

Ключевые слова: жуки-долгоносики, Curculionidae, *Otiorhynchus albidus*, Самарская область, Заволжье, чужеродный вид, первая находка.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-34-38

Введение

Долгоносики (Curculionidae) – крупнейшее семейство жуков-фитофагов. Среди них преобладают трофически специализированные формы (олигофаги и монофаги), но есть значительное число многоядных видов. Последние особенно характерны для подсемейства короткохоботных долгоносиков (Entiminae). Многоядные виды энтимин, проходящие развитие в почве на корнях древесных и кустарниковых растений, составляют большинство адвентивных видов этого семейства. Обычно они завозятся на корнях и в грунте с посадочным материалом растений-интродуцентов, который используют для озеленения населённых пунктов. Из 18 видов Curculionidae, указанных в Справочнике чужеродных жесткокрылых европейской части России [Забалуев и др., 2019], 14 относятся к энтиминам. Помимо полифагии, эффективной экспансии видов способствует широкое распространение среди короткохоботных долгоносиков явление партеногенеза. Как следствие этого, для формирования популяции вида-вселенца достаточно завоза в места с благоприятными для них условиями ед-

ничных экземпляров жуков на разных стадиях развития.

В последние годы появился ряд новых публикаций, посвященных чужеродным долгоносикам на территории европейской части России [Забалуев, 2023; Дедюхин, 2019а, 2019б, 2025а, 2025б; Дедюхин, Плакхина, 2024]. Это в основном обусловлено более углублёнными региональными исследованиями, хотя для некоторых видов показано и их активное расселение из известных ранее вторичных местообитаний.

Материал и методы

Материал для данной работы получен в ходе комплексного изучения жуков-фитофагов лесостепного Заволжья. В качестве основных подходов применялись энтомологическое кошение ночью с кормовых растений. Кроме того, проводился визуальный учёт специфических повреждений, оставляемых жуками на растениях.

Фотографии жука сделаны И.Н. Костиным (Удмуртский государственный университет, Ижевск), фотографии местообитания вида – автором данной статьи.

Все сборы хранятся в коллекции автора.

Результаты и их обсуждение

Otiorhynchus (Podoropelmus) albidus Stierlin, 1861 (рис. 1, А)

Материал. Россия. Самарская обл.: г. Тольятти, микрорайон Центральный (Старый город), 53.5060° с.ш., 49.3979° в.д., 4.08.2022, придомовые посадки кустарников, кошение ночью (с 3:30 до 4:30 утра) по нижним веткам и молодой прикорневой поросли *Syringa vulgaris* L., С.В. Дедюхин (7 ♀) (рис. 1, В); там же на *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun, С.В. Дедюхин (1 ♀); 53.5061° с.ш., 49.3982° в.д., на растущих вдоль тротуаров подстриженных кустах *Crataegus* sp., С.В. Дедюхин (2 ♀); 53.5059° с.ш., 49.3962° в.д., на прикорневой поросли в придорожных посадках *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., С.В. Дедюхин (1 ♀).

Естественный ареал *O. albidus* ограничен Юго-Восточной Европой (Балканы, включая Грецию и европейскую часть Турции, Западное и Северное Причерноморье), где вид населяет предгорные и равнинные ксеро-термические кустарниковые заросли, широколиственные леса и леса средиземноморского типа [Yunakov et al., 2018; Kizub, Slutsky, 2018;

Alonso-Zarazaga et al., 2026]. Вероятно, самое северо-восточное его естественное местонахождение расположено на Донецком Кряже, где вид отмечен в месте с выходами гранитов близ с. Благодатное в Донецкой Народной Республике [Arzanov et al., 2021] (рис. 2). Поэтому утверждение, что в Молдавии *O. albidus* появился в ходе натурализации после инвазии [Munteanu et al., 2014], некорректно.

Кроме того, *O. albidus* неоднократно приводился для Предкавказья и Северного Кавказа (юг Ростовской области, Краснодарский край и Ставропольский край) [Арзанов, 2002; Arzanov, 2015; Арзанов и др., 2016; Колов, Коротяев, 2017; Забалуев, 2023]. Там он нередко заселяет антропогенные биотопы, что рассматривается как следствие его распространения в восточном направлении путём непреднамеренного завоза [Коротяев и др., 2018; Забалуев и др., 2019]. Учитывая, что жуки близ Пятигорска собраны и в природных низкогорных ландшафтах [Забалуев, 2023], не исключено, что вид по крайней мере в некоторых случаях заселил древесно-кустарниковые посадки и парки из местных природных биотопов, а не в результате его современного вселения на Северный Кавказ.



Рис. 1. Жук *Otiorhynchus albidus* и одно из его местообитаний в г. Тольятти: А – общий вид жука; В – придомовые посадки кустарников (на прикорневой поросли сирени видны повреждения, оставленные жуками этого вида).

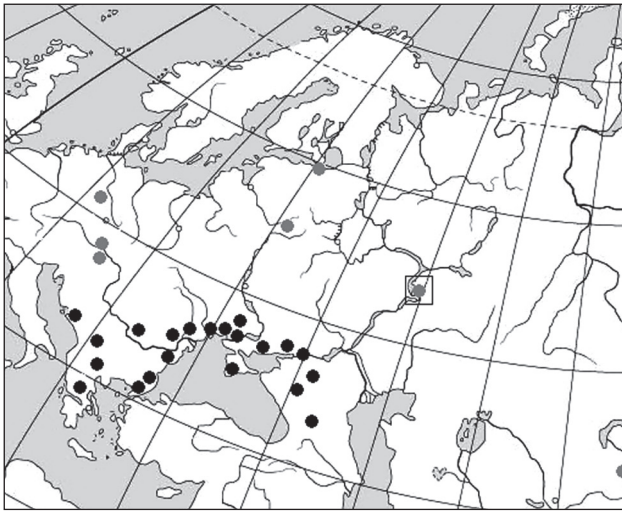


Рис. 2. Распространение *Otiorhynchus albidus*: чёрными кружками отмечены места находений в границах природного ареала вида; серыми – адвентивные популяции в отрыве от естественного ареала; местонахождение вида в Тольятти помечено рамкой [Schuh et al., 2015; Колов, Коротяев, 2017; Арзанов и др., 2016; Арзанов, Чередников, 2018; Коротяев и др., 2018; Yunakov et al., 2018; Kizub, Slutsky, 2018; Солодовников, Солодовникова, 2019; Arzanov et al., 2021; Забалуев, 2023; Alonso-Zarazaga et al., 2026; оригинальные данные].

В Ростовской области *O. albidus* также встречается в районах парковых зон, новостроек и центра г. Ростов-на-Дону [Арзанов, Чередников, 2018], при этом он известен из естественных ландшафтов юго-востока области (охранная зона Ростовского заповедника) [Арзанов, 2002; Арзанов и др., 2016].

O. albidus завезён в некоторые города Центральной Европы (Вена и Айзенштадт в Австрии; Магдебург в Германии) [Schuh et al., 2015; Yunakov et al., 2018], а несколько лет назад адвентивные популяции вида обнаружены в Санкт-Петербурге [Коротяев и др., 2018], Витебске [Солодовников, Солодовникова, 2019] и Юго-Восточном Казахстане (Алма-Атинская область) [Колов, Коротяев, 2017].

Этот вид – полифаг на древесно-кустарниковой растительности, локально вредит вишне и черешне в Южном Казахстане. Имаго активны в тёмное время суток, а на рассвете забираются в подстилку из опавших листьев под кормовыми растениями [Колов, Коротяев, 2017; Коротяев и др., 2018; Забалуев и др., 2019].

В Тольятти большинство жуков собрано на сирени (*Syringa vulgaris*), единич-

ные экземпляры – на рябиннике (*Sorbaria sorbifolia*), ясене пенсильванском (*Fraxinus pennsylvanica*) и боярышнике (*Crataegus* sp.). Непосредственно факты питания жуков, а также специфические фигурные повреждения листьев отмечены на молодой корневой поросли сирени (см. рис. 1, B). Листовые погрызы *O. albidus* довольно широкие, что отличает их от узких бухтовидных повреждений, оставляемых жуками *O. (Podoropelmus) smreczynskii* Smoluch, 1968, также преимущественно затрагивающих листья нижней части кроны кустарников и молодого подростка.

На большей части ареала *O. albidus* размножается исключительно партеногенетически. Все 11 жуков, собранных в Тольятти, также самки. Самцы очень редки и известны только в Греции, а также в Крыму (в Крыму найден лишь один самец) [Yunakov, 2006; Yunakov et al., 2018].

Находка *O. albidus* в черте г. Тольятти – первая в Поволжье. Это местонахождение расположено на расстоянии 1100–1300 км к северо-востоку от восточных границ природного ареала вида в Причерноморье. По всей видимости, данная популяция сформировалась в результате непреднамеренного завоза, причём, вероятно, довольно давнего, так как вид обнаружен в нескольких местах в центральной части города в районе старой застройки. Как и в Санкт-Петербурге [Коротяев и др., 2018], вместе с этим видом были собраны жуки *O. smreczynskii* (3 ♀), вселенец из Центральной Европы, распространяющийся по городам России с саженцами древесных растений, и *O. (Pendragon) ovatus* Linnaeus, 1758 (1 ♀), самый экологически пластичный вид рода *Otiorhynchus* Germ. из местной фауны. Причём *O. albidus* в сборах явно преобладал над другими долгоносиками.

До настоящей находки достоверно известный состав чужеродной фракции фауны Curculionidae Заволжья и Урала насчитывал 16 видов [Дедюхин, 2025б]. Севернее и восточнее, несмотря на специальные исследования долгоносиков в городах Заволжья и Урала (Ижевск, Пермь, Уфа, Оренбург), *O. albidus* не известен [Дедюхин, Плакхина, 2024; Дедюхин, 2025а, 2025б]. Во всех этих городах из чужеродных долгоносиков рода *Otiorhynchus*

зарегистрирован только *O. smreczynskii* (который в городах региона входит в число самых обычных видов рода), а в Перми на территории ботанического сада обнаружен также *O. (Dorymerus) sulcatus* (Fabricius, 1775).

Таким образом, *O. albidus* – лишь третий чужеродный вид этого рода, отмеченный в Заволжье, тогда как в западной и центральной частях Европейской России в общей сложности к таковым относятся 9 видов *Otiorhynchus* центрально-европейского или средиземноморского происхождения [Забалуев и др., 2019; Забалуев, 2023]. Вероятно, это связано с более жёстким (континентальным) климатом Заволжья и Урала, что препятствует акклиматизации в населённых пунктах региона других средиземноморских вселенцев.

Заключение

Впервые в Среднем Поволжье (Самарская область, г. Тольятти) зарегистрирована популяция восточно-средиземноморского партеногенетического жука-долгоносика *Otiorhynchus albidus* более чем в 1000 км от северо-восточной границы его естественного ареала в Причерноморье. Вероятно, вид попал в город в результате непреднамеренной интродукции с саженцами. Для уточнения распространения вида в Самарском Заволжье необходимо проведение дополнительных исследований как в черте г. Тольятти (особенно в районах новой застройки и частного сектора), так и в сопредельных населённых пунктах, включая областной центр.

Благодарности

Автор глубоко признателен И.Н. Костину (Удмуртский государственный университет, Ижевск), сделавшему фотографию жука.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Арзанов Ю.Г. Предварительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Arionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) долины Западного Маныча // Труды государственного заповедника «Ростовский». 2002. Вып. 1. С. 107–131.
- Арзанов Ю.Г., Пришутова З.Г., Полтавский А.Н., Набоженко М.В., Шохин И.В., Хачиков Э.А., Касаткин Д.Г., Терсков Е.Н., Решетов А.А., Рудайков А.Е., Попов И.Б. Видовой состав насекомых заповедника «Ростовский» // Труды Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский». 2016. Вып. 6. С. 114–227.
- Арзанов Ю.Г., Чередников С.Ю. Фауна жуков-долгоносиков города Ростова-на-Дону // Труды Ботанического сада Южного федерального университета: монография. Вып. 3 / ред. Т.В. Вардуни. Ростов-на-Дону; Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2018. С. 109–147.
- Дедюхин С.В. Формирование группировок жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) на адвентивных и культивируемых растениях в условиях Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2019а. Т. 29, № 1. С. 49–62.
- Дедюхин С.В. О южных видах жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionoidea) в фауне г. Ижевска // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2019б. Т. 29, № 4. С. 463–470.
- Дедюхин С.В. Закономерности трансформации фауны долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) в урбанизированной среде (на примере г. Ижевск) // Российский журнал биологических инвазий. 2025а. № 3. С. 69–86. DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-069-086
- Дедюхин С.В. Адвентивные виды жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) Заволжья и Урала // Промышленная ботаника. 2025б. Т. 25, № 3. С. 64–73. DOI: 10.5281/zenodo.17248482
- Дедюхин С.В., Плакхина Е.В. Анализ состава листоедов и долгоносиков (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) Ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета (на основе сборов в почвенные ловушки) // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, № 3. С. 18–27. DOI: 10.5281/zenodo.14112146
- Забалуев И.А. Новые данные по чужеродным видам жуков-долгоносиков (Insecta, Coleoptera, Curculionidae) европейской части России // Российский журнал

- биологических инвазий. 2023. № 2. С. 68–76. DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-68-76
- Забалуев И.А., Беньковский А.О., Карпун Н.Н. Curculionidae Долгоносики // Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. Ливны: ИП Мухаметов Г.В., 2019. С. 219–274, 519–520.
- Колов С.В., Коротяев Б.А. Об акклиматизации в Юго-Восточном Казахстане двух видов долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae), вредящих плодовым и ягодным культурам // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96, вып. 1. С. 185–187.
- Коротяев Б.А., Катаев Б.М., Ковалев А.В. О находке в Санкт-Петербурге на сирени (*Syringa* L.) еще трех видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97, вып. 1. С. 93–101.
- Солодовников И.А. Солодовникова С.В. Новые и редкие виды жесткокрылых (Coleoptera) для Белорусского Поозерья и Республики Беларусь. Ч. 8 // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя П.М. Машэрава. 2019. № 1(102). С. 62–71.
- Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C.H.C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N.N. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Work Version 3.4. 2026 [Электронный ресурс]. <http://weevil.info/content/palaearctic-catalogue>. Accessed: 10.02.2026.
- Arzanov Yu.G. A revised checklist species of the Curculionoidea (Coleoptera, excluding Scolytinae) of Rostov Oblast and Kalmykia, the southern part of European Russia // Journal of Insect Biodiversity. 2015. Vol. 12, no. 3. P. 1–32. DOI: 10.12976/jib/2015.3.12
- Arzanov Yu.G., Martynov V.V., Nikulina T.V. A contribution to the fauna of weevil beetles (Coleoptera: Curculionoidea) of the Central Donbass // Кавказский энтомологический бюллетень. 2021. Т. 17, вып. 1. С. 5–44. DOI: 10.23885/181433262021171-544
- Kizub I.V., Slutsky A.I. Contribution to the knowledge of the genus *Otiorhynchus* (Coleoptera, Curculionidae) of Ukraine. Part 1 // Українська ентомофауністика. 2018. Т. 9, вып. 1. С. 9–20.
- Munteanu N., Moldovan A., Bacal S., Toderas I. Alien beetle species in the republic of Moldova: A review of their origin and main impact // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 88–97.
- Schuh R., Jäch M.A., Schönleithner W., Brojer M., Holzer E., Kahlen M., Link A. Bemerkenswerte Käferfunde aus Österreich (XXI) (Coleoptera) // Koleopterologische Rundschau. 2015. Vol. 85. P. 329–333.
- Yunakov N.N. New synonyms in the Entiminae (Coleoptera: Curculionidae) // Zoosystematica Rossica. 2006. Vol. 14, no. 2. P. 263–265.
- Yunakov N., Nazarenko V., Filimonov R., Volovnik S. A survey of the weevils of Ukraine (Coleoptera: Curculionoidea) // Zootaxa. 2018. Vol. 4404, no. 1. P. 1–494. DOI: 10.11646/zootaxa.4404.1.1

FIRST RECORD OF THE ALIEN SPECIES *OTIORHYNCHUS ALBIDUS* STIERLIN, 1861 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) IN THE MIDDLE VOLGA REGION

© 2026 Dedyukhin S.V.

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

An adventive population of the Eastern Mediterranean parthenogenetic weevil *Otiorhynchus albidus* has been recorded in the Middle Volga region (Samara Region, Tolyatti City) for the first time. This species was found more than 1000 km far from the northeastern boundary of its natural range in the Black Sea region. The beetles were collected overnight (August 4, 2022) in streets and residential areas in plantings of introduced trees and shrubs in the area of old buildings. The species presumably arrived to the city as a result of an unintentional introduction with seedlings. To determine the extent of its establishment and distribution in populated areas of the Samara Trans-Volga region additional studies are necessary.

Keywords: weevils, Curculionidae, *Otiorhynchus albidus*, Samara Region, Trans-Volga region, alien species, first record.

СТАРТОВОЕ ПИТАНИЕ МОЛОДИ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*) В РЕКАХ, ЭСТУАРИИ И МОРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕГО ФАКТОРЫ

©2026 Ефремов Д.А.*, Распутина Е.Н., Шульгина Н.С.

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», Петрозаводск, 185910
e-mail: *denisefremov@list.ru

Поступила в редакцию 26.09.2025. После доработки 06.04.2026. Принята к публикации 08.05.2026

Собраны смолты горбуши в период покатной миграции 2024 г., нереста производителей нечётной линии 2023 г. из рек Белого и Баренцева морей в различных температурных условиях. Исследованы наполненность желудков, состав кормовых объектов, их различия по качественному составу в зависимости от водоёма в широтном географическом профиле. В рамках эксперимента изучены особенности стартового питания смолтов горбуши ската 2022 г., нереста производителей нечётной линии 2021 г. в зависимости от уровня солёности воды (море, эстуарий, река). Выявлены отличия между смолтами горбуши по качественному составу кормовых объектов в экспериментальных садках, расположенных в различных по уровню солёности участках. Подтверждена гипотеза о катастрофической гибели смолтов горбуши в Белом море в период ската 2022 г. из-за нехватки пищевых ресурсов и истощения. Обоснована причина низкого по численности нерестового хода производителей горбуши в 2023 г. Изучены качественные и количественные характеристики питания смолтов горбуши ската 2024 г., нереста нечётной линии 2023 г., проанализированы выборки из 7 рек. Сделан сравнительный анализ питания смолтов горбуши в период ската в 2022 и в 2024 гг. из рек Варзуга и Индэра.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, смолты, питание, скат, Белое море, Баренцево море, эстуарий, садковый эксперимент, интродуцент.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-39-52

Введение

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) на северо-западе России интродуцирована с Дальнего Востока в 60-х годах XX века [Азбелев, 1960; Азбелев, Яковенко, 1963; Бакштанский, 1963, 1964, 1974; Зубченко и др., 2004]. Интродукция в водоёмы Белого моря Кольского полуострова на начальных этапах не дала значимых результатов. Положительный эффект был достигнут при использовании икры горбуши, завезённой из Магаданской области [Гордеева и др., 2015], и в настоящее время горбуша именно этой линии успешно адаптировалась к новым условиям обитания [Веселов и др., 2016]. Более того, этот интродуцент освоил множество водотоков Северной Атлантики, в настоящее время успешно воспроизводится в них естественным образом без участия человека; выпуски молоди практически не

проводятся, за редким исключением (партии не более 50–100 тыс. особей в рамках компенсационных выпусков). Горбуша относится к анадромным рыбам и имеет относительно короткий жизненный цикл среди представителей семейства Salmonidae, в нересте принимают участие особи в возрасте 1+, редко 2+. Смолты горбуши скатываются в море в течение одного месяца после подъёма «на плав» из грунта нерестовых бугров. На Терском берегу Кольского полуострова покатная миграция происходит с 10–15 мая до 10–15 июня, с пиком ската при прогреве воды до диапазона 7–12°C. В зависимости от ранней или поздней весны сроки ската сдвигаются в указанном диапазоне дат, в поздние даты диапазона в реках обычно отмечаются лишь единичные особи. Часть мальков, предположительно с нерестилищ, удалённых от устья рек на большие расстояния, скатывается поз-

же, активно питаясь в реке [Веселов и др., 2016]. Этот этап является малоизученным, поскольку неизвестно, пересекаются ли пищевые ниши аборигенных видов лососёвых рыб и смолтов горбуши. После ската смолты выходят в воды Белого и Баренцова морей, где активно кормятся и совершают нагульную миграцию, зимой предположительно достигают относительно тёплых вод Северной Атлантики, где активно кормятся и к середине мая достигают массы 600–650 г. За 11 месяцев постсмолт массой 0.2 г увеличивает свою массу более чем в 3000 раз, такие темпы роста недостижимы даже для радужной форели в установках УЗВ. Нерестовая миграция происходит спустя один год после ската, пик нерестовой миграции приходится на июль, в августе большая часть пришедшей на нерест рыбы активно нерестует в реках, в то же время часть рыбы продолжает заходить в реки из моря без признаков лосания – не более 10%. В 2021 г. серебристая рыба (так называемая «позднезаходящая» горбуша) попадалась в уловах и в августе, и в сентябре [Ефремов, 2024]. После завершения нереста 100% нерестовых мигрантов погибает, и обычно к сентябрю в реках остаются лишь единичные белые скелеты. Начиная с 2019 г. разлагающаяся горбуша оставалась в реках до поздней осени, из-за массовых заходов 2019 и 2021 гг. слой мёртвой горбуши устилал все плёсы лососёвых нерестовых рек сплошным слоем.

Вместе с тем изучение покатной миграции горбуши в 2022 г. показало, что несмотря на рекордный по численности заход горбуши в 2021 г. и на небывалое загрязнение нерестилиц тоннами мёртвой горбуши, инкубация малька прошла крайне успешно. В 2022 г. в Белое море из рек скатилось 1.5–2.5 млрд смолтов горбуши, только в одной р. Индёра за сутки скатывалось 1–1.5 млн смолтов горбуши. Экспозиция малой ловушки мерёжного типа составляла лишь 2 минуты с показателем 60–125 смолтов на протяжении нескольких суток наблюдений, по стандартной методике – установка ловушки каждые 2 часа [Веселов и др., 2016]. В устье р. Варзуга на протяжении двух недель наблюдались чёрные косяки горбуши, «без краёв», как описывали местные жители. За один захват сачком 15 см

удавалось выловить 50–90 смолтов горбуши. Столь массовый скат горбуши поставил вопрос: как питаются смолты горбуши в пресной воде рек, в распреснённой воде эстуария и в солёных водах Белого моря? Также остается неизвестным, есть ли отличия в спектрах питания смолтов горбуши в различных реках бассейнов Белого и Баренцева морей.

Цель настоящей работы – изучить стартовое питание горбуши в период ската в реках Белого и Баренцева морей в зависимости от географического расположения и различных гидрологических условий, проанализировать особенности стартового питания горбуши в зависимости от фактора «солёность» (река, эстуарий, море) в рамках эксперимента.

Материал и методика

Исследование проведено на смолтах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) в период покатной миграции (с 20 мая по 2 июня 2022 г., с 21 мая по 13 июня 2024 г.). В 2022 г. – в рамках эксперимента – в трёх различных частях р. Индёра: в морской части эстуария (солёная вода), 66°14'12.0"с.ш., 37°08'58.8"в.д., в прибрежной части эстуария (распреснённая вода), 66°14'28.6"с.ш., 37°08'55.8"в.д., и непосредственно в водотоке на пресноводном нерестилище, 66°14'34.6"с.ш., 37°08'55.8"в.д.

Эксперимент был поставлен в р. Индёра с 19.05.2022 до 02.06.2022 в период ската смолтов горбуши. Лов смолтов осуществляли с помощью сачка d450 мм, ячея сети 5×5 мм. Смолтов помещали в 10-литровую ёмкость (ведро) с водой и в ней переносили в садок (установлен в реке), где накапливали до необходимого количества – около 1000 шт. Далее молодь разделили на группы и распределили в 3 одинаковых садка кубической формы размером 600×600×600 мм с ячейей 5×5 мм. В садке сделано отверстие, круг диаметром 100 мм с пришитым рукавом цилиндрической формы, его можно стягивать, закрывая садок, или расправлять, открывая садок. При закрытии утягивающую верёвку дополнительно фиксировали нейлоновыми стяжками.

Речной садок устанавливали вблизи берега р. Индёра (66°14'52.6832"с.ш., 37°09'09.1667"в.д.) на удалении 1.5 км от

устья за валуном, где находится зона с замедлением течения до 0.1–0.2 м/с, с глубинами 0.4–0.5 м. Мальки свободно перемещались внутри садка, их не прижимало к стенкам течением. По мере подъёма уровня воды садок перемещали ближе к центру русла, при подъёме воды – ближе к берегу.

Садок «эстуарий» был установлен в эстуарии р. Индэра, восточнее устья реки на 950 м и на 150 м от береговой линии (66°14'14.9032"с.ш., 37°09'49.6252"в.д.). В этом месте вода становилась распреснённой, при каждом приливе зона затапливалась смесью солёной и пресной воды, при каждом отливе вода становилась пресной. Глубина установки садка 20–25 см при отливе, при полной воде в прилив садок всплывал и покоился на глубине 10–15 см от поверхности воды. Садок был установлен на растяжке из трёх якорей, к верхней части были привязаны поплавки, обеспечивающие его плавучесть. На данном удалении вероятность обнаружения садка людьми была минимальная (ранее, в 2019 г., такой садок пострадал от рыбаков). Также в полный отлив здесь сохранялась вода р. Индэра и мальки избегали обсыхания.

Морской садок был установлен в Белом море, западнее устья р. Индэра на 800 м и на удалении 350 м от берега, с глубинами в полный отлив 1.5–1.8 м, в прилив 3.3–3.5 м (66°14'17.7046"с.ш., 37°07'46.6469"в.д.). Садок был установлен на растяжке из одного якоря через вертлюжный механизм, к верхней части были привязаны поплавки, обеспечивающие его плавучесть. Садок всё время находился в плавучем положении. При отливе покоился на глубине 20–25 см, в прилив – на глубине 1–1.5 м.

В месте установки проводили измерение солёности воды с помощью ареометра через плотность. Так, в реке плотность составляла 1.001 г/мл, в эстуарии – 1.006 г/мл (по отливу), в море – 1.022 г/мл, что равно солёности воды в реке менее 1‰ (погрешность ареометра), в эстуарии – 6‰, в море – 30‰ соответственно (для диапазона температуры воды 2.6–9.6 °С – округлённое значение до целых). В эстуарии при восточном и северо-восточном ветре наблюдалось поступление морских вод с большей солёностью.

В местах установки садков осуществлялся контроль температуры воды с помощью переносного термометра и логгеров температуры. К 28 мая было накоплено необходимое количество (1000) смолтов горбуши, которые были помещены в речной садок; спустя 24 часа 29.05.2022 брали контроль и остальных смолтов распределили по садкам: в морской – 220 шт., в эстуарий – 220 шт., в реке – 320 шт. А 2 июня 2022 г. смолты были отобраны для определения содержания кормовых объектов в желудках, по 15 шт. из каждого садка, включая контроль, другая часть смолтов была зафиксирована для последующего биохимического анализа (данные опубликованы). Время экспозиции смолтов составило 96 часов.

Фиксацию молоди для анализа содержания кормовых объектов осуществляли в полевом лагере следующим образом: из садка отлавливали 25 особей горбуши и помещали в транспортировочную 8-литровую ёмкость с водой объёмом 5 л, в течение одной минуты транспортировали от пресного садка (у лагера), 25 минут – от садка «эстуарий», 35 минут – от морского садка. В лагере в ёмкость опускали воздушный распылитель, подключённый к компрессору Sega мощностью 8 Вт. В ёмкость с водой, солёностью соответствующей месту установки садка (пресная, распреснённая или солёная), добавляли 5 капель гвоздичного масла, спустя 5 минут все мальки обездвиживались. После этого выливали содержимое ёмкости через сачок с марлей, в марле оставались только смолты, марлю со смолтами помещали в жидкий азот на 60–90 секунд, при этой процедуре смолты умерщвлялись. Время от изъятия мальков из ёмкости до помещения в азот – не более 60 секунд. Затем замёрзшую марлю окунали в воду, в которой были мальки, она отмерзала, и смолтов оперативно помещали в 1.5 мл эпендорфы с 70-градусным этиловым спиртом. Это обеспечивает быструю фиксацию кормовых организмов в желудке или в пищеварительном тракте. Спустя 24 часа пробы перефиксировали. Традиционные методы умерщвления не использовали из-за небольшого размера смолтов.

Перемещение рыб из одной среды в другую осуществляли при минимальном стрессе.

совом воздействии с учётом методических рекомендаций при проведении исследований. Гибель рыб в процессе эксперимента не наблюдали. Камеральная обработка проводилась согласно стандартной методике [Кучко и др., 2016]. Каждая особь измерялась и взвешивалась. Разбор пищи производился по наиболее хорошо сохранившимся частям организмов. Для определения организмов использовался «Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России» [Чертопруд, Чертопруд, 2005]. Из каждой реки и экспериментальных садков было отловлено и проанализировано (размер, масса, содержимое желудков) по 15 экземпляров смолтов горбуши (см. рис.). Обработку проб на питание проводили по стандартной методике [Методическое пособие, 1974].

В 2024 г. исследование было расширено, и оно охватило несколько десятков рек бассейна Белого и Баренцева морей (см. рис.). Работа была проведена на реках Кемь, Кереть, Нива, Колвица, Умба, Варзуга, Индэра, Оленица, Канда, Кица (приток Колы), Кола, Териберка, Мучка, Орловка, Воронья, Белоусиха, Средняя, Ура. По мере перемещения экспедиционная

группа останавливалась на реках и проводила наблюдения за смолтами горбуши и лов по стандартной методике с применением малой ловушки мерёжного типа, 100×50 см, с делью 5×5 мм [Веселов и др., 2016], а также ручной лов с помощью сачка диаметром 15 мм. Полные выборки смолтов удалось отобрать в реках Кереть, Умба, Варзуга, Индэра, Воронья, также в анализ включили смолтов из рек Варзуга (2022 г.), Поной (2022 г.), Индэра (2022 г.) за пределами садкового эксперимента, на питание были проанализированы 15 шт. из каждой реки. В анализ вошли не полные выборки из р. Ура – 3 шт. Из р. Индэра на питание были взяты смолты, отловленные в 2022 г. в разные дни ската при различных температурах воды: 26.05, 31.05 и 02.06, всего 45 шт., по 15 шт. в каждую дату. Фиксация смолтов на питание проводилась по мере накопления выборки по 2–3 особи, от поимки до фиксации проходило не более 10 минут, включая время воздействия анестезии. Обездвиживание и фиксацию отдельных особей проводили по методике, описанной выше в эксперименте 2022 г.

Лов рыб осуществлялся по разрешениям Росрыболовства: № 5120240317118



Рис. Точки отлова смолтов горбуши на питание.

от 03.05.2024, № 5120240317117 от 03.05.2024, № 7820240317366 от 07.05.2024, № 512022030134 от 17.05.2022.

Результаты

Анализ наполнения желудков смолтов и постсмолтов горбуши из эксперимента на питание в 2022 г. показал, что контрольная группа смолтов из реки Индѐра на 29.05.2022 (начало эксперимента) имела среднюю длину 3.23 (3.0–3.5) см, среднюю массу 0.12 (0.10–0.16) г, по завершении эксперимента постсмолты в морском садке имели среднюю длину 3.06 (2.8–3.2) см, массу 0.12 (0.11–0.15) г; из садка «эстуарий» длину 3.37 (3.1–3.5) см, массу 0.14 (0.1–0.17) г; из пресноводного садка длину 3.48 (3.4–3.7) см, массу 0.15 (0.12–0.19) г. Индекс наполнения желудков

был максимален у мальков из садка «эстуарий» в среднем 750.95 (140.0–1600.0)‰, в морском садке – в среднем меньше в 3 раза 229.71 (57.14–730.76)‰, а у мальков из речного садка в среднем меньше в 7 раз по сравнению с таковыми из эстуария 106.66 (11.76–293.75)‰. У контрольной группы индекс наполнения желудков был наименьший – 1.94 (0.0–9.09)‰ (табл. 1).

Температура воды в 2022 г. в момент фиксации смолтов в морском садке составляла 7.3 °С, в то же время во время приливов температура воды опускалась до 5–6 °С с максимальными значениями температуры на полных отливах до 7–8 °С в последние сутки эксперимента. В садке «река» (8.8 °С) температура оставалась относительно равномерной и постепенно росла с 7.5 до 9.5 °С с

Таблица 1. Размерно-массовые показатели, индекс наполнения желудков и кормовые объекты смолтов горбуши из р. Индѐра

Показатель	Начало ската, контрольная точка	Середина ската	Конец ската	Средние значения за период 26.05–02.06.22	Садковый эксперимент		
	до 29.05.22	31.05.22 (11:00)	02.06.22		Море	Река	Эстуарий
Crustacea, m	0	0	46.66/7.2	0	100/33.73	0	100/382.66
Chironomidae (L.), m	30.76/0.3	33.33/1.2	26.66/2.2	20/1	13.33/0.13	100/16.46	26.66/0.4
Chironomidae (P.), m		6.66/0.13	0	0	0	33.33/0.86	0
Simulidae (L.), m		0	0	0	0	6.66/0.06	0
Ephemeroptera (N.), m		6.66/0.06	6.66/0.06	6.66/0.5	0	6.66/0.06	0
Plecoptera (N.), m		13.33/0.13	0	0	0	0	0
AC, см, M/min-max	3.23/ 3.0–3.5	3.31/ 3.1–3.5	3.38/ 3.2–3.5	3.24/ 3.0–3.5	3.06/ 2.8–3.2	3.48/ 3.4–3.7	3.37/ 3.1–3.5
m, г, M/min-max	0.12/ 0.1–0.16	0.14/ 0.12–0.18	0.16/ 0.14–0.19	0.13/ 0.12–0.17	0.12/ 0.11–0.15	0.15/ 0.12–0.19	0.14/ 0.1–0.17
Масса пищи, мг, M/min-max	0.02/ 0–0.1	0.64/ 0–3.5	0.82/ 0–2.8	0.62/ 0–8.1	3.0/ 0.3–9.5	1.62/ 0.2–4.7	10.89/ 2.1–26.0
Общ. индекс наполнения, ‰, M/min-max	1.94/ 0–9.09	44.1/ 0–269.23	51.68/ 0–164.4	32.26/ 0–405.0	229.71/ 57.14– 730.76	106.66/ 11.76– 293.75	750.95/ 140.0– 1600.0

Таблица 2. Размерно-массовые показатели, индекс наполнения желудка и кормовые объекты смолгов горбуши из рек Северо-запада России

Показатель	Кереть	Поной	Умба	Индёра		Варзуга		Воронья	Ура
				26.05–02.06.22 (средние значения за период)	01.06.24	03.06.22 (устье)	01.06.24		
Crustacea, m	40/4.0	0	60/11.93	0	6.66/0.06	0	6.66/0.8	0	0
Chironomidae (L.), m	60/1.8	20/0.6	93.33/7.86	20/1	46.66/0.93	0	46.66/0.73	0	66.66/2.33
Chironomidae (P.), m	20/0.4	0	0	0	0	0	0	0	33.33/0.66
Simuliidae (L.), m	6.66/0.06	20/0.06	0	0	0	0	13.33/0.3	0	33.33/0.66
Ephemeroptera (N.), m	53.33/3.86	20/0.2	100/21.4	6.66/0.5	26.66/0.26	0	13.33/0.13	0	66.66/0.66
Plecoptera (N.), m	26.66/0.26	20/0.06	13.33/0.73	0	6.66/0.06	0	0	0	33.3/0.33
АС, см, M/min-max	3.5/ 3.3–3.8	3.14/ 3.0–3.4	3.5/ 3.2–3.8	3.24/ 3.0–3.5	3.3/ 3.1–3.6	3.21/ 3–3.5	3.49/ 3.2–3.8	3.6/ 3.2–3.8	3.5/ 3.4–3.5
m, г, M/min-max	0.22/ 0.13–0.29	0.14/ 0.12–0.16	0.2/ 0.2–0.26	0.13/ 0.12–0.17	0.2/ 0.1–0.24	0.14/ 0.13–0.18	0.17/ 0.14–0.21	0.2/ 0.1–0.25	0.2/ 0.2–0.23
Масса пищи, мг, M/ min-max	1.65/ 0–6.9	0.51/ 0–7.5	5.23/ 0.4–14.5	0.62/ 0–8.1	0.43/ 0–2.3	0	0.22/ 0–2.5	0	2.06/ 0–3.3
Общ. индекс на- полнения, %, M/ min-max	77.61/ 4.0–300.0	34.28/ 0–500.0	267.72/ 22.22–725.0	32.26/ 0–405.0	23.44/ 5.26–113.33	0	11.27/ 0–119.05	0	92.02/ 0–150.0

максимумом до 10.1 °С, в садке «эстуарий» – 7.3 °С с понижением температуры в прилив до 4.5–6.0 °С. А 31 мая (точка середины ската) температура воды в р. Индэра была 8.4 °С, 2 июня в 16:00 (условная точка «конец ската») температура составила 9.1 °С.

Также сделана оценка качественного состава кормовых объектов в желудках постсмолтов горбуши из эксперимента на питание в 2022 г. (табл. 2). Наибольшее разнообразие объектов было обнаружено у мальков из речного садка с пресной водой, у них присутствовали представители четырёх семейств: Chironomidae (L.), Chironomidae (P.), Simuliidae (L.) и Ephemeroptera (N.); у мальков из садка «эстуарий» – двух семейств: Crustacea и Chironomidae (L.); у мальков в садке «море» также обнаружены представители двух семейств Crustacea и Chironomidae (L.).

Аналогичные исследования питания проведены на смолтах горбуши ската 2024 г., нереста нечётной линии производителей 2023 г. (см. табл. 2). Так, у молоди из р. Кереть индекс наполнения желудков составил в среднем 77.61 (4.0–300.0)‰, из р. Варзуга – 11.27 (0–119.05)‰, из р. Индэра – 23.44 (5.26–113.33)‰, из р. Умба – 267.72 (22.22–725.0)‰, из р. Воронья – 0.0‰, из р. Ура – 92.02 (0–150)‰. На момент взятия проб (25.05) температура воды в р. Кереть составила 9.7 °С, в р. Умба – 10.5 °С (30.05), в р. Варзуга 01 июня температура воды составила 9.1 °С, в р. Индэра 2 июня она составила 8.7 °С, в р. Кола 05.06 – 11.1 °С, в р. Воронья 6 июня – 2.1 °С, в р. Ура 13 июня – 9.4 °С. Температурный диапазон воды в реках из разных в географическом плане точек лова в момент сбора проб составлял 6.4–10.5 °С, исключение составила р. Воронья – 2.1 °С, что связано с близостью Нижнесеребрянского водохранилища, сохраняющего ледовый покров до 10–11 июня. Притоки р. Воронья (Белоусиха и Туманный) имели температуру воды 6.5–7.1 °С на указанную дату.

Проведена оценка качественного состава кормовых объектов в желудках смолтов горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей (см. табл. 2). У мальков из р. Кереть (басс. Белого моря) было обнаружено наибольшее разнообразие кормовых объ-

ектов, представленное шестью семействами: Crustacea, Chironomidae (L.), Chironomidae (P.), Simuliidae (L.), Ephemeroptera (N.), Plecoptera (N.). На 2-м месте особи из р. Ура (басс. Баренцева моря), у них определены пищевые объекты пяти семейств: Chironomidae (L.), Chironomidae (P.), Simuliidae (L.), Ephemeroptera (N.), Plecoptera (N.). У мальков из р. Умба (басс. Белого моря) обнаружены представители четырёх семейств: Crustacea, Chironomidae (L.), Ephemeroptera (N.), Plecoptera (N.); у особей из р. Варзуга (басс. Белого моря) – четыре семейства: Crustacea, Chironomidae (L.), Simuliidae (L.), Ephemeroptera (N.); из р. Индэра (басс. Белого моря) – четыре семейства: Crustacea, Chironomidae (L.), Ephemeroptera (N.), Plecoptera (N.); из р. Воронья в желудках смолтов кормовые объекты не обнаружены.

Обсуждение результатов

Эксперимент 2022 г. показал, что, несмотря на относительно нетипичные условия (ограниченность делью садков), смолты и постсмолты горбуши начали активно питаться в первые 72 часа нахождения как в привычных условиях (река, нулевая солёность), так и в новых после ската условиях «эстуарий» (смена солёности с каждым приливом и отливом – 12 раз за 72 часа) и в солёных водах Белого моря (солёность 30‰). В сравнении с контролем рыбы из морского садка имели меньшие размеры и массу, что может быть связано с нехваткой кормовых объектов, в то же время в морском садке присутствовали 2 малька с длиной 3.8 и 4.0 см, предположительно это лидеры, которые в условиях малой проточности морского садка и недостатка кормовых объектов «объедали» большую часть мальков. Средние показатели роста мальков в морском садке также свидетельствуют о том, что на ранней стадии выхода постсмолтов имеет место ограниченность в кормовых объектах даже в условиях прогрева воды до 7.4 °С в отлив. Чтобы активно питаться и набирать массу, мальки должны рассредоточиться в морской воде и активно искать кормовые объекты, что было затруднено из-за небывалого по численности ската смолтов в 2022 г. Другим фактором нехватки кормовых

объектов в морском садке могло стать его «заглубление», поскольку в каждый прилив садок оставался на глубине 1.5–2.0 м от поверхности воды, в отличие от садков «река» и «эстуарий». В то же время индекс наполнения желудков мальков в морском садке оказался в среднем в 3 раза выше, чем в речных садках, с преобладанием в корме представителей семейства Crustacea. Наблюдения показали, что смолты горбуши в процессе активно-пассивного ската в реке хватают кормовые объекты с поверхности воды, мигрируют всегда в верхнем (5–10 см) слое воды и погружаются кратковременно в толщу только в случае появления опасности.

В нативном ареале (Тихий океан) на ранней стадии морского периода оптимальным диапазоном температур, избираемых молодь горбуши, является диапазон 8–11 °С [Коваль и др., 2022]. Авторы также связывают значительное увеличение подходов горбуши в Камчатские реки с увеличением температуры вод, омывающих Камчатские берега, в линейке нагульных лет: 2008, 2010, 2014, 2018 и 2020 гг. Аналогичную картину мы наблюдали и в реках Белого моря: со значительным ростом в 2–3 раза подходов горбуши на каждом цикле нечётной линии горбуши в линейке годов 2017, 2019, 2021, с максимальным пиком в 2021 г., нагульных лет: 2016, 2018, 2020 гг. При этом в 2022 г. наблюдался максимальный по численности скат смолтов горбуши за всю историю наблюдений: 1.5–2.5 млрд мальков на всё Белое море [Ефремов, 2023]. Столь высокая численность смолтов горбуши в прибрежных районах Терского берега привела к истощению вод кормовыми объектами, доступными для постсмолтов горбуши, что мы и наблюдали для мальков в морском садке, которые истощились в среднем в течение 72 часов. Индекс наполнения желудков мальков в 3 раза больший в сравнении с особями из речного садка, а в условиях низких температур не позволил смолтам эффективно расти. Температура воды в Белом море в прилив составляла 4.5–5 °С. Эксперимент также показал, что в условиях ограниченного пространства и недостатка кормовых объектов в группе горбуши выделялись лидеры, предпочитательно получившие преимущество

перед «собратями» в период речного ската (активно питались), и, в отличие от средних показателей смолтов в морском садке, они не потеряли в массе, а, напротив, увеличили её с опережением в сравнении со смолтами из садков «эстуарий» и «река». Дополнительным аргументом в пользу нашей гипотезы о катастрофической гибели смолтов горбуши в 2022 г. в водах Белого моря являются исследования Е.В. Тарасюка, указывающего на значительный отход смолтов горбуши в случае задержки стартового кормления заводской молоди, что приводит к ухудшению средних ростовых показателей, дистрофии и гибели части наиболее ослабленной молоди [Тарасюк, 2003]. В нашем случае холодные воды моря (4.5–5 °С) в сочетании с нехваткой кормовых объектов и стали причиной гибели значительной части покатного стада горбуши. Малочисленный подход горбуши в 2023 г. сформировался за счёт лидеров, растущих опережающими темпами.

Мальки из садка «эстуарий» выросли в среднем на 0.13 см (относительно контрольной группы) и «потяжелели» в среднем на 0.02 г, что обусловлено, скорее всего, притоком кормовых объектов из более тёплых речных вод в период отлива и частичного обсыхания садка «эстуарий» с доступом к поверхности воды. Как и ожидалось, максимальный индекс наполнения желудков был именно у мальков из садка «эстуарий», но это не привело к максимальному росту мальков. Также, несмотря на максимальный индекс наполнения желудков мальков, разнообразие кормовых объектов (представители только двух семейств с преобладанием представителей Crustacea) было относительно низкое по сравнению с речными водами. Фактически мальки захватывали большее количество кормовых объектов – в отлив речных организмов, в прилив – морских, однако скорость переваривания и рост смолтов были медленнее, чем у особей из речного садка, видимо, за счёт охлаждения воды во время прилива и подхода холодных морских вод.

Максимального линейного и массового роста в сравнении с контролем достигли смолты из речного садка, несмотря на относительно низкий индекс наполнения же-

лудков. Предположительно это может быть связано с более стабильным температурным режимом в реке, за 72 часа наблюдался стабильный рост температуры воды с пиками до 10.1 °С. Длина мальков в среднем с контрольной группой увеличилась на 0.25 см, а масса – на 0.03 г.

Стоит отдельно отметить нулевой индекс наполнения желудков у контрольной группы смолтов, возможно, это связано с условиями накопления смолтов и выдерживания их в речном садке в течение одних суток перед стартом эксперимента. Смолтов отлавливали с помощью сачка, не допуская их травмирования в малой ловушке мерёжного типа, путём отлова у поверхности воды на изгибе реки, бьющей стрежнем в берег. Накопление происходило за несколько часов, после чего их переносили в садок накопитель. Видимо, мальки, получившие стресс, и при высокой плотности посадки (1000 экземпляров на площади 0.25 м²) и объёме воды около 0.1 м³ не кормились, а кормовые объекты, съеденные до отлова, успели перевариться в ходе выдерживания на протяжении 24 часов. Таким образом, мы получили чистый эксперимент с нулевой стартовой точкой наполнения желудков смолтов кормовыми объектами.

Изучение проб смолтов горбуши на питание, собранных в мае-июне 2024 г., нереста нечётной линии производителей горбуши, нереста 2023 г. показало отличия по качественному и количественному составу в различных водотоках. Следует учесть, что, в отличие от контролируемого эксперимента 2022 г., в данном случае ставилась задача оперативного накопления требуемой выборки смолтов из отдельной реки, чтобы максимально быстро двигаться к следующему водотоку и до конца ската успеть отловить необходимое количество экземпляров смолтов из разных по географическому району, гидрологическому и климатическому режиму рек.

Следует отметить, что размерно-массовые характеристики смолтов из различных в широтном отношении рек несколько варьировали на близкие календарные даты (см. табл. 2). Так, в р. Кереть на 29 мая средняя длина смолтов составила 3.5±0.16 см (3.3–3.8, 67 экз.), средняя масса – 0.22±0.03 г

(0.13–0.29, 67 экз.), доля молоди массой более 0.25 г составила 8%, этих особей можно условно отнести к постсмолтам, их средняя длина составила 3.8±0.05 см (3.7–3.8, 6 экз.), средняя масса – 0.27±0.01 г (0.26–0.29, 6 экз.), температура воды – 9.8 °С. В р. Умба на 30 мая средняя длина смолтов составила 3.5±0.15 см (3.2–3.8, 36 экз.), средняя масса – 0.20±0.02 г (0.15–0.26, 36 экз.), доля молоди массой более 0.25 г составила 2.7%, её длина – 3.8 см (1 экз.), масса – 0.26 г (1 экз.), температура воды – 6.4 °С, что холоднее, чем в р. Кереть, на 3.4 °С. В р. Варзуга на 1 июня средняя длина смолтов составила 3.4±0.14 см (3.1–3.8, 36 экз.), средняя масса – 0.17±0.02 г (0.13–0.21, 36 экз.), в реке постсмолтов обнаружить не удалось, особей массой более 0.25 г не было, температура воды – 9.1 °С, что теплее, чем в Умбе, на 3.1 °С, но практически не отличается от температуры в р. Кереть. В р. Индёра 1–2 июня средняя длина смолтов составила 3.3±0.13 см (3.1–3.6, 36 экз.), средняя масса – 0.16±0.03 г (0.11–0.24, 36 экз.), в реке постсмолтов обнаружить не удалось, особей массой более 0.25 г не было, температура воды 7.4 °С близка к температуре р. Умба, ниже температуры воды в Керете и Варзуге, несмотря на более поздний срок. В р. Оленица на 3 июня удалось отловить лишь двух смолтов горбуши, их средняя длина составила 3.5±0.14 см (3.4–3.6, 2 экз.), средняя масса – 0.22±0.00 г (0.22–0.22, 2 экз.), в реке постсмолтов обнаружить не удалось, температура воды – 14.5 °С, что значительно теплее остальных исследованных рек. Так, для Беломорских рек побережья Карелии и Мурманской области средняя длина смолтов составила 3.5±0.16 см (3.1–3.8, 177 экз.), средняя масса – 0.19±0.03 г (0.11–0.29, 177 экз.), доля молоди массой более 0.25 г составила 4%, этих особей можно отнести к постсмолтам, питающимся в реке, их средняя длина составила 3.8±0.05 см (3.7–3.8, 7 экз.), средняя масса – 0.27±0.01 г (0.26–0.29, 7 экз.), температура воды в реках на период с 29 мая по 3 июня варьировала от 6.4 °С в р. Умба до 14.5 °С в р. Оленица. Следует отметить, что в 2024 г. была холодная затяжная зима, в Ловозёрских горах и Хибинах лежало много снега, поэтому температура в р. Умба, вплоть до июня,

оставалась не выше +7 °С, также снежники наблюдались на берегу рек Варзуга и Индѐра. Обычно на 1 июня вода в р. Индѐра прогревается до +(13–15) °С, скат смолтов горбуши в это время завершается, доля условных постсмолтов горбуши, питающихся в реке, на уровне 8–10%.

В июне 2024 г. была продолжена работа по отлову смолтов в реках Баренцева моря, при этом наше предположение о неравномерном прогреве воды в реках Белого и Баренцева морей в пользу более позднего прогрева Баренцевоморских рек не подтвердилось. Тёплая солнечная погода, установившаяся над Кольским полуостровом со 2 июня, и привела к прогреву воды в р. Оленица (басс. Белого моря) до +14.5 °С, а в р. Кола (басс. Баренцева моря) до +11.2 °С на 5 июня, эта температура, при которой обычно завершается скат смолтов горбуши. В ловушки за сутки экспозиции удалось отловить лишь двух смолтов горбуши. Средняя длина смолтов составила 3.5 ± 0.14 см (3.4–3.6, 2 экз.), средняя масса – 0.14 ± 0.0 г (0.14–0.14, 2 экз.). Следующая точка сбора проб – р. Воронья (басс. Баренцева моря), имеющая особый гидрологический режим, обусловленный влиянием Нижнего и Верхнего Серебрянского водохранилища, которые являются своеобразными «аккумуляторами холода», а их воды вплоть до 11 июня остаются подо льдом. Так, в р. Воронья на 6 июня температура воды была 2.1 °С, в то время как в ручье Туманный, впадающем в Нижнее Серебрянское водохранилище, +8.1 °С. Скат молоди горбуши в р. Воронья был на пике, средняя длина смолтов составила 3.6 ± 0.15 см (3.2–3.8, 37 экз.), средняя масса – 0.20 ± 0.03 г (0.13–0.25, 37 экз.), доля молоди массой 0.25 и более составила 8.3%, этих особей можно отнести к постсмолтам, их средняя длина составила 3.7 ± 0.10 см (3.6–3.8, 3 экз.), средняя масса – 0.25 ± 0.00 г (0.25–0.25, 3 экз.), предположительно это особи, которые активно питались в реке при сравнительно низкой температуре воды (2.1 °С днём и 1.9 °С ночью). По данным А.Е. Веселова с соавторами [Веселов и др., 2016], смолты горбуши в р. Индѐра скатываются при температуре воды от +(3.5–10.5) °С, при этом ранее считалось, что скат начинается при прогреве воды выше

+5 °С. Смолты, отловленные из р. Воронья, далее использовались для эксперимента на питание. Обнаружено, что особи, отнесённые к активно питающимся, оказались, как и их «сородичи», с абсолютно пустыми желудками – индекс в среднем нулевой для всей выборки. Различия в линейных размерах смолтов могут быть, в свою очередь, связаны с тем, что при нересте у некоторых самок икра немного крупнее. Однако мы склоняемся к версии, что более крупных смолтов в р. Воронья следует отнести к особям из нерестовых бугров, сформированных производителями горбуши в более поздние сроки. Для них характерно более позднее вылупление, рассасывание желточного мешка и последующий подъём «на плав», поэтому особи не успели истощиться, в отличие от большинства «сородичей». Ранее в р. Индѐра была обнаружена [Ефремов, 2023] так называемая «позднезаходящая» (в августе на стадии зрелости 3) на нерест горбуша. Таких рыб в выборке было не более 10%, что сопоставимо с долей (8.3%) крупных смолтов в р. Воронья.

В обследованных в 2024 г. реках Териберка, Орловка, Мучка, Средняя, Кица не удалось обнаружить смолтов горбуши. При этом температура воды в реках составляла от +4.7 °С в р. Орловка до 13.5 °С в р. Средняя. Полевая работа была завершена на р. Ура (басс. Баренцева моря), где за двое суток экспозиции (с 9 по 10 июня) удалось отловить 3 особи горбуши. Средняя длина смолтов составила 3.5 ± 0.06 см (3.4–3.5, 3 экз.), средняя масса – 0.22 ± 0.01 г (0.22–0.23, 3 экз.); температура воды +9.4 °С. Таким образом, в Баренцевоморских реках побережья Мурманской области средняя длина смолтов составила 3.5 ± 0.14 см (3.2–3.8, 41 экз.), средняя масса – 0.20 ± 0.03 г (0.13–0.25, 41 экз.), доля молоди массой более 0.25 г составила 7.7%, их средняя длина – 3.8 ± 0.10 см (3.6–3.8, 3 экз.), средняя масса – 0.25 ± 0.00 г (0.25–0.25, 3 экз.). Температура воды в реках на период 5–13 июня варьировала от 2.1 °С в р. Воронья до 13.5 °С в р. Средняя.

В результате проведённых исследований было установлено, что смолты горбуши из рек Белого моря имеют сопоставимые размеры со смолтами из Баренцевоморских рек;

достоверных отличий ни в длине, ни в массе обнаружить не удалось. На наш взгляд, это объясняется начальной стадией онтогенеза рыб, а имеющиеся отличия объясняются лишь разнокачественностью икры производителей (мельче/крупнее). Смолты горбуши, которые ещё не начали питаться, имеют сопоставимые размеры в сходные календарные даты ± 6 дней в реках Белого и Баренцева морей независимо от температурного режима вод (диапазон от $+2.1$ °C в р. Воронья до $+14.5$ °C в р. Оленица). Скот начинается при подъёме «на плав», а сходные сроки ската смолтов можно объяснить сходными сроками нереста производителей горбуши, сроками инкубации, выклева личинок и рассасывания желточного мешка.

Оценка питания смолтов из различных рек сбора проб 2024 г. показала, что наибольший индекс наполнения желудков оказался у смолтов из р. Умба, несмотря на сравнительно более низкую температуру воды (6.4 °C). Данный факт можно объяснить либо большим количеством кормовых объектов в реке, либо большей пищевой активностью смолтов горбуши при более низкой температуре воды. Это же подтверждал М.В. Коваль с соавторами [Коваль и др., 2022] в экспериментах с молодью горбуши: при старте кормления при более высоких температурах с большим возрастом градусо-дней у смолтов наблюдались неблагоприятные последствия, такие как истощение и повышенный отход. Мы не связываем эффект разного уровня наполнения желудков с временем суток лова смолтов, поскольку скат был малочисленный и смолтов горбуши накапливали равномерно на протяжении 2–3 суток по 3–5 особей каждые 2 часа; все выборки включали особей, отловленных на протяжении дня как в дневное время, так и в ночное время. С учётом короткого периода тёмного времени суток (полярный день для большинства рек) и короткой ночи (скорее, сумерки для р. Кереть) смолты горбуши имеют возможность визуального обнаружения кормовых объектов на протяжении всех суток. Значимый эффект на интенсивность кормления могут оказывать сильные ветра, когда поверхность воды покрыта плотной рябью и у смолтов имеются проблемы с обнаружением

кормовых объектов на поверхности воды. Во время шторма смолта легко обнаружить по регулярным касаниям поверхностной плёнки воды и небольшим кругам на воде (подобно каплям дождя). На 2-м и 3-м месте по интенсивности кормления оказались смолты из рек Ура и Кереть, эти две реки, максимально удалённые друг от друга, относятся к бассейнам различных морей. Кроме того, эти точки были взяты с максимальным временным интервалом между отбором проб (20 дней), Кереть – 25 мая (температура воды 9.7 – 11.5 °C), Ура – 13 июня (температура воды 9.4 °C). В реках различных бассейнов, с максимальным удалением друг от друга в широтном плане, на различные календарные даты индекс наполнения желудков смолтов оказался максимально сходным (для Керети 77.61% , для Уры 92.02%). Как и ожидалось, в р. Кереть кормовые объекты были максимально разнообразны (6 таксономических групп). В р. Ура 5 таксономических групп, река оказалась на 2-м месте по разнообразию, несмотря на удалённость на Север, где можно было бы ожидать меньшее разнообразие кормовых объектов, подобно меньшему видовому разнообразию рыб из-за края ареалов некоторых из видов. В отличие от Уры, в р. Кереть обнаружены представители семейства Crustacea в пищевом комке, а остальные 5 таксономических групп совпали.

Результаты оценки пищевых объектов из р. Индэра также показали увеличение интенсивности питания у смолтов горбуши в зависимости от сроков ската (начало, середина, конец). Так, в р. Индэра 26 мая 2024 г. индекс наполнения желудков составил 1.94% , обнаружена одна таксономическая группа пищевых объектов при температуре воды 5.0 °C. У смолтов, отловленных 31 мая при температуре воды 9.4 °C, индекс наполнения желудков составил 44.1% , в пробе обнаружены представители четырёх таксономических групп. У смолтов, отловленных 2 июня при температуре воды 9.4 °C, индекс наполнения желудков составил 51.68% , в пробе обнаружены кормовые объекты трёх таксономических групп, добавились (по сравнению со смолтами, отловленными 31 мая) представители семейства Crustacea и не обнаружены – Chironomidae (P.) и Plecoptera

(N.). Для сравнения: проба смолтов на питание в р. Индѣра в 2024 г. на 1 июня при температуре воды 7.4 °C показала индекс наполнения желудков 23.44%, в пробе обнаружены 4 таксономические группы, включая представителей семейства Crustacea. Сравнение свободнo скатывающихся смолтов с «собратями», ограниченными в садках, показало значительные отличия в питании. В речном садке индекс наполнения желудков смолтов в среднем в 2 раза выше, чем в пробах, отловленных в реке 2 июня, в море – в 6 раз выше, в эстуарии – в 15 раз. У одной особи из садка «эстуарий» с максимальным значением 1600%, что значительно больше средней смолтов из реки. Крайне интересны данные, полученные при оценке питания молоди из р. Воронья, в которой на 6 июня 2024 г. температура воды была 2.1 °C. Несмотря на активно-пассивный скат смолтов у поверхности воды с регулярными ударами по поверхностной плѣнке, индекс наполнения желудков смолтов для всей выборки имел нулевые значения, что говорит о полном отсутствии кормовых объектов в реке. Молодь, завершившая инкубацию, после рассасывания желточного мешка поднялась «на плав», несмотря на крайне низкую температуру воды. При этом скат начался не при достижении температуры воды в 5 °C, а значительно раньше, что не согласуется с данными литературы [Веселов и др., 2016]. Можно было бы предположить, что это смолты из притоков, которые, в отличие от таковых, в основном русле на текущую дату прогрелись до 6.5–7.0 °C. Следует отметить, что лов осуществлялся в районе порога «Падун», выше которого нет значимых притоков, подходящих для нереста горбуши в летний период, поэтому можно говорить о том, что скатывались именно смолты из основного течения реки. Данный показатель можно считать индикатором недостатка кормовых объектов в естественной среде при столь низких температурах воды, и следует указать, что в случае рыбоводных работ нельзя допускать выпуск молоди горбуши в водотоки при температуре воды ниже 5 °C и без первичного прикорма (желательно до навески 1 г).

Крайне интересным оказалось сравнение двух выборок смолтов из р. Варзуга в одной и той же точке лова (правый берег реки) сбора

2022 и 2024 гг. В пробе 2024 г. на 1 июня температура воды составила 9.1 °C, в среднем индекс наполнения желудков составил 11.27% с максимумом у одной особи 119%. В то время как у смолтов, собранных 3 июня 2022 г. при температуре воды 8.7 °C, этот индекс был нулевым, а кормовые объекты не были обнаружены ни у одной особи. Это наблюдение также подтверждает высказанную нами гипотезу о чрезмерно большом количестве смолтов горбуши, скатывающихся в 2022 г. Даже в такой крупной реке, как Варзуга, не были обнаружены кормовые объекты у смолтов 2022 г., что указывает на то, что все кормовые объекты, скорее всего, были съедены смолтами, скатывающимися ранее (в 2022 г.). По нашей оценке, в р. Варзуга в 2022 г. скатилось 500–800 млн смолтов горбуши (расчѣтная величина) [Ефремов, 2023]. По сути, смолты горбуши скатывались по протяжѣнной реке, не имея возможности питаться и пополнять энергетические запасы на движение и рост. В Белое море выходили смолты с минимальным запасом жира, они оказывались в среде, где также отсутствовали кормовые объекты. В результате наступало истощение и гибель мальков. Как результат, в 2023 г. в реки Белого моря вернулось лишь около 2–3% (от прогнозных значений) производителей горбуши.

Заключение

Таким образом, обработка проб на питание в 2024 г. из двух рек 2022 г. и семи рек сбора 2024 г. позволила провести сравнение питания смолтов горбуши в условиях избытка смолтов – 2022 г., а также в условиях их низкой численности – 2024 г. Были выявлены кормовые объекты, избираемые смолтами горбуши в период покатной миграции в реках, а также постсмолтами после перехода в распресненнѣе воды эстуариев, а далее – в солѣные воды морей. Максимальное количество кормовых объектов (принадлежащих пяти семействам беспозвоночных) обнаружено в более южной р. Кереть, в то же время 4 вида кормовых объекта обнаружено в северной р. Ура. Основным фактором разнообразия кормовых объектов стали температурные условия и развитие кормовых объектов в той или иной реке. В условиях низких тем-

ператур воды и из-за позднего срока отлова питание смолтов отсутствует в северных реках на относительном краю ареала. В случае холодной затяжной весны и позднего прогрева воды на краю ареала в северных широтах высока вероятность гибели большого количества смолтов в реках из-за отсутствия кормовых объектов. В 2022 г. при скате в реках и в ходе морского этапа миграции к местам нагула смолты и постсмолты горбуши были ограничены в кормовых объектах, что предположительно привело к их гибели в Белом море. Косвенным свидетельством сокращения численности популяции горбуши Белого моря стали крайне низкие по численности подходы горбуши в 2023 и 2025 гг.

Сравнение питания смолтов горбуши показало, что наибольшая наполненность желудков наблюдается у молоди при относительно более высокой температуре воды до +15 °С в более ранние календарные даты. В зависимости от протяжённости рек, наличия горных массивов в верховьях или наличия водохранилищ скат смолтов горбуши происходит в различных температурных условиях. Более короткие водотоки прогреваются быстрее, идёт более интенсивное развитие кормовых объектов, смолты начинают питаться раньше, что должно приводить к большему проценту выживания смолтов и возврата производителей горбуши. Смолты из более южных рек в общем стаде горбуши имеют преимущество над смолтами, отстающими в развитии из более холодных рек с более поздним прогревом воды.

В начале ската, независимо от широтного расположение водотока, смолты горбуши имеют равные размерно-массовые характеристики, определяемые питательными веществами, запасёнными в икринках. Разнокачественность стада горбуши формируется в зависимости от климатических факторов, наличия кормовых объектов в водотоках и индивидуальных особенностей рек.

Вклад авторов

Ефремов Д.А. – сбор, фиксация материала, анализ, описание данных, обсуждение результатов, написание публикации. Распутин Е.Н. – анализ, описание данных, обсуждение

результатов, подготовка публикации. Шульгина Н.С. – подготовка и оформление публикации.

Финансирование

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 24-14-00074).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Этическое одобрение не требовалось, поскольку образцы были собраны в ходе рутинных ихтиологических исследований, и никаких экспериментальных процедур над живыми животными не проводилось.

Литература

- Азбелев В.В. О научно-исследовательских работах по повышению эффективности акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Белого и Баренцева морей // Научно-техн. бюлл. ПИНРО. 1960. № 4. С. 14.
- Азбелев В.В., Яковенко А.А. Материалы по акклиматизации горбуши в бассейне Баренцева и Белого морей // Труды ПИНРО. 1963. № 15. С. 7–26.
- Бакштанский Э.Л. Воздействие хищников на молодь горбуши *Onchorhynchus gorbuscha* (Walb) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) в Белом и Баренцевом морях // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, № 1. С. 30.
- Бакштанский Э.Л. Наблюдения за скатом молоди горбуши и кеты на Европейском Севере // Труды ПИНРО. 1963. № 15. С. 35–43.
- Бакштанский Э.Л. Основные трудности акклиматизации горбуши в Северной Атлантике // Тез. докл. 9-й Сессии учёного совета по проблемам «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера». Петрозаводск, 1974. С. 277–279.
- Веселов А.Е., Павлов Д.С., Барышев И.А. и др. Полиморфизм покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56, № 5. С. 571–576. DOI: 10.7868/S0042875216040196
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 1. С. 45–45. DOI: 10.7868/S0042875215010063
- Ефремов Д.А. Воспроизводство горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в реках Белого моря и её воздействие на аборигенные виды // В мат. Всероссийской науч-

- но-практической конференции «Лососёвые рыбы: биология, воспроизводство, промысел», г. Мурманск, РФ, 23–24 марта 2023 г. / науч. ред. К.М. Соколов; ПИПРО им. Н.М. Книповича. Мурманск, 2023. 123–131 с.
- Ефремов Д.А. Воспроизводство горбуши (*Onchorhynchus gorbusha*) и её влияние на аборигенные лососёвые виды рыб на Северо-Западе России // В тез. докл. Всероссийской научной конференции с международным участием, посвящённой 70-летию лаборатории ихтиологии (экологии рыб), 90-летию В.Н. Яковлева и 95-летию А.Г. Поддубного «Современные проблемы ихтиологии континентальных водоёмов». Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, п. Борок, Россия. 11–15 ноября 2024 г. / отв. ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филигрань, 2024. С. 25–26.
- Зубченко А.В. Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России / А.В. Зубченко, А.Е. Веселов, С.М. Калужин. Петрозаводск-Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.
- Коваль М.В., Тепнин О.Б., Коломейцев В.В. Температурные критерии для оценки выживаемости молоди камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Мат. Отчётной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2021 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2022.
- Кучко Я.А.; Ильмаст Н.В., Кучко Т.Ю. Методы сбора и обработки проб зоопланктона на пресноводных водоёмах. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 26 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Тарасюк Е.В. Влияние возраста начала кормления и температуры на рост молоди горбуши // Тр. Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2003. Т. 5. С. 85–98.
- Чертопруд М.В.; Чертопруд Е.С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. М., 2005. 185 с.

START FEEDING OF JUVENILE PINK SALMON (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*) IN RIVERS, ESTUARIES AND SEA OF NORTHWEST RUSSIA, AND FACTORS INFLUENCING IT

© 2025 Efremov D.A., Rasputina E.N., Shulgina N.S.

Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Russia
e-mail: *denisefremov@list.ru

Pink salmon smolts were collected during the 2024 downstream migration of the spawning season of 2023 odd-line spawners from rivers of the White and Barents seas, under various temperature conditions. Stomach fullness, prey composition and differences in their qualitative composition depending on the water body within the latitudinal geographic profile were analyzed. The experiment examined the start feeding patterns of pink salmon smolts from the 2022 downstream migration of 2021 the odd-line spawners, depending on water salinity (sea, estuary, river). Differences in the qualitative composition of food items were identified between pink salmon smolts in experimental cages located in areas with different salinity levels. The hypothesis of a catastrophic mortality of pink salmon smolts in the White Sea during the 2022 downstream migration due to a lack of food resources and depletion is confirmed. The reason for the low abundance of pink salmon spawners during the 2023 spawning run is substantiated. The qualitative and quantitative feeding characteristics of pink salmon smolts of the 2024 downstream run of the 2023 odd-line spawners were studied, and samples from 7 rivers were analyzed. A comparative analysis of the pink salmon smolts feeding patterns during the 2022 and 2024 downstream migrations from the Varzuga and Indera rivers was conducted.

Key words: pink salmon *Oncorhynchus gorbusha*; smolts; nutrition; downstream migration, White Sea, Barents Sea, estuary, cage experiment, introduced species.

ДИНАМИКА СЕЗОННОГО ПИТАНИЯ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) В ПОЙМЕННОМ ОЗЕРЕ НА ТЕРРИТОРИИ САМАРСКОЙ ЛУКИ

© 2026 Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В.

Институт экологии Волжского бассейна РАН — филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, Тольятти, 445003, Россия
e-mail: kirilenkoelenav@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2025. После доработки 09.04.2026. Принята к публикации 06.05.2026

В статье проводится анализ динамики питания ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, проникшего в водоёмы бассейна р. Волга более семи десятилетий назад. Приводится информация о рационах питания особей разных возрастных групп в зависимости от сезона. Выявлено изменение спектра питания в соответствии с онтогенетическими и сезонными закономерностями. Показана тенденция увеличения потребления рыб как своей молоди, так и других видов, прослеживающаяся от весны к осени.

Ключевые слова: питание рыб, спектр питания, пойменные водоёмы, пойменные озёра, чужеродный вид, ротан, *Perccottus glenii*, Самарская область, Самарская Лука, молодь рыб, сеголетки.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-53-68

Введение

В результате сочетания геологических процессов, чередования трансгрессивной и регрессивной фаз колебаний уровня Каспийского моря, климатических изменений сформировалась долина реки Волга с её пойменно-островными экосистемами [Розенберг и др., 2007]. Пойменные озёра характеризуются замедленным водообменом, значительными сезонными колебаниями уровня и специфическим гидрохимическим режимом. Вокруг этих водоёмов складывается особый микроклимат, который оказывает заметное влияние на приозёрные экосистемы. Озёра являются не только важным звеном гидрографической сети региона, но и играют особую роль в поддержании биологического разнообразия [Морозова и др., 2002]. Часть пойменных озёр находится на территории национального парка «Самарская Лука», где не только флора и фауна, но и ландшафты и рельеф являются реликтовыми и уникальными [Обедиентова, 2017]. С 2009 г. нами проводятся ихтиологические исследования на озёрах «Самарской Луки».

В 1998 г. в водоёмах Мордовинской поймы, расположенной на территории Самарской Луки, впервые был обнаружен амурский все-

ленец – ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 [Евланов и др., 1998]. Этот вид характеризуется широкой экологической пластичностью и способен выживать в весьма неблагоприятных условиях [Кирпичников, 1945; Еловенко, 1985], занесён в список опасных инвазивных видов [Самые опасные..., 2018]. В настоящее время чужеродные виды считаются второй по значению угрозой биоразнообразию, одной из основных угроз естественным аборигенным экосистемам [Алимов и др., 2004].

Ротан – единственный представитель рода *Perccottus* семейства Odontobutidae отряда Perciformes. Предпочитает стоячие водоёмы, пруды, болота, заросшие и заболоченные озёра, старицы рек. Нативный ареал охватывает северо-восток полуострова Корея, Северный Китай, Приморье, нижнее и среднее течение Амура [Атлас пресноводных рыб, 2002]. Миграция и вселение видов благодаря естественному расширению ареала, преднамеренной интродукции и реинтродукции значимых видов (случайное вселение), а также антропогенному воздействию на водные экосистемы способствовали распространению инвазивных видов рыб на разные территории. К настоящему времени ротан широко расселился в водоёмах северо-запада Евра-

зии, отмечен в бассейнах многих крупных рек [Болонев и др., 2006; Решетников, 2009; Лукина, 2011]. В современный ареал ротана также входит бассейн Средней Волги [Евланов и др., 1998; Ручин, 2004; Кириленко, Шемонаев, 2011].

В последние годы появились публикации результатов исследований образа жизни этого вселенца в водоёмах разных регионов России. Ряд работ посвящён изучению питания ротана, они дают общее представление о разнообразии потребляемых этим видом организмов [Спановская и др., 1964; Еловенко, Климова, 1983; Еловенко, 1984; Решетников, 2001; Горлачев, Горлачева, 2014; Щербакова и др., 2017; Кириленко и др., 2018 и др.]. Есть работы, позволяющие сравнить спектры питания ротана в естественных и искусственных водоёмах [Дгебуадзе, Скоморохов 2005; Горлачева, 2008], нативного и приобретённого ареалов [Плюснина, 2008]. Некоторые работы рассматривают питание в зависимости от возраста изучаемого объекта [Матвеев и др., 2018]. Европейские исследователи оценивали сходство рационов инвазионного ротана и местного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), сосуществующих в системе р. Нида (Польша) [Szczerbik et al., 2023], пластичность рациона инвазионного вида [Ercoli et al., 2024], а также экологию питания ротана в стоячих и проточных водоёмах в течение тёплого периода [Kati et al., 2015]. Сезонные изменения питания ротана представлены в публикации Е.А. Интересовой и С.Н. Решетниковой (2020) на основе материалов из пруда, расположенного в южно-таёжной подзоне Западной Сибири. Исследования по сезонному питанию ротана из других регионов нашей страны отсутствуют.

Цель настоящего исследования – изучить возрастные изменения питания ротана в течение тёплого сезона в естественном пойменном водоёме, расположенном на территории национального парка «Самарская Лука».

Материал и методика

Материал собирался в прибрежной части пойменного озера Круглое, расположенного на территории Самарской Луки примерно в 1 км к югу от деревни Кольцово (Ставрополь-

ский район Самарской области, координаты озера: 53.178960 с.ш., 49.430645 в.д.).

Взятие проб проводилось с мая по октябрь 2018 г. два раза в месяц (в июне и октябре одна выемка) в зарослях макрофитов. Для отлова ротана использовалась мальковая волокуша с ячеей 5 мм, длиной 7 м и высотой 1.5 м, лов рыбы проводили в утреннее время (9:00–10:00). Для остановки процесса переваривания материал фиксировался сразу после поимки 4%-ным раствором формалина. Всего были изучены 363 особи ротана разных возрастных групп.

Все отловленные экземпляры измерялись с точностью до 1 мм и взвешивались с точностью до 0.1 г. Возраст определяли по отолитам [Правдин, 1966]. Обработка материала по питанию проводилась согласно общепринятым методикам [Методическое пособие..., 1974]. Устанавливалась общая фактическая масса содержимого всего желудочно-кишечного тракта и отдельных компонентов пищи. Значения отдельных видов и групп кормовых организмов в питании ротана оценивались в процентах по массе и частоте встречаемости. Интенсивность питания рыб изучали по общим индексам наполнения желудков в промиллях (‰) [Руководство..., 1961]. Пищевые объекты определялись до возможных таксономических групп в зависимости от степени их разрушения в желудочно-кишечном тракте [Руководство..., 1961; Методическое пособие..., 1974].

Так как некоторые авторы [Kati et al., 2015; Интересова, Решетникова, 2020; Szczerbik et al., 2023] приводят сведения о составе пищи ротана относительно его размеров, мы посчитали необходимым привести наши данные о соответствии возраста и размеров выловленных нами рыб (табл. 1).

Результаты и обсуждение

Озеро Круглое находится в лесном массиве. Берега практически вплотную окружены пойменным лесом. Озеро представляет собой непроточный замкнутый водоём естественного происхождения с илистым дном, его глубина ≤ 4 м, средняя глубина ≤ 2 м, площадь равна 0.47 га, периметр – 457 м. По физико-химическому состоянию озеро характе-

Таблица 1. Размерно-возрастная характеристика ротана оз. Круглое, 2018 г.

Возраст	Размеры особей, мм		Количество особей, экз.
	Среднее значение SL	min–max SL	
1+	68.0±1.7	55–79	69
2+	95.3±2.0	80–114	99
3+	130.0±1.4	115–140	103
4+	149.2±1.7	141–164	66
5+	172.7±2.6	168–177	10
6+	197.0±1.0	196–198	10

ризуется средней щелочной средой pH 8.57–9.15 [Халько и др., 2019]. В последней декаде июня в нём интенсивно развиваются макрофиты: телорез (*Stratiotes aloides*), элодея канадская (*Elodea canadensis*), роголистник темно-зелёный (*Ceratophyllum demersum*), многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrrhiza*), ряска малая (*Lemna minor*), вдоль берега зарастает рогозом *Typha angustifolia* (рис. 1).

В период половодья (последняя декада апреля – середина июня) озеро сообщается с Саратовским водохранилищем. С мая по сентябрь уровень воды в озере, как правило, снижается и связь с водохранилищем прерывается. На озере обнаружено несколько хаток бобров. Ихтиофауна озера представлена серебряным карасём (*Carassius gibelio*

Bloch, 1783), верховкой (*Leucaspis delineatus* Heckel, 1843), вьюном (*Misgurnus fossilis* Linnaeus, 1758) и чужеродным видом – ротаном (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) [Кириленко, 2023].

В нашем исследовании в пищевом комке выделены следующие группы организмов: личинки амфибиотических насекомых – подёнок (Ephemeroptera), ручейников (Trichoptera), хирономид (Chironomidae) (до подсемейств); личинки наземных насекомых – бабочек (Lepidoptera) (гусеницы); стрекоз (Odonata) (личинки, имаго); имаго наземных насекомых (Insecta) – жуков (Coleoptera), двукрылых (Diptera), полужесткокрылых (Hemiptera); брюхоногие моллюски (Gastropoda) (до отрядов); рыба (до семейств, костные останки).

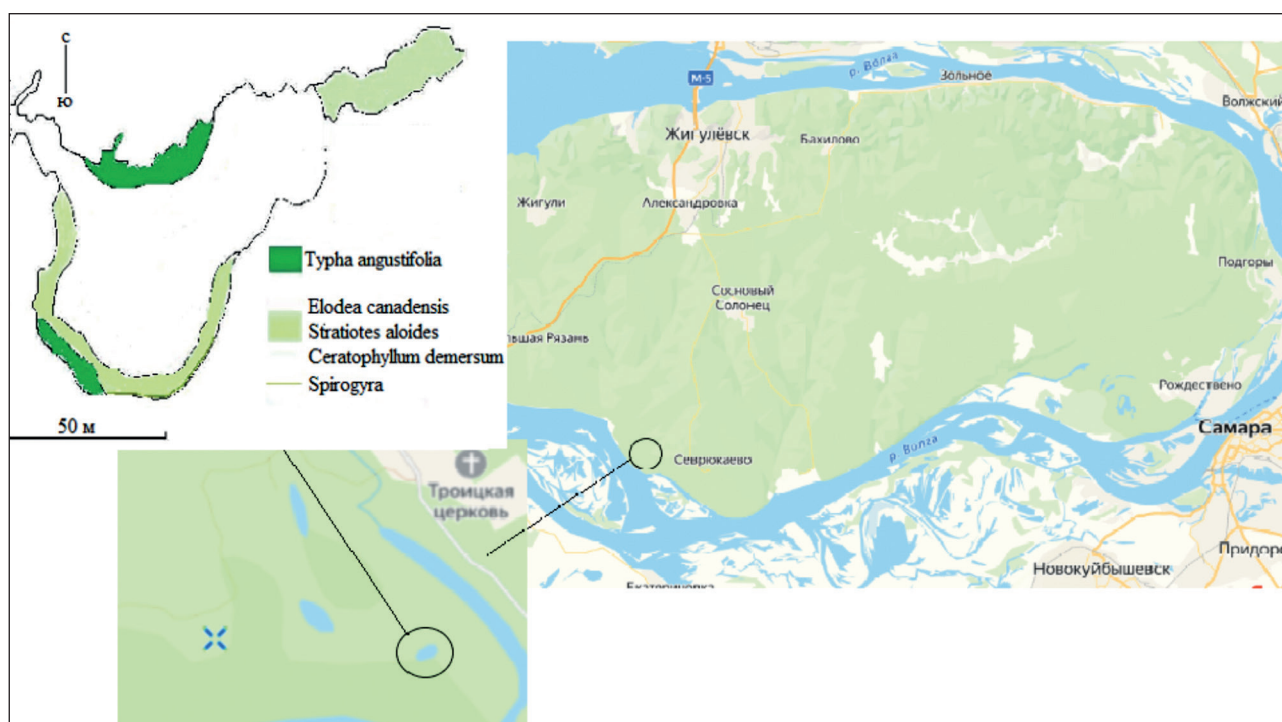


Рис. 1. Карта-схема оз. Круглое на территории Самарской Луки.

Таблица 2. Состояние пищевого комка разновозрастного ротана в тёплый период, 2018 г.

Возраст	1+			2+			3+			4+			5+	6+
	В	Л	О	В	Л	О	В	Л	О	В	Л	О	О	Л
Кол-во исследованных ЖКТ, экз.	24	28	17	23	64	12	16	57	36	12	44	10	10	10
Кол-во пустых ЖКТ, шт.	0	10	0	0	12	3	0	12	5	0	10	0	0	0
Общий индекс наполнения, ‰	558,6	274,7	449,2	553,7	148,9	27,2	492,1	121,8	194,4	332,2	108,8	95,1	89,2	17,8

Примечание: В – весенний период (май), Л – летний период (июнь, июль, август), О – осенний период (сентябрь, октябрь).

В озере Круглое в весенне-осенний период нами были выловлены ротаны возрастом от 1+ до 6+. Наиболее массово представлены особи возраста 2+, 3+. Так как рыбы возрастом 5+ и 6+ в сезонных уловах не встречались регулярно, мы их не будем учитывать при дальнейшем обсуждении. Исследование содержимого желудочно-кишечного тракта рыб показало, что чуть более 14% из них были пустыми, остальные содержали пищевой комок из разложившихся, полуразложившихся и неразложившихся (определяемых) фракций (табл. 2).

Представители отрядов Cladocera и Sclerodonta отмечены в желудочно-кишечных трактах рыб настолько в малых количествах, что при расчётах этими показателями пришлось пренебречь. Хочется отметить отсутствие в пище ротана двустворчатых моллюсков, хотя в фауне водоёма они присутствуют [Михайлов, 2018], при этом брюхоногие моллюски в его пищеварительном тракте встречаются постоянно независимо от месторасположения водоёма [Дгебуадзе, Скоморохов 2005; Горлачева, 2008; Журавлев, 2012; Щербаква и др., 2017; Kati et al., 2015]. Скорее всего, потребление ротаном брюхоногих моллюсков связано с их образом жизни. Эти виды моллюсков постоянно передвигаются по растительности, чем привлекают внимание рыб, в отличие от двустворчатых, которые лежат неподвижно на дне. Так как большинство объектов питания ротана связаны с водной растительностью, это указывает на то, что он собирает свою добычу с подво-

дных растений, а не непосредственно со дна [Grabowska et al., 2009].

Наибольшая интенсивность питания отмечена в весенний период у особей всех возрастных групп. Об этом свидетельствует общий индекс наполнения желудочно-кишечных трактов рыб (см. табл. 2). В целом интенсивность питания ротана снижается от весны к осени. Данный факт можно объяснить тем, что в желудочно-кишечном тракте рыб в осенний период в основном встречались кости рыб, имеющие малый вес по сравнению с остатками раковин моллюсков и хитиновым покровом беспозвоночных. Довольно низкую наполненность желудочно-кишечного тракта демонстрировали рыбы из венгерских водоёмов, что не зависело от размеров рыб, времени года и среды обитания [Kati et al., 2015].

В пищевом комке ротана обнаружены определяемые фрагменты представителей зоопланктона, макробентоса и рыб (табл. 3).

Установленные кормовые объекты относятся к 15 отрядам, 30 семействам, 34 родам. Наиболее широко в пищевом комке ротана представлена группа макрозообентоса (29 родов). Таксономическое разнообразие кормовых объектов ротана меняется в зависимости от типа водоёма и региона исследований. Например, по данным Журавлева [2012], в пойменном озере устья р. Касмала Алтайского края спектр питания ротана отличался однообразием, была отмечена только собственная молодь. В водоёмах Московской области Рузского района, наоборот, спектр питания вида

Таблица 3. Таксономический состав объектов в пищевом комке ротана

Кормовой объект	Таксон			
	Отряд	Семейство	Род	
Зоопланктон	Cladocera	Chydoridae	<i>Eurycerus</i>	
		Sididae	<i>Diaphanosoma</i>	
	Copepoda	Cyclopidae	<i>Cyclops</i> , наупл	
Макрозообентос	Rissoiformes	Bithyiidae	<i>Bithynia</i>	
	Vivipariformes	Viviparidae	<i>Viviparus</i>	
	Lymnaeiformes	Planorbidae		<i>Planorbis</i>
				<i>Anisus</i>
				<i>Armiger</i>
		Lymnaeidae	<i>Lymnea</i>	
	Coleoptera	Curculionidae	<i>Bagous</i>	
		Halipidae	<i>Halipus</i> , larvae	
		Chrysomelidae	<i>Donacia</i> , imago	
		Dytiscidae	<i>Colymbetes</i> , imago	
			<i>Colymbetes</i> , larvae	
		Scirtidae	<i>Elodes</i> , larvae	
		Halipidae	<i>Halipus</i> , imago	
	Diptera	Chironomidae	<i>Cricotopus</i> , larvae	
			<i>Cricotopus</i> , pupae	
			<i>Chironomus</i> , larvae	
		Tipulidae	<i>Tipula</i> , larvae	
		Culicidae	<i>Culex</i> , larvae	
			<i>Culex</i> , pupae	
		Chaoboridae	<i>Chaoborus</i> , larvae	
		Stratiomyidae	<i>Stratiomys</i> , larvae	
		Ephemeroptera	Caenidae	<i>Caenis</i> , larvae
			Baetidae	<i>Cloeon</i> , larvae
	Hemiptera	Corixidae	<i>Sigara</i> , larvae	
			<i>Sigara</i> , imago	
		Notonectidae	<i>Notonecta</i> , imago	
	Lepidoptera	Pyrilidae	<i>Parapoynx</i> , larvae	
<i>Elophila</i> , larvae				
Odonata	Coenagrionidae	<i>Erythromma</i> , larvae		
	Corduliidae	<i>Somatochlora</i> , larvae		
	Libellulidae	<i>Sympetrum</i> , imago		
Trichoptera	Phryganeidae	<i>Agrypnia</i> , larvae		
Isopoda	Asellidae	<i>Asellus</i>		
Рыбы	Perciformes	Odontobutidae	<i>Percottus</i>	
	Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Leucaspius</i>	

очень широк и включал 45 групп организмов [Дгебуадзе, Скоморохов, 2005]. В торфяных карьерах Тверской области Канаковского района, кроме насекомых и собственной молоди, встречались метаморфизирующие головастики [Плюснина, 2008]. В пруду юж-

но-таёжной подзоны Западной Сибири в пищевом комке ротана идентифицировано 15 компонентов, включая личинок амфибиотических насекомых, водных беспозвоночных (личинки хирономид, моллюски), рыб и их икру, земноводных, а также растительность

[Интересова, Решетникова, 2020]. Во Влоцлавском водохранилище (р. Висла, Балтийский бассейн, Польша) всего было выявлено 50 категорий пищи, включая ракообразных, насекомых, моллюсков, кольчатых червей, паукообразных, рыб и земноводных. Основную часть рациона составляли личинки хирономид, моллюски, амфиподы и личинки веснянок [Grabowska et al., 2009], последние две группы полностью отсутствовали в нашем исследовании. В низинных каналах и старицах р. Тиса (приток Дуная, Венгрия) наиболее многочисленными компонентами пищи были двукрылые (в основном личинки хирономид), личинки подёнок (Ephemeroptera), личинки стрекоз (Zygoptera), ракообразные (Crustacea), а наибольшую долю в биомассе составляли моллюски [Kati et al., 2015], полностью отсутствовавшие в питании ротана из водотока, отводящего воду с рыбной фермы, расположенной в долине р. Нида (Польша) [Szczerbik et al., 2023].

Весной и летом рацион молоди ротана был более разнообразным, чем осенью (рис. 2). В весенне-летний период наибольшее значение по массе имели брюхоногие моллюски (суммарная доля >34% и 47% соответственно) и представители двукрылых, которые массо-

во отмечены в кишечниках рыб (100% ЧВ), в основном это личинки хирономид, составляющие более 12% массовой доли пищи. В водоёме южно-таёжной подзоны Западной Сибири в весеннее время у мелких особей ротана основу питания составляли личинки хирономид, присутствующие почти во всех пищеварительных трактах с пищей [Интересова, Решетникова, 2020], что согласуется с нашими данными. Но в отличие от нашего региона в пище ротана в незначительных количествах встречалась икра рыб [Интересова, Решетникова, 2020].

В нашем исследовании относительно высокая массовая доля жуков в питании молоди ротана (11%) обусловлена особенностями расположения озера, которое окружено лиственным лесом, образующим над озером полог. Многочисленные жуки и их личинки, питающиеся листьями деревьев, постоянно падают в воду и становятся добычей рыб. Летом в пищевом комке нескольких особей ротана (1+, LC = 72 мм) отмечены представители пресноводных равноногих раков – водяные ослики *Asellus aquaticus*, питающиеся разлагающимися в воде листьями деревьев [Боголюбов, Кравченко, 2018], попадающими в озеро с близлежащих деревьев лесного мас-

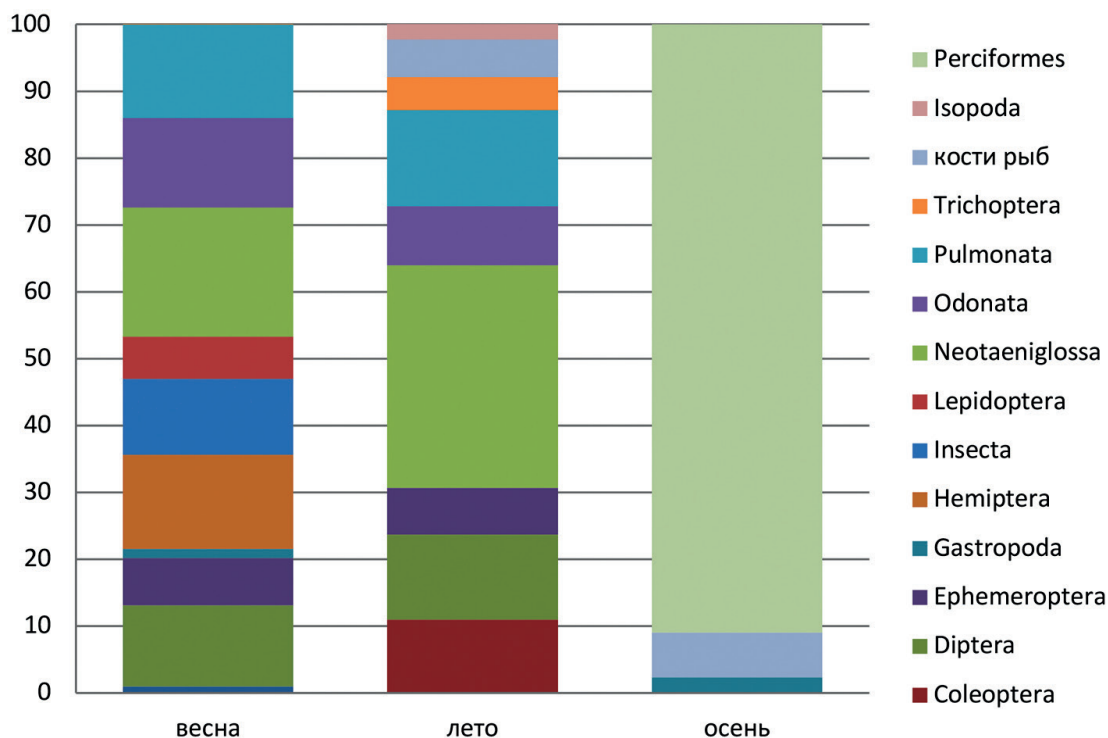


Рис. 2. Сезонные изменения питания ротана, возраст 1+, 2018 г.

сива. Схожие данные зафиксированы в стоячей среде обитания старицы р. Тиса (второй по величине приток Дуная), где в весеннее время *Asellus aquaticus* составляли основную часть рациона молодых ротанов [Kiti et al., 2015]. В низинном ручье Хеё (приток р. Тиса, Венгрия) группа ракообразных, представленная в основном *Asellus aquaticus* и *Synurella ambulans*, также была основным объектом охоты по относительной численности во все сезоны [Somogyi et al., 2023].

Доля беспозвоночных значительно снижалась к осени, сменяясь рыбным компонентом: собственной молодью (сеголетками), от фрагментов отдельных костей до полупереваренных остатков, которые достигали по массе почти 98%. Младшая возрастная группа (1+) ротана на питание рыбой переходит с середины августа при достижении размера 79 мм. Благодаря порционному и растянутому нересту с июня по август, пополнение популяции ротана происходит на протяжении всего вегетативного сезона, что способствует присутствию в водоёме сеголеток размером от 11 до 44 мм [Кириленко, Шемонаев, 2016а; 2018]. В зависимости от условий обитания рыбная пища может встречаться в желудочно-кишечных трактах ротана на 1–2-м году жизни при достижении им размеров от 45–50 мм [Nyeste et al., 2017], от 60 мм [Grabowska et al., 2009; Kati et al., 2015], от 87 мм [Ercoli et al., 2024].

Возрастная группа 2+ в течение сезона преимущественно потребляла амфибиотических насекомых различных таксонов (рис. 3). Из насекомых по массе чаще всего встречались двукрылые (>67 % – весной и 47% – осенью), среди которых отмечены личинки комаров-звонцов Chironomidae, личинки и куколки кровососущих комаров рода *Culex*. Весной в кишечниках исследованных рыб массово отмечены виды двукрылых сем. Chironomidae – *Cricotopus bicinctus* (Meigen, 1818), распространённые в водотоках разного типа, в том числе бассейна Средней Волги [Зинченко, 2011]. Вид обитает на глубинах до 4 м, встречается с мая по сентябрь в малопроточных участках побережья в зарослях макрофитов. Лёт имаго растянут, пики вылета приходятся на май, июнь и июль. Для интенсивного роения комаров и откладки яиц оптимальная

температура воды 10–11 °С [Зинченко, 2011]. По нашим наблюдениям, 2 мая температура воды в прибрежной зарослевой части озера на глубине 80 см составляла 15 °С, создавая благоприятные условия для развития комаров. В разливе, закрывшем наземную растительность вокруг юго-восточной части озера, вплоть до лесного дубового массива, температура воды на глубине 20 см была 18,8 °С. Результатом, создавших благоприятных условий для развития насекомых, явилась 100%-ная встречаемость хирономид в кишечниках рыб. Осенью двукрылые насекомые продолжали массово встречаться в пище, но в отличие от весеннего и летнего периода это были личинки комаров семейства Chaoboridae. Так как комары этого семейства характеризуются синхронностью появления [Mandaville, 1999], это, скорее всего, объясняет их активное потребление рыбами в указанный период. Kiti с соавторами [2015] также отмечает, что Chaoboridae и личинки хирономид были самыми важными категориями пищи ротана осенью в стоячих водах р. Тиса.

Весной среди представителей бабочек в кишечниках ротана единично отмечены личинки (гусеницы) бабки-зеленушки *Somatochlora*, в то время как личинки огнёвок *Parapoynx* встречались немного чаще. Это связано с доступностью бабочек для ротана, так как личинки бабки-зеленушки живут на дне водоёмов, прячутся в песке, иле и под камнями, а гусеницы телорезной огнёвки *Parapoynx* чаще всего держатся под водой в пазухах листьев телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*) [Боголюбов, Кравченко, 2018] и являются более легкой добычей. Согласно общепринятой классификации, ротан имеет конечный рот [Атлас пресноводных рыб..., 2002], а положение рта находится в прямой связи со способом питания рыб и характеризует ротана больше, как хищника, а не как рыбу, роющуюся в грунте [Анисимов, Лавровский, 1983].

Летом удельный вес собственной молоди в пищевом комке ротана достигал почти 70%. Для рыб размером от 80 мм и более доступными уже являются молодь и сеголетки ротана, массовое появление которых приходится на вторую декаду июня, начало июля [Воско-

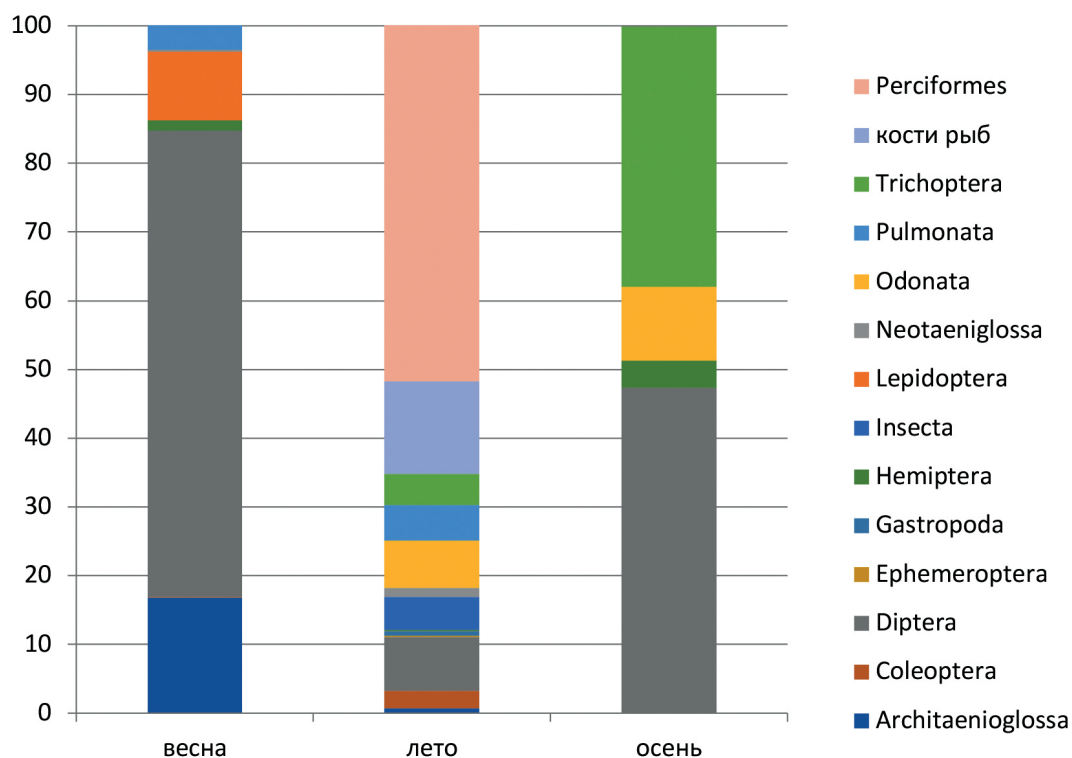


Рис. 3. Сезонные изменения питания ротана, возраст 2+, 2018 г.

бойникова, Павлов, 2006], что позволяет их активно выедать более крупным особям. Не только в нашем регионе ротан предпочитает рыбу, подобное пищевое поведение он проявляет на территории Польши в водотоке, отводящем воду с рыбной фермы, расположенной в долине р. Нида, где в летний период при размерах тела >105 мм он питался собственной молодью и *Cyprinus carpio*. На долю *C. carpio* приходилось более 80% рыбы, потребляемой *P. glenii* [Szczerbik et al., 2023].

Кроме рыбы, пища ротана содержала разнообразных беспозвоночных, однако числовые показатели по массе колебались в пределах 0.2–7.8%. Среди насекомых встречались имаго водных жуков-плавунчиков рода *Haliphys*, жуков плавунцов рода *Colymbete*, прибрежно-водных жуков листоедов-радужниц рода *Donacia*, которыми наиболее богата фауна озёр, рек и искусственных прудов. Виды *Donacia aquatica* и *D. Cinerea* обитают во всех типах водоёмов, причём первый из этих видов развивается на разных водных растениях, а второй – главным образом на рогозе (*Typha*) [Беньковский, 2015]. Как правило, *Donacia* относятся к дневным насекомым, которые сидят на верхней поверхности плавающих листьев водных растений, а при неблагоприятных

условиях или опасности жуки забираются в пазухи листьев, в цветки, уходят на подводные части растений или на нижнюю сторону плавающих на воде листьев [Беньковский, 2015]. Скорее всего, именно в такие моменты они становятся добычей ротана. В июне, помимо личинок и куколок *Chironomidae*, в пище отмечены личинки мухи-львинки (*Stratiomys*), что соответствует развитию этих насекомых, выход которых происходит в летне-осенний период. Личинки этого рода являются детритофагами и обитают в стоячей воде, питаются органическим детритом, разлагающимися листьями и водорослями [Нестеренко, 2014].

Чередование основных пищевых объектов ротана данной возрастной группы можно объяснить массовым развитием представителей двукрылых сем. *Chironomidae* весной, сменяющимся массовым появлением и развитием собственной молоди летом и синхронным выходом личинок комаров семейства *Chaoboridae* осенью.

Проявляющаяся в раннем возрасте ротана склонность к каннибализму при длине тела 79 мм активизируется с возрастом и становится основным способом питания к возрасту 3+ (81.5%) и старше, когда длина тела достигает 115 мм и более (рис. 4 и 5). Помимо

собственной молоди в пищевом комке рыб встречались особи *Leucaspis delineatus* (см. рис. 4 и 5). В водоёме южно-таёжной подзоны Западной Сибири у особей размером более 115 мм также обнаружены в пищевом комке кости рыб, у наиболее крупной рыбы (SL 165 мм, масса 137.5 г) обнаружен 1 экз. остромордой лягушки *Rana arvalis* (длина тела 50 мм, масса 12.1 г). [Интересова, Решетникова, 2020]. Однако нами за всё время проведения исследований на озере Круглое не были обнаружены в пище ротана ни головастики, ни лягушки, хотя многие авторы отмечают употребление ими амфибий [Решетников, 2001; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005; Плюснина, 2008]. В европейских водоёмах основными объектами питания крупных ротанов являлась собственная молодь, верховка (*Leucaspis delineatus*) [Tambets et al., 2010], тупоносый бычок (*Proterorhinus semilunaris*) [Kati et al., 2015], охраняемая в Эстонии обыкновенная щиповка (*Cobitis taenia*) [Ercoli et al., 2024], охраняемая в Венгрии *Umbra krameri* [Somogyi et al., 2023]. Некоторые зарубежные авторы выдвигают предположение, что при проникновении ротана выше по течению Нарвского водохранилища может возникнуть угроза исчезновения охраняемого в Эстонии обыкновенного вьюна *Misgurnus fossilis* в связи со схожестью мест обитания и прямым хищничеством ротана [Ercoli et al., 2024]. В венгерском низинном канале (скорость течения 40–60 см/с), густо покрытом макрофитами, в рационе ротана рыба присутствовала круглый год, но весной и осенью встречалась редко, в то время как летом рыба была у каждой пятой особи [Kati et al., 2015]. В низинном ручье Хеё (приток р. Тиса, Венгрия) обнаружено сходство спектров питания в разных размерных группах ротана, но более крупные особи питались рыбой в относительно больших количествах [Somogyi et al., 2023], что согласуется с нашими данными.

В октябрьской пробе в пище ротанов возрастом 3+ были отмечены представители ветвистоусых ракообразных родов *Eurycerus*, *Diaphanosoma* – это широко распространённые роды, встречающиеся в водохранилищах, крупных и мелких озёрах, затонах рек,

прудах как в открытой части водоёмов, так и в зарослях [Мануйлова, 1964]. Виды рода *Eurycerus* появляются в водоёме ранней весной, цикл заканчивают поздней осенью [Баянов и др., 2015]. Как было сказано ранее, в расчётах данные показатели не отражены в связи с их ничтожными значениями. Как правило, представители зоопланктона встречаются у сеголеток и молоди, однако некоторые авторы также указывают на наличие в рационе взрослых ротанов ветвистоусых и веслоногих раков [Горлачева, 2008; Рафиков, 2018].

Среди жесткокрылых были встречены представители околотовных жуков долгоносиков рода *Vagous* (имаго), которые, по данным литературы, являются типичными обитателями пойменных лугов, концентрируются в мелководной прибрежной зоне и на влажной заросшей полосе берега рек и озёр на надводной части кормового растения [Дедюхин, 2012], приспособившиеся к ползанию по подводным частям растений [Беньковский, 2015], а также личинки плавунчиков рода *Haliphys*, являющиеся сапрофагами, совмещающие питание растениями (водорослями, водяными мхами) и разлагающимися органическими остатками (в основном растительного происхождения) [Шаповалов, 2009].

Ротан занимает нишу эврифага с широким спектром питания и проявлением хищнических повадок, его пищей становятся как крупные (рыба, клопы и личинки амфибиотических насекомых), так и мелкие движущиеся гидробионты (ракообразные и хирономиды) [Рафиков, 2018]. В целом в течение изученного периода рыбы потребляли широкий спектр самых разных кормов, который включает водную и воздушную компоненты, доступные по размеру. Водная компонента представлена в основном личинками амфибиотических насекомых, брюхоногими моллюсками, рыбой. В литературе под воздушной компонентой подразумеваются главным образом взрослые насекомые – имаго [Грибанов, 1948; Семко, 1954; Леванидов, 1969; Жульков, 1974; Зорбиди, 1977]. Однако полученные нами данные говорят о том, что ротан, помимо имаго насекомых, потребляет гораздо более широкий спектр кормов наземного происхождения – это личинки бабочек, жесткокрылых из

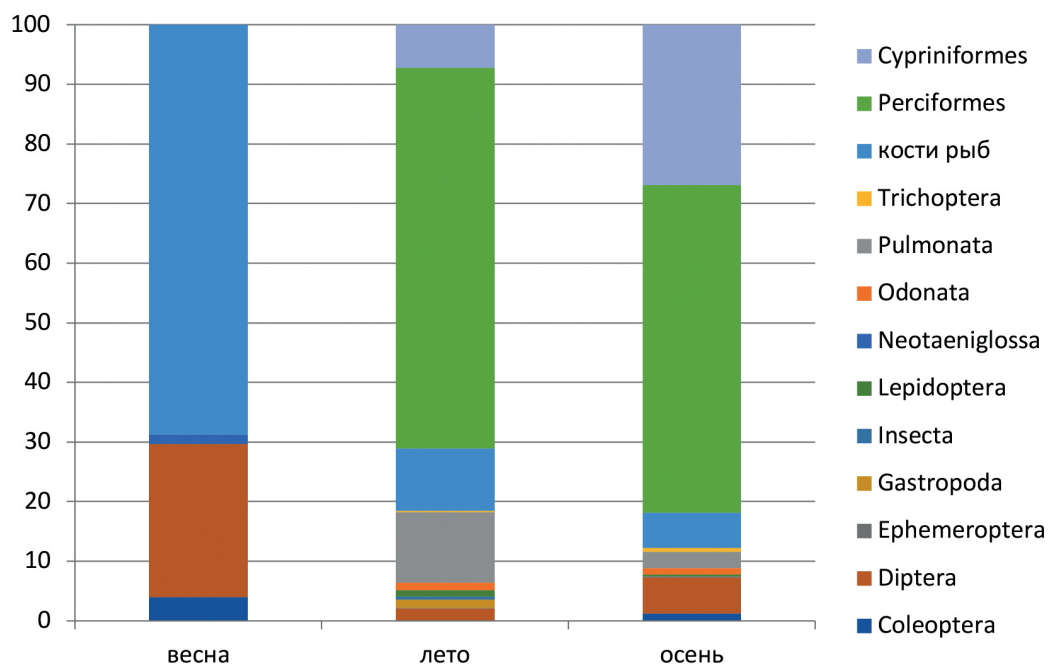


Рис. 4. Сезонные изменения питания ротана, возраст 3+, 2018 г.

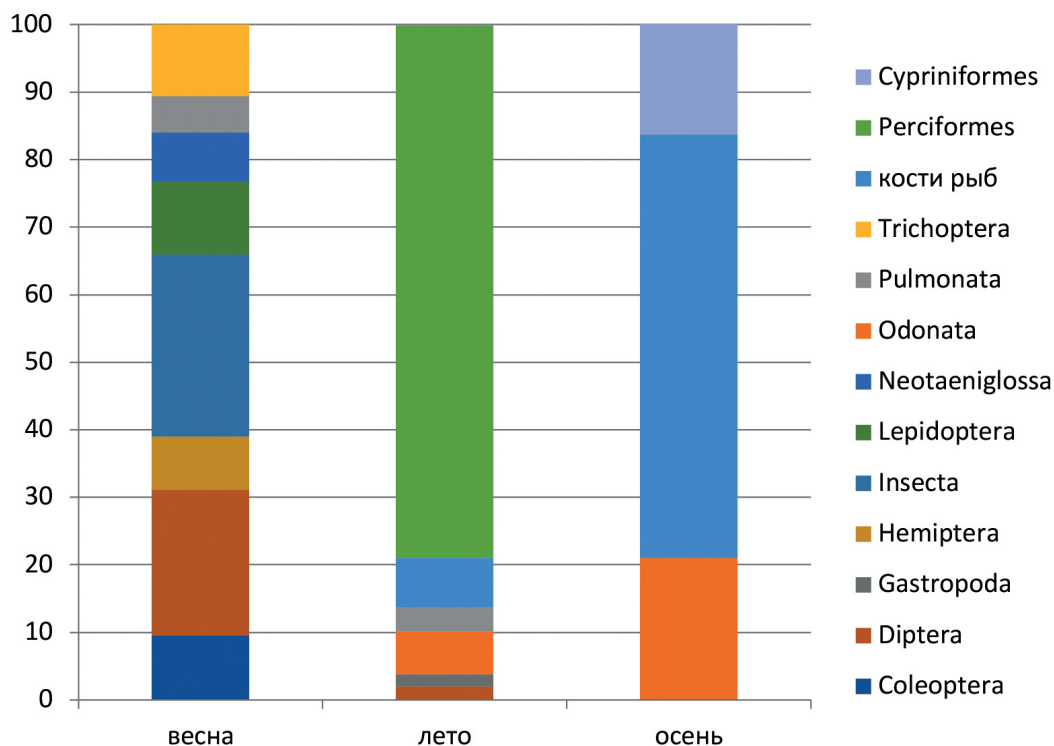


Рис. 5. Сезонные изменения питания ротана, возраст 4+, 2018 г.

семейства долгоносиков (жуков-слоников) и мух. В связи с этим более точным будет термин «наземная компонента» [Кузищин и др., 2015] для организмов, которыми может питаться ротан.

В рационе отмечаются разнообразные беспозвоночные, которые предпочитают водную растительность в виде субстрата или могут быть смыты дождём в водоём в пери-

од их бурного сезонного процесса роста на околководной растительности или падают в озеро с близлежащих деревьев. Можно отметить, что в весенний период рыбы питались макрозообентосом, составившим суммарно >70% (табл. 4). Наибольшей является доля хирономид, следующими по значимости были брюхоногие моллюски, остальные объекты встречались единично в незначитель-

ных количествах. В весенне-летний период разнообразие потребляемых беспозвоночных широкое, но уже летом происходит сокращение их потребления с одновременным увеличением интенсивности выедания ротаном собственной молоди, продолжающееся осенью. Общеизвестно, что по мере роста рыбы потребляют более крупные организмы, отличающиеся энергетически «выигрышной» калорийностью. В связи с тем что ротан не имеет плотных зубов и перед заглатыванием не способен предварительно раздробить раковину моллюска и хитиновый покров беспозвоночных – эти корма хуже поддаются перевариванию, – он переходит на питание рыбой. Охота на макрозообентос может быть более выгодной для мелких хищных рыб, потому что потребление рыбы вместо макробеспозвоночных может быть не только более энергозатратным [Polačik et al., 2009], но и более калорийным и легкоусвояемым [Кузьмина, 1982; Александров, 2001; Борисов и др., 2004]. В желудках ротана часто встречались непереваренные части беспозвоночных (голова, надкрылья, крылья, конечности, целые раковины), в то время как рыба переваривалась до скелета. От весны к осени наблюдается возрастание численности молоди ротана, связанное с его порционным нерестом и, следовательно, с постоянным пополнением популяции [Кириленко, Шемонаев, 2016а; 2018], локализация которой происходит исключительно в зарослевой части озера [Корляков, 2010; Корляков, Дубчак, 2010], что позволяет малоподвижному ротану [Рафиков, 2018; Кириленко, 2023] переходить на более доступный и обильный корм, концентрирующийся в зарослях высшей водной растительности. С ростом тела хищника увеличивается диапазон размеров добычи [Scharf et al., 2000], что позволяет ротану переходить с питания мелкими компонентами макрозообентоса на более крупные и рыбу.

В водоёме южно-таёжной подзоны Западной Сибири, в пруду у села Кудринка Томской области отмечается сужение спектра питания ротана с мая по октябрь, увеличение потребления рыбы в летний и осенний периоды, что согласуется с нашими данными [Интересова, Решетникова, 2020].

Авторы, изучавшие сезонную экологию питания ротана в Центральной Европе (Венгрия), отмечали, что состав рациона в основном зависел от размеров тела рыб, параметры которых оказывали более сильное влияние, чем место обитания и время года [Kati et al., 2015].

Другие авторы подчёркивают, что сезонность питания ротана обусловлена разной доступностью добычи. Ими было обнаружено, что в период нереста и выхода личинок рыб интродуцированный вид питается икрой и молодь в основном местных рыб [Somogyi et al., 2023].

Заключение

Таким образом, установлено, что сезонные изменения питания ротана выражены как у младших возрастных групп, так и у старших. Весной рыбы возрастом 1+ потребляли макрозообентос, предпочитая хирономид. У более крупных ротанов, помимо беспозвоночных, встречалась в небольших количествах рыба. В летний период в составе пищи всех групп сохранялось разнообразие личинок и имаго амфибиотических насекомых, водных и околородных беспозвоночных, у особей 1+ проявлялась склонность к хищничеству и каннибализму, что считается обычным явлением у более старших. При этом показатели индекса наполнения желудков к осени уменьшались. Данный факт связан, скорее всего, не с уменьшением интенсивности потребления кормов, а с увеличением доли рыбы в пище, которая в момент поимки исследуемых особей была в их кишечниках в виде костей. Вес даже нескольких позвоночных столбов минимален по сравнению с пустыми раковинами моллюсков или хитиновыми покровами беспозвоночных. С мая по октябрь спектр питания сужается. В течение тёплого периода рацион мелких ротанов был более разнообразным, при этом у крупных особей доля рыбы в спектре питания была выше.

Тенденция увеличения потребления рыб как своей молоди, так и других видов прослеживается от весны к осени. Растянутый нерест ротана, с июня по август, способствует пополнению популяции сеголетками на протяжении тёплого сезона и делает их доступной добычей для рыб более крупных размеров.

Таблица 4. Состав пищи ротана в озере Круглое в течение тёплого сезона 2018 года, % массы пищевого комка

Компонент пищевого комка и другие показатели	Таксон Весна		Время года		
			Лето	Осень	
Зоопланктон	Cladocera				0
	Copepoda			0	
	Всего			0	0
Макрозообентос	Gastropoda			2	4
		Rissoiformes	4	1	
		Vivipariformes	6	0	
		Lymnaeiformes	5	9	6
	Coleoptera		1	0	
		Chrysomelidae		1	
		Dytiscidae		0	0
		Halplidae			0
		Curculionidae			
		Scirtidae		0	
	Diptera	Tipulidae	1		0
		Chironomidae	37	1	
		Culicidae	6		
		Chaoboridae		1	4
		Stratiomyidae		2	
	Ephemeroptera		1		
		Caenidae		0	
		Baetidae			0
	Hemiptera	Corixidae	2	0	0
		Notonectidae	1		
	Lepidoptera		1	0	
		Pyralidae	4		0
	Odonata			0	
		Coenagrionidae	2	3	0
		Corduliidae	2		2
		Libellulidae		1	4
	Trichoptera		1	0	
		Phryganeidae		1	1
	Insecta		3	1	
	Isopoda			0	
Всего		77	23	21	
Рыбы	Perciformes		63	30	
	Sypriniformes		3	16	
	Кости рыб	23	11	33	
	Всего		23	77	79

Примечание: 0 – наличие компонента в пище в ничтожных значениях; пустые ячейки – отсутствие компонента в пище.

Пополняемая в течение вегетативного сезона популяция ротана использует практически всю кормовую базу водоёма – насекомых,

среди которых представители жесткокрылых, подёнок, бабочек, стрекоз, двукрылых разных семейств, брюхоногих моллюсков, взрослых

особей клопов, ветвистоусых ракообразных, а также собственную молодь и молодь других доступных рыб, подтверждая, что вид является неизбирательным хищником с широким спектром питания.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Особенности отклика природных сообществ на факторы глобального потепления на примере региональных экосистем». Регистрационный номер № 1024032700087-2-1.6.19;1.6.17.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и институциональные нормы по сбору и использованию рыб в научных исследованиях были соблюдены. Этическое одобрение для данного исследования не требовалось, поскольку оно включало плановый ихтиологический отлов и анализ содержимого желудков.

Литература

Александров Б.Г. Калорийность беспозвоночных Чёрного моря. I. Зоопланктон и мейобентос // Экология моря. 2001. Вып. 55. С. 5–10.

Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И., Паевский В.А., Резник С.Я., Кравченко О.Е., Гельтман Д.В. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 16–43.

Анисимов И.М., Лавровский В.В. Ихтиология: учеб. пособие для с.-х. вузов. М.: Высшая школа, 1983. 255 с.

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.

Баянов Н.Г., Макеев И.С., Фролова Е.А., Кравченко А.А. Планктоно- и бентофауна водных объектов Мордовского заповедника и прилегающих территорий // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 14. Саранск: Пушта, 2015. С. 35–60.

Беньковский А.О. Жизнь листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) // Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2015. 378 с.

Боголюбов А.С., Кравченко М.В. Компьютерный циф-

ровой атлас. 2018. <https://ecosystema.ru/04materials/guides/10water.htm>

Болонев Е.М., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Д. Ротан – амурский «завоеватель» в Байкальском регионе. Улан-Удэ: Изд-в Бурятского научного центра СО РАН, 2002. 45 с.

Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Коваль М.В., Шершнева В.И. Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Известия ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 355–367.

Воскобойникова О.С., Павлов Д.А. Личиночное развитие ротана-головешки *Perccottus glenii* (Perciformes, Gobioidae, Odontobutidae) в связи с происхождением рыб подотряда Gobioidae // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 6. С. 826–841.

Горлачева Е.П. Питание ротана *Perccottus glenii* Dübowski в бассейне Верхнего Амура // в кн. Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур / Л.А. Гретова; отв. ред. Е.А. Макаренко; РАН, Дальневосточное отделение, Биолого-почвенный институт. Владивосток: Изд-во Дальнаука, 2008. С. 287–293.

Горлачев В.П., Горлачева Е.П. Некоторые аспекты биологии ротана *Perccottus glenii* – чужеродного вида в бассейне реки Шилка // Учёные записки ЗабГУ. 2014. № 1(54). С. 65–69.

Грибанов В.И. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). Биологический очерк // Известия ТИНРО. 1948. Т. 28. С. 43–101.

Дребуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Düb. (Odontobutidae, Pisces) озёрной и прудовой популяции // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере им. И.Ю. Зографа. М., 2005. Т. 9. С. 212–231.

Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Изд-во Удмуртского университета, 2012. 340 с.

Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: Изд-во Института экологии Волжского бассейна РАН, 1998. 222 с.

Еловенко В.Н., Климова С.Е. Пищевые взаимоотношения ротана с гидробионтами рыбоводных прудов // Тез. докл. 1-го Всесоюзного симпозиума «Теоретические основы аквакультуры». М., 1983. С. 110–111.

Еловенко В.Н. Морфо-экологическая характеристика ротана *Perccottus glenii* Düb. в границах естественного ареала и за его пределами: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.

Журавлев В.Б. Морфоэкологическая характеристика ротана [*Perccottus glenii*] пойменных водоёмов верхнего течения Оби // Вестник НГАУ. 2012. 2(23). Ч. 2. С. 28–31.

Жульков А.И. О суточном ритме питания смолтов сими *Oncorhynchus masou* (Brevoort) и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в устье р. Богатой // Известия ТИНРО. 1974. Т. 93. С. 35–41.

Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бас-

- сейна Средней и Нижней Волги (атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
- Зорбиди Ж.Х. Суточный ритм питания молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) озера Азабачьего // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 1(102). С. 182–184.
- Интересова Е.А., Решетникова С.Н. Первые данные о сезонных изменениях в питании ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) на юге Западной Сибири // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60, № 1. С. 120–124.
- Кириленко Е.В. Питание ротана *Perccottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) в пойменных водоёмах Саратовского водохранилища / Известия Самарского научного центра РАН. 2023. Т. 25, № 5. С. 132–139.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Данные о морфологии и биологии ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 из озера Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 1. С. 207–21.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Половой состав и сроки нереста ротана-головешки *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) из озера Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища // Материалы 8-й Международной научно-практической конференции «Татищевские чтения: Актуальные проблемы науки и практики». В 5 т. Тольятти: Изд-во Волжского университета им. В.Н. Татищева, 2016а. Т. 2. С. 128–132.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Некоторые черты биологии сеголетков ротана-головешки в пойменном озере НП «Самарская Лука» // в сб. Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6. Мат. Международной конференции, приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции / отв. ред. Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов. Тольятти, 2018. С. 128–129.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Питание ротана *Perccottus glenii* (Pisces, Odontobutidae) в пруду пос. Смольный (Республика Мордовия) // Труды Мордовского государственного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2018. № 21. С. 274–278.
- Кирпичников В.С. Биология *Perccottus glehni* Dyb. (Eleotridae) и перспективы его использования в борьбе против японского энцефалита и малярии // Бюллетень МОИП. 1945. № 50(5–6). С. 14–27.
- Корляков К.А. Определение численности и ихтиомассы макрофитных рыб на примере ротана-головешки // Рыбное хозяйство. 2010. № 1. С. 82–84.
- Корляков К.А., Дубчак К.А. 2010. Спектр питания и численность чужеродного вида ротана-головешки *Perccottus glenii* в различных водоёмах бассейна реки Тобол // в сб. Зырянские чтения: мат. Всероссийской научно-практической конференции. 2010. С. 238–239.
- Кузищин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А. Сезонная динамика питания и пищевые отношения молоди лососёвых рыб (Salmonidae) в бассейне реки Коль (Западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 3. С. 323–350.
- Кузьмина В.В. Об оценке биохимического состава и калорийности основных энергетических компонентов кормовых объектов рыб // в кн. Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. Вып. 49(52). С. 135–143.
- Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Известия ТИНРО. 1969. Т. 67. 242 с.
- Лукина И.И. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 114–119.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.; Л., 1964. 328 с.
- Матвеев А.Н., Юрьев А.Л., Самусенок В.П., Вокин А.И., Самусенок И.В. Некоторые черты биологии ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) оз. Гусиное // Шёлковый путь. Транссиб. Маршруты сопряжения: экономика, экология. Сб. мат. Международной научно-практической конференции и симпозиума, посвященного 100-летию заповедного дела и Году экологии в России. Чита, 2018. С. 98–100.
- Михайлов Р.А. Моллюски (Gastropoda, Bivalvia) озера Круглое (Мордовинская пойма НП «Самарская Лука») // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 3. С. 212–214.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Морозова Г.Ю., Болдовский Н.В., Бабуринов А.А. Муравьевский парк. Природные условия и растительность. Владивосток: ДВО РАН, 2002. 196 с.
- Нестеренко С.В. Эколого-фаунистический обзор мух-львинок (Diptera, Stratiomyidae) Северо-Западного Кавказа и Крыма: дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2014. 235 с.
- Обедиентова Г.В. Происхождение природы Жигулей // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т. 26, № 3. С. 34–42.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Плюснина О.В. Питание ротана – *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в водоёмах естественного и инвазийного ареалов // Поволжский эколог. 2008. № 2. С. 120–125.
- Пронин Н.М., Болонев Е.М. О современном ареале вселенца ротана *Perccottus glehni* (Perciformes: Odontobutidae) в Байкальском регионе и проникновении его в систему открытого Байкала // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 4. С. 564–566.
- Рафиков Р.Р. Морфологическая характеристика и особенности питания головешки-ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в северо-восточной части приобъёмного ареала (территория Республики Коми) // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20, № 5. С. 43–49.
- Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоёмах Подмосковья // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 4. С. 352–361.

- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.
- Розенберг Г.С., Саксонов С.В., Евланов И.А., Зинченко Т.Д., Матвеев В.И., Быкова С.В., Герасимов Ю.Л., Головатюк Л.В., Горбунов М.Ю., Горохова О.Г., Иванова А.В., Конева Н.В., Краснова Е.С., Лысенко Т.М., Номоконова В.И., Романова Е.П., Соловьева В.В., Уманская М.В., Шерышева Н.Г., Юрицына Н.А. Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга и д-ра биол. наук С.В. Саксонова. Самара: СамНЦ РАН, 2007. 200 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / отв. ред. акад. С.Е. Павловский. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1961. 263 с.
- Ручин А.Б. Динамика видовой разнообразия круглоротых и рыб Мордовии // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 613–618.
- 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.
- Семко Р.С. Запасы западно-камчатских лососей и их промысловое использование // Известия ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 3–109.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glenii* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4(33). С. 632–643.
- Халько В.В., Шемонаев Е.В., Кириленко Е. В., Халько Н. А. Физиолого-биохимические показатели сеголетков аборигенного (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1792)) и инвазионного (*Perccottus glenii* (Dybowski, 1877)) видов рыб в пойменном оз. Круглое (Саратовское водохранилище) // Биология внутренних вод. 2019. № 1. С. 79–85.
- Шаповалов М.И. Эколого-фаунистическая характеристика водных жесткокрылых (Coleoptera: Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae, Haliplidae, Hydrophilidae) Северо-Западного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 2009. 22 с.
- Щербакова В.Д., Сайнчук А.Д., Самойлов К.Ю., Бурменский В.А., Павлов С.Д., Пивоваров Е.А., Сенчукова А.Л. Ротан-головешка (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) из озера-карьера Сима (Одинцовский р-н, Московская обл.): первые данные о новой популяции вида // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 2017. Т. 122, вып. 6. С. 14–24.
- Ercoli F., Kiljunen M., Teesalu P., Tuvikene A., Tambets M., Kärgerberg E., Nöges T. 2024 Niche partitioning of invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii*) amongst native fish communities in three different freshwater ecosystems. *NeoBiota* 95: 181–198. <https://doi.org/10.3897/neobiota.95.116327>
- Grabowska J., Grabowski M., Pietraszewski D., Gmur J. 2009. Non-selective predator – the versatile diet of Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the Vistula River (Poland), a newly invaded ecosystem. *J. Appl. Ichthyol.* 25: 451–459. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01240.x>
- Kati S., Mozsár A., Árva D., Cozma N. J., Czeglédi I., Antal L., Nagy S. A., Erős T. 2015. Feeding ecology of the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Central Europe // *International Review of Hydrobiology*, vol. 100, issue 3–4, pages 116–128.
- Mandaville S.M. 1999. Bioassessment of Freshwaters Using Benthic Macroinvertebrates-A Primer. First Ed. Project E-1, Soil & Water Conservation Society of Metro Halifax. viii, Chapters I-XXVII, Appendices A-D. 244p. <https://chebucto.ns.ca/Science/SWCS/ZOOBENTH/BENTHOS/xvii.html>
- Nyeste K., Kati S., Nagy S.A., Antal L. 2017. Growth features of the Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Perciformes: Odontobutidae), in the invaded Carpathian Basin, Hungary. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 47(1): 33–40. <https://doi.org/10.3750/AIEP/01977>
- Polačik M., Janáč M., Jurajda P., Adámek Z., Ondračková M., Trichkova T., Vassilev M. 2009. Invasive gobies in the Danube: Invasion success facilitated by availability and selection of superior food resources. *Ecology Freshwater Fish* 18(4): 640–649. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00383.x>
- Scharf F.S., Juanes F., Rountree R.A. 2000. Predator size - Prey size relationships of marine fish predators: Interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229–248. <https://doi.org/10.3354/meps208229>
- Somogyi D, Erős T, Mozsár A, Czeglédi I, Szeles J, Tóth R, Zulklipl N, Antal L, Nyeste K. 2023. Intraguild predation as a potential explanation for the population decline of the threatened native fish, the European mudminnow (*Umbra krameri* Walbaum, 1792) by the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877). *NeoBiota* 83: 91–107. <https://doi.org/10.3897/neobiota.83.95680>
- Szczerbik P., Nowak M., Nocoń J., Łuszczek-Trojnar E., Drąg-Kozak E., Chyb J. and Popek W. 2023. Study of the diets of two coexisting species – invasive Chinese sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) and native European perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) // *Folia Biologica* (Kraków), vol. 71, no. 1. p. 19–27. <https://npsamluka.ru/about/o-parke/>
- Tambets M., Tambets J., Thalfeldt M., Kärgerberg E., Taal I., Saat T. 2010 *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877), a new fish species in Estonia. Peipsi vesikonna Kalad ja Kalandus, 121–129. <https://chebucto.ns.ca/Science/SWCS/ZOOBENTH/BENTHOS/xvii.html>

SEASONAL DYNAMICS OF FEEDING OF AMUR SLEEPER *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) IN A FLOODPLAIN LAKE ON THE TERRITORY OF SAMARSKAYA LUKA

Kirilenko E.V., Shemonaev E.V.

Institute of Ecology of the Volga River Basin, Samara Federal Research Scientific Center
of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, 445003, Russia
e-mail: kirilenkoelenav@mail.ru

The article analyzes the feeding dynamics of the Amur sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877, which entered the reservoirs of the Volga River basin more than seven decades ago. Information on the diets of different age groups is given in dependence of the season. A change in the nutrition spectrum in accordance with ontogenetic and seasonal patterns was revealed. The tendency in increasing consumption of their own young fish as well as that of other species tracing from spring to autumn is shown.

Keywords: fish nutrition, nutrition spectrum, floodplain reservoirs, alien species, firebrand Amur sleeper, *Percottus glenii*, Samara region, Samarskaya Luka, young fish, yearlings.

ПРЕСНОВОДНАЯ МЕДУЗА *CRASPEDACUSTA SOWERBII* LANKESTER, 1880 (CNIDARIA: HYDROZOA: LIMNOMEDUSAE) В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ БЕЛАРУСИ

©2026 Липинская Т.П.^{*}, Семенченко В.П.^{**}

Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, 220072, Беларусь
e-mail: ^{*}tatsiana.lipinskaya@gmail.com, ^{**}semenchenko57@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2025. После доработки 23.04.2026. Принята к публикации 06.05.2026

В последнее время наблюдается распространение натурализовавшихся чужеродных видов водных беспозвоночных в водных объектах Беларуси, но также появляются и новые виды. Пресноводная медуза была обнаружена впервые при помощи ДНК окружающей среды, а затем местные жители наблюдали массовое развитие в летний период, когда скопления беспозвоночных обитали в толще воды различных водных объектов. Учитывая жизненный цикл медуз и способность их обитать в виде полипов, ожидается, что при повышении температуры воды в водоёмах и водотоках страны данный вид будет обнаружен и в других местах.

Ключевые слова: чужеродные виды, инвазии, планктон, векторы инвазии, гражданская наука
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-69-74

Введение

В отчёте Межправительственной платформы по биоразнообразию и экосистемным услугам по инвазивным видам и борьбе с ними (IPBES, 2023) представлена информация о том, что более чем 37 тысяч чужеродных видов были вселены преднамеренно или непреднамеренно человеком в разные регионы и экосистемы земного шара и количество таких вселений беспрецедентно продолжает расти. Пресноводные экосистемы также заселяются чужеродными видами, которые с лёгкостью натурализуются из-за повышения среднегодовых температур воды и увеличения безлёдного периода на водоёмах зимой.

Пресноводная гидроидная медуза *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 относится к семейству Olindiidae (Limnomedusae; Hydrozoa) и является одним из наиболее распространённых чужеродных видов, но её ареал обитания остаётся неопределённым и недостаточно изученным из-за спорадичности появления данного вида в толще воды и отсутствия данных по некоторым регионам и различным водным объектам.

Нативным ареалом рода *Craspedacusta* является Восточная Азия [Jankowski et al., 2008], но некоторые виды данного рода рас-

пространены по всем континентам, за исключением Антарктиды [Morpurgo et al., 2024]. В Европу медуза *C. sowerbii* попала вместе с водными лилиями *Victoria regia* в 1850-х годах, которые были интродуцированы в ботанические сады Лондона и Парижа [Pelosse, 1919]. На территории континентальной Европы данный вид был зарегистрирован в 1901 г. во Франции [Sowerby, 1941] и в Германии в 1905 г. [Jakovčev-Todorović et al., 2010], откуда широко распространился по земному шару, и в настоящее время обитает как в небольших закрытых водоёмах, так и в крупных реках.

Цель данной работы заключается в обобщении данных по обнаружению пресноводной медузы в водных объектах Беларуси за последнее время.

Материалы и методы

Специальных исследований по обнаружению пресноводной медузы на территории Беларуси не проводилось, и все места обитания были обнаружены или при помощи ДНК окружающей среды (environmental DNA, eDNA) или местным населением в то время, когда водоёмы в летний период достаточно хорошо прогревались и пресноводные медузы массово встречались в толще воды.

Результаты

Впервые пресноводная медуза *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 была обнаружена в мае 2018 г. с помощью ДНК окружающей среды и метабаркодинга в ходе мониторинговых работ [Jeunen et al., 2022] на створах рек Припять (г. Наровля), Пина (г. Пинск), Днепр (г. Могилёв), Березина (д. Панюшковичи) и Неман (д. Гожа). Затем летом 2018 г. данный вид был обнаружен местными жителями в гребном канале г. Брест (бассейн р. Мухавец) и в очистных сооружениях Мозырской ТЭЦ (51.898552, 29.308572; устное сообщение В.В. Вежновца).

Летом 2023 г. данный вид был обнаружен местными жителями в водохранилище на р. Медянка (д. Новый Двор, Свислочский

р-н, Гродненская обл.), а 30 августа 2023 г. водолазы обнаружили пресноводную медузу выше плотины Витебской ГЭС (55.286168, 30.265499; устное сообщение В.К. Ризевского) в р. Зап. Двина в окр. д. Верховье Витебского р-на. Также в начале августа 2024 г. местные жители г. Витебск наблюдали массовое развитие медуз в р. Зап. Двина (см. рис.).

Обсуждение

Основная жизненная форма пресноводной медузы – полип, размножающийся бесполом путём – почкованием новых полипов; имеет личиночную стадию, при которой расселяется локально, а при благоприятных условиях среды на полипах происходит выплывание медуз [Lundberg, Svensson, 2003]. Жизненная форма медузы *C. sowerbii* зависит

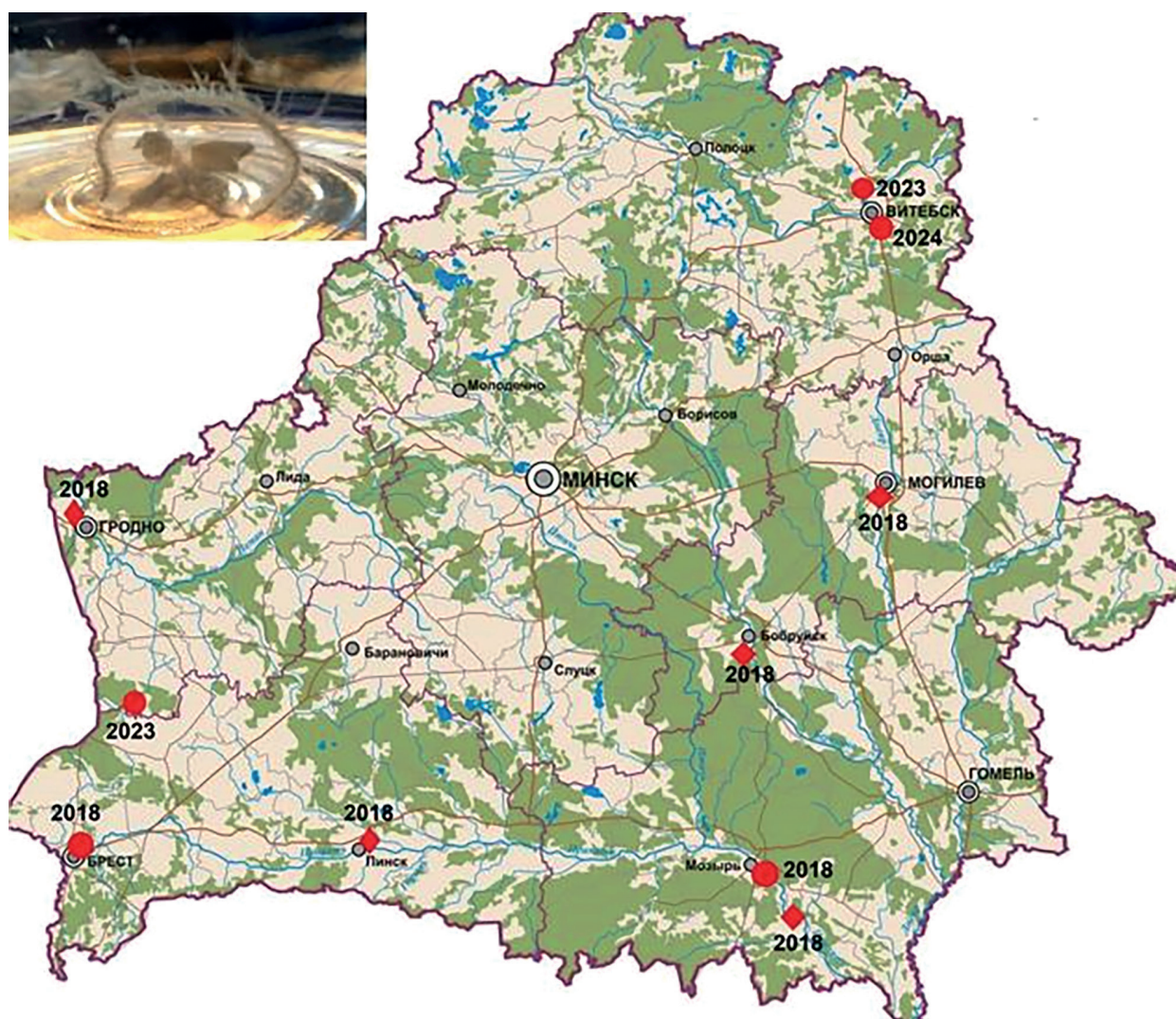
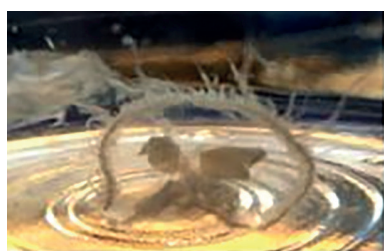


Рис. Карта обнаружения пресноводной медузы в период с 2018 по 2024 г.: ромб – место обнаружения вида с помощью ДНК окружающей среды; круг – обнаружение вида местными жителями; фото медузы вверху слева: А.А. Азаров.

от температурного режима: при температуре +(12–20) °C она обитает в водоёме на дне в виде полипов [Marchessaux, Vejean, 2020]. Полипы небольшие и редко заметны, поэтому в большинстве случаев могут быть не обнаружены долгое время. Температурный оптимум для появления медуз составляет около 28°C [Marchessaux et al., 2022], и тогда их можно увидеть в верхних слоях воды. Следует отметить, что в Сербии пресноводную медузу обнаруживали в озере, когда температура воды варьировала в пределах 20–26 °C [Jakovčević-Todorović et al., 2010]. Медузы достигают в диаметре до 25 мм и могут быть легко обнаружены как в пробах планктона, так и непосредственно невооружённым глазом. Также известно, что при неблагоприятных условиях (низкие температуры и недостаточная концентрация пищи) данный вид может формировать полипы, которые могут выживать и в условиях засухи до 40 лет [Bouillon, Воеро, 2000], и в особой стадии покоя – подоцисте [Lundberg, Svensson, 2003].

Вторичное расселение данного чужеродного вида, как и некоторых других водных беспозвоночных, происходит за счёт мигрирующих водных птиц по водным объектам Европы, а также вместе с аквариумными растениями, на которых вид может обитать в виде полипа и быть незаметным [Duggan, 2010]. Была опубликована гипотеза, что пресноводная медуза будет распространяться дальше на север из-за глобального изменения климата [Lundberg, Svensson, 2003], в первую очередь этому будут способствовать осадки и температура [Marchessaux et al., 2021]. В 2002 г. данный вид обитал в нескольких озёрах и реках восточной части Швеции, хотя впервые был обнаружен там в 1969 г. [Lundberg, Svensson, 2003]. В Финляндии данный вид был обнаружен в начале 2000-х годов [Väinölä, 2002]. В настоящий момент самой северной зарегистрированной точкой обитания медузы являются водоёмы в окрестностях г. Архангельск [Marchessaux et al., 2021].

Учитывая всё выше сказанное о нерегулярном и непредсказуемом появлении медузы, а также непродолжительное время обитания её в толще воды, следует отметить, что

места обитания *C. sowerbii* на территории Беларуси очень сложно обнаружить и зафиксировать. Но, исходя из данных мониторинга с использованием ДНК окружающей среды – ДНК-последовательности вида были обнаружены в различных местах основных речных бассейнов Беларуси (см. рис.), – можем предположить, что данный вид распространён повсеместно на территории страны.

Недавно был сделан основательный анализ известных точек обнаружения пресноводной медузы по всему миру [Marchessaux et al., 2021], и авторы показали, что вид в большинстве случаев был обнаружен в естественных закрытых водоёмах Европы и Северной Америки, но это показывает только то, что в Северной Америке и Европе было приложено больше усилий по обнаружению данного вида, а также следует добавить, что гражданская наука на этих континентах развита лучше, чем на других. Проблемы мониторинга некоторых видов водных беспозвоночных существуют повсеместно, и в большинстве случаев гражданская наука имеет значительное превосходство по сравнению с классическим мониторингом на стационарах для раннего обнаружения и быстрого реагирования.

Воздействие этого широко распространённого гидроида неясно. Исследования пищевого поведения пресноводной медузы *C. sowerbii* показали, что этот вид может оказывать значительное воздействие на сообщества зоопланктона из-за его хищничества и предпочтения добычи [Smith and Alexander, 2008; Stefani et al., 2010]. Например, Dodson и Cooper [1983] предположили, что медуза, поедая коловраточный зоопланктон, может влиять на относительную видовую структуру зоопланктона. Spadinger и Maier [1999] согласились с предполагаемым воздействием на сообщества зоопланктона, обнаружив, что *C. sowerbii* предпочитает более крупный зоопланктон (0,4–1,4 мм), такой как веслоногие ракообразные. В лабораторных экспериментах и в микрокосмах, которые использовали для проверки потенциального воздействия *C. sowerbii* на местную экосистему, было обнаружено, что *C. sowerbii* может способствовать трофическим каскадным эффектам. В долгосрочном эксперименте пресноводная

медуза значительно снизила плотность планктона, что косвенно способствовало цветению фитопланктона [Jankowski & Ratte, 2001], а также вызывала морфологические изменения в форме тела некоторых видов зоопланктона [Jankowski, 2004].

В последнее время с использованием современных методов появляется больше доказательной базы о том, что пресноводная медуза играет значительную роль в регулировании численности планктона и формировании структуры планктонного сообщества [Yan et al., 2025]. Gießler и соавторы [2023], используя анализ стабильных изотопов, изучали трофическое положение двух стадий *C. sowerbii* и обнаружили, что трофические предпочтения медуз совпадают с трофическими предпочтениями личинок хаборуса и молоди рыб (*Rutilus rutilus*), встречающихся в хорошо изученном озере, что указывает на высокую конкуренцию с этими местными хищниками. В то время как сравнение трофического предпочтения полипов пресноводной медузы с гидрой выявило их сходство, указывая на хищнический образ жизни, их отличие наблюдалось в предпочтении пелагических (для гидры) или донных (для *C. sowerbii*) источников пищи.

Следует отметить, что пресноводная медуза – это первый чужеродный вид беспозвоночных в бассейне р. Зап. Двина. До настоящего времени чужеродные виды водных беспозвоночных не были обнаружены в данном бассейне на территории Беларуси [Липинская и др., 2025], хотя на территории Латвии имеются данные по местам обитания американского полосатого рака [Birzaks, Škute, 2019] и амфиподы *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 [Grudule et al., 2007; Paidere & Brakovska, 2022], а некоторые из них находятся рядом с границей.

Несмотря на сложность мониторинга за данным видом и спорадичностью появления его в водных объектах Беларуси, необходимо применять новые методы мониторинга (ДНК окружающей среды, моделирование потенциальных мест обитания), а также вести наблюдения за аборигенными сообществами зоопланктона и оценивать влияние чужеродного вида на его состав и численность.

Заключение

Медуза *C. sowerbii* является чужеродным видом в Беларуси и попала в водные объекты страны предположительно из аквариумов, но также не исключается перенос водоплавающими птицами. В настоящее время мониторинговые программы должны учитывать биологические особенности чужеродных видов в водных экосистемах и применять соответствующие методы отбора проб. В случае с пресноводной медузой нужно отметить о необходимости применения молекулярных методов (ДНК окружающей среды) и привлечения гражданской науки, так как это является единственно возможным алгоритмом для подробного описания распространения данного вида по территории Беларуси.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках задания 2.10 ГПНИ «Природные ресурсы и окружающая среда» на 2021–2025 гг. (№ НИ-ОКТР20210288).

Благодарности

Авторы благодарны ведущим научным сотрудникам лаборатории ихтиологии В.К. Ризевскому и лаборатории гидробиологии В.В. Вежновцу за дополнительную информацию о местах обнаружения медузы; директору центра океанографии «Открытый океан» А.А. Азарову за предоставление фотографии пресноводной медузы, а также рецензентам за важные дополнения и замечания, которые позволили улучшить текст статьи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Молекулярный анализ проводился на образцах, собранных в ходе плановых полевых исследований; следовательно, дополнительное этическое одобрение не требовалось.

Литература

Липинская Т.П., Семенченко В.П., Чайковский А.И. Потенциальные виды-вселенцы водных беспозво-

- ночных в пресноводные экосистемы Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2025. №3. С. 108–121. DOI:10.35885/1996-1499-18-3-108-121
- Birzaks J., Škute A. Alien crayfish species in Latvian inland waters Environmental and Experimental // Biology. 2019. Vol. 17. P. 21–25. DOI: 10.22364/eeb.17.05
- Bouillon J., Boero F. The hydrozoa: A new classification in the light of old knowledge // Thalass. Salentina. 2000. Vol. 24. P. 3–45. DOI:10.1285/i15910725v24p3
- Dodson S.I., Cooper S.D. Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880 // Limnology and Oceanography. 1983. Vol. 28, no. 2. P. 345–351. DOI: 10.4319/lo.1983.28.2.0345
- Duggan I.C. The freshwater aquarium trade as a vector for incidental invertebrate fauna // Biol. Invasions. 2010. Vol. 12. P. 3757–3770. DOI:10.1007/s10530-010-9768-x
- Giebler S., Strauss T., Schachtl K. [et al.] Trophic Positions of Polyp and Medusa Stages of the Freshwater Jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Based on Stable Isotope Analysis // Biology. 2023. Vol. 12, no. 6. P. 814. DOI 10.3390/biology12060814
- Grudule N., Parele E., Arbačiauskas K. Distribution of Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* in Latvian waters // Acta Zoologica Lituanica. 2007. Vol. 17, no. 1. P. 28–32. DOI:10.1080/13921657.2007.10512812
- Jakovčev-todorović D., Đikanović V., Skorić S., Cakić P. Freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Hydrozoa, Olindiidae) – 50 years’ observations in Serbia // Arch. Biol. Sci., Belgrade. 2010. 62 (1), 123–127. DOI:10.2298/ABS1001123J
- Jankowski T. Predation of freshwater jellyfish on *Bosmina*: the consequences for population dynamics, body size, and morphology // Hydrobiologia. 2004. No. 530/531. P. 521–528. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-004-2648-6>
- Jankowski T., Collins A.G., Campbell R. Global diversity of inland water cnidarians. In: Balian E.V., Lévêque C., Segers H., Martens K. (eds). Freshwater Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology 198: Springer, 2008. Vol. 198. P. 35–40. DOI:10.1007/978-1-4020-8259-7_4
- Jankowski T., Ratté H.T. On the influence of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* on the zooplankton community // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 2001. No. 27. P. 3287–3290.
- Jeunen G.-J., Lipinskaya T., Gajduchenko H., Golovenchik V., Moroz M., Rizevsky V., Semenchenko V., Gemmill N.J. Environmental DNA (eDNA) metabarcoding surveys show evidence of non-indigenous freshwater species invasion to new parts of Eastern Europe // Metabarcoding and Metagenomics. 2022. No. 6. P. 171–186. DOI:10.3897/mbmg.6.68575
- Lundberg S., Svensson J.E. Medusae invasions in Swedish lakes // Fauna Flora. 2003. Vol. 98. P. 18–28. DOI:10.1080/03680770.2005.11902812
- Marchessaux G., Bejean M. From frustules to medusae: A new culture system for the study of the invasive hydrozoan *Craspedacusta sowerbyi* in the laboratory // Invertebr. Biol. 2020. Vol. 139, no. 2. P. 1–11. DOI:10.1111/ivb.12308
- Marchessaux G., Luskow F., Bejean M., Pakhomov E.A. Increasing temperature facilitates polyp spreading and medusa appearance of the invasive hydrozoan *Craspedacusta sowerbyi* // Biology. 2022. Vol. 11, no. 8. P. 1100. DOI 10.3390/biology11081100
- Marchessaux G., Luskow F., Sarà G., Pakhomov E. Predicting the current and future global distribution of the invasive freshwater hydrozoan *Craspedacusta sowerbyi* // Sci. Rep. 2021. Vol. 11. P. 1–11. DOI:10.1038/s41598-021-02525-3
- Morpurgo M., Marrone F., Ciutti F., Cappelletti C., Vorhauser S., Alber R., Dossena M., Salmaso N., Fontaneto D., Caputo L., Vecchioni L. Distribution and Genetic Lineages of the *Craspedacusta sowerbyi* Species Complex (Cnidaria, Olindiidae) in Italy // Biology. 2024. Vol. 13, no. 4. P. 202. DOI:10.3390/biology13040202
- Paidere J., Brakovska A. The Ponto-Caspian and native amphipod life history in the Daugava River, Latvia // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2022. Vol. 51, no. 3. P. 268–282. DOI:10.26881/oahs-2022.3.03
- Pelosse J. Étude biologique sur la méduse d’eau douce, *Limnocoelium Sowerbyi* Ray Lankester, du Parc de la Tête-d’Or de Lyon // Publ. Société Linn. Lyon. 1919. Vol. 65. P. 53–62.
- Smith A.S., Alexander J.E. Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* on zooplankton community abundance // Journal of Plankton Research. 2008. Vol. 30, no. 12. P. 1323–1327. DOI:10.1093/plankt/fbn093
- Sowerby A.C. The romance of the Chinese fresh-water jellyfish. The Hongkong Naturalist Feb. 1941. P. 186–189.
- Spadinger R., Maier G. Prey selection and diel feeding of the freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi* // Freshwater Biology. 1999. Vol. 41. P. 567–573.
- Stefani F., Leoni B., Marieni A., Garibaldi L. A new record of *Craspedacusta sowerbyi*, Lankester 1880 (Cnidaria, Limnomedusae) in Northern Italy // Journal of Limnology. 2010. Vol. 69, no. 1. P. 189–192. DOI:10.4081/jlimnol.2010.189
- Väinölä R. The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* in Finland // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 2002. No. 78, P. 13–15.
- Yan H., Wang Yu., Wu M. [et al.] Feeding Behavior and Ecological Significance of *Craspedacusta sowerbyi* in a Freshwater Reservoir: Insights from Prey Composition and Trophic Interactions // Biology. 2025. Vol. 14, no. 6. P. 665. DOI 10.3390/biology14060665

FRESHWATER JELLYFISH *CRASPEDACUSTA SOWERBII* LANKESTER, 1880 (CNIDARIA: HYDROZOA: LIMNOMEDUSAE) IN WATER BODIES OF BELARUS

©2026 Lipinskaya T. *, Semenchenko V.**

Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk 220072, Belarus
e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **semenchenko57@mail.ru

Recently, a spread of naturalized alien species of invertebrates throughout the water bodies of Belarus is observing, but new species are also appearing. For the first time the freshwater jellyfish was revealed using environmental DNA, and then local residents observed the bloom in the summer, when mass accumulations of invertebrates lived in the water column of various water bodies. Taking into account the life cycle of jellyfish and their ability to live in the form of polyps, it is expected that this species will be found in other places because of increase in water temperatures of reservoirs and streams.

Key words: non-native species, invasions, plankton, vectors of invasion, citizen science.

ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА ИНВАЗИВНОГО ВИДА *DREISSENA BUGENSIS* (ANDRUSOV, 1897) В ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ

©2026 Мартемьянов В.И.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742, Россия
e-mail: martem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 25.12.2025. После доработки 13.05.2026. Принята к публикации 25.05.2026

Показано, что минимальные концентрации натрия, калия, кальция и магния в воде, необходимые для поддержания баланса между организмом *D. bugensis* и средой, составляют 0.022–0.026, 0.0021–0.0026, 0.43–0.47 и 0.0032–0.0039 ммоль/л соответственно. По сравнению с *D. polymorpha*, для выживания *D. bugensis* требуются несколько более высокие концентрации ионов натрия и кальция в воде. Сравнительный анализ показал, что оба вида дрейссен независимо от региона и бассейна не встречаются в водоемах, где содержание ионов кальция в воде ниже пороговых значений. Для оценки дальнейшего распространения дрейссен в природных условиях, необходимо определить в каких пределах изменяется содержание ионов, главным образом кальция, в разных пресноводных водоемах. Ожидается, что в любом бассейне и регионе моллюски будут осваивать те водоемы, где уровень кальция в воде выше пороговых значений и не смогут вселяться в пресные воды с содержанием кальция ниже пороговых значений.

Ключевые слова: *Dreissena bugensis*, пороговые концентрации, натрий, калий, кальций, магний.
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-75-94

Введение

Двустворчатые моллюски *D. polymorpha* и *D. bugensis* интенсивно заселяют новые водоемы. Вселенцы, вступая в контакты с аборигенными видами, существенно преобразовывают структуру биоценозов, вызывая экологические и экономические последствия [Schloesser, Nalepa, 1994; MacIsaac, 1996; Pimentel et al., 2005]. В пресноводные водоемы вначале заселялась *D. polymorpha*. Затем в них стала появляться *D. bugensis* постепенно вытесняя в ряде водоемов популяции *D. polymorpha* [Mills et al., 1996; 1999; Stoeckmann, 2003; Orlova et al., 2004; Nalepa et al., 2010; Matthews et al., 2014, 2015; Marescaux et al., 2015; Melnikova, Pryanichnikova, 2025]. Полагают, что со временем *D. bugensis* может нанести более сильный экологический ущерб [Peyer et al., 2009].

Минеральный состав воды является важнейшим экологическим фактором, который существенно влияет на распределение и плотность популяций [Ramcharan et al., 1992],

развитие [Sprung, 1987; Hincks, Mackie, 1997; Seitz et al., 2023], рост [Hincks, Mackie, 1997; Seitz et al., 2023], устойчивость [Dietz et al., 1994; Hincks, Mackie, 1997; Seitz et al., 2023] и физиологические процессы [Виноградов, Биочино, 2005; Dietz et al., 1997] *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

У пресноводных животных, включая моллюсков, содержание ионов во внутренней среде организма существенно выше, чем в пресной воде [Мартемьянов, 1996]. Протекающая через капиллярную систему жабр кровь (или гемолимфа), имеющая более высокие уровни солей по сравнению с пресной водой, с определенной скоростью постоянно теряет во внешнюю среду различные ионы. Определенная часть электролитов теряется из внутренней среды организма с мочой.

В жабрах гидробионтов имеются специализированные структуры (ионные насосы), которые осуществляют активный транспорт ионов из внешней среды в кровь, полностью компенсируя их потери [Виноградов, 2000]. В

результате содержание ионов во внутренней среде организма поддерживается на устойчивых уровнях. Минимальные концентрации тех или иных ионов в среде, при которых достигаются предельные возможности ионных насосов полностью компенсировать потери электролитов из организма, являются пороговыми. При содержании ионов в воде ниже пороговых значений, полной компенсации потерь ионов не происходит. В этом случае выживание организма невозможно из-за отсутствия способности поддерживать ионный гомеостаз. Вследствие этого границы ареала вида в низко минерализованных водоемах определяются минимальным содержанием различных ионов в воде, при котором возможно поддержание ионного баланса между организмом и средой (состояние полной компенсации потерь ионов за счет их транспорта в жабрах). Ранее нами [Martemyanov et al., 2024] представлены данные по пороговым концентрациям натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, полученные для *D. polymorpha*. Показано, что выживание *D. polymorpha* зависит, главным образом, от концентрации ионов кальция в воде. Сравнительный анализ показал, что *D. polymorpha* не встречается в водоемах, где содержание ионов кальция в воде ниже пороговых значений.

Цель настоящей работы – выявить для *D. bugensis* пороговые (минимальные) концентрации натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, которые необходимы для поддержания ионного баланса между организмом и средой. На основе сравнения данных по пороговым концентрациям и содержанию кальция в различных водоемах, оценить границы ареала в природных условиях и пути дальнейшего продвижения моллюсков в новые места обитания.

Материал и методика

Друзы, содержащие в себе *D. polymorpha* и *D. bugensis*, собрали в октябре 2011 г. в месте слияния р. Сутка с р. Волга. Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Содержание натрия, калия, кальция, магния в воде в зоне сбора дрейссен составило 0.24, 0.05, 1.62, 0.37 ммоль/л, соот-

ветственно. Друзы доставили в лабораторию и поместили в пластиковую ванну, размером 2×2 м, наполненную пресной водой с концентрацией натрия, калия, кальция, магния 0.38, 0.09, 1.48, 0.62 ммоль/л, соответственно. В дальнейшем дрейссены содержались в лабораторных условиях, и получали корм *Chlorella sp.* два раза в день *ad libitum*. Монокультуру водорослей выращивали на среде Tamiya/2 при постоянном светодиодном освещении и интенсивной аэрации. Моллюски акклиматизировались к лабораторным условиям в течение 3 недель.

После акклиматизации, в начале эксперимента 7 ноября 2011 года из ванны была извлечена большая друза. Бритвой срезали биссус для отделения моллюсков. *D. polymorpha* и *D. bugensis* являются близкими видами с ключевыми различиями в строении раковины. У *D. bugensis* нижний край раковины округлый, а килевая линия проходит посередине, тогда как у *D. polymorpha* низ широкий и плоский. По этим различиям определяли тот или иной вид. Каждая особь *D. bugensis* промывалась в дистиллированной воде. Остаточная влага на поверхности раковины удалялась фильтровальной бумагой. По одной особи помещалось в 10 пластиковых стаканов, наполненных по 0.25 л дистиллированной водой. Сразу после помещения отдельных моллюсков в индивидуальные емкости, а затем с 1-е по 16-е сутки ежедневно отбирали пробы воды и определяли содержание натрия, калия, кальция и магния методом пламенной спектрофотометрии. После каждого изъятия 3 мл воды из каждой емкости вместо нее добавляли такой же объем дистиллированной воды. Дистиллированную воду (pH = 7.2) получали методом фильтрации с использованием системы обратного осмоса «Practic Osmos Stream OUD600» (Toray Industries Inc., Япония) и дистилляционной системы ДЭ–25 (ООО «Завод Электромедоборудование», Россия). Дистиллированная вода аэрировалась на протяжении всего эксперимента. Температура воды в ходе экспериментов колебалась в пределах 14–15 °С. Физиологическое состояние каждой особи оценивали по ее способности поддерживать ионный баланс между организмом и окружающей средой на стабильном уровне. По окон-

чании эксперимента каждую особь извлекали из емкости, удаляли влагу с поверхности раковины фильтровальной бумагой и взвешивали на электронных лабораторных аналитических весах HR-150AZ (A&D Company, Limited, Токио, Япония). Масса моллюсков составила 1.3 ± 0.17 г, а длина раковины находилась в пределах 24-29 мм.

Концентрацию натрия и калия в пробах воды определяли в воздушно – пропановом пламени на спектрофотометре Flapho-4, фирмы CarlZeiss, Jena, Германия. Содержание кальция и магния определяли в воздушно – ацетиленовом пламени на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-1, фирмы CarlZeiss, Jena, Германия. Концентрация катионов в пробах воды выражена в ммоль/л.

Данные обрабатывали статистически. Рассчитывали средние значения и их стандартные ошибки, используя программу Microsoft Excel software, 2010.

Результаты

После помещения *D. bugensis* в дистиллированную воду, в течение первых 6-12 суток наблюдалось постепенное повышение концентрации ионов в воде (рис.), свидетельствуя об их утечке из организма. В ходе эксперимента содержание катионов в дистиллированной воде устанавливалось на определенных уровнях, которые удерживались в узкой зоне концентраций. Стабильное состояние содержания катионов в воде во времени указывает на достижение ионного баланса между организмом и средой. Для *D. bugensis* пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде составили 0.022-0.026, 0.0021-0.0026, 0.43-0.47, 0.0032-0.0039 ммоль/л, соответственно (на рис. пороговые концентрации ограничены сплошными линиями относительно оси абсцисс).

Как показывают полученные данные, *D. bugensis* обладает наиболее высокой способностью поглощать ионы калия и магния из внешней среды. Пороговые концентрации ионов натрия на порядок выше по сравнению с таковыми для калия и магния. Хуже всего *D. bugensis* способна извлекать из воды ионы кальция. Пороговые концентрации ионов кальция в воде для *D. bugensis* выше по отно-

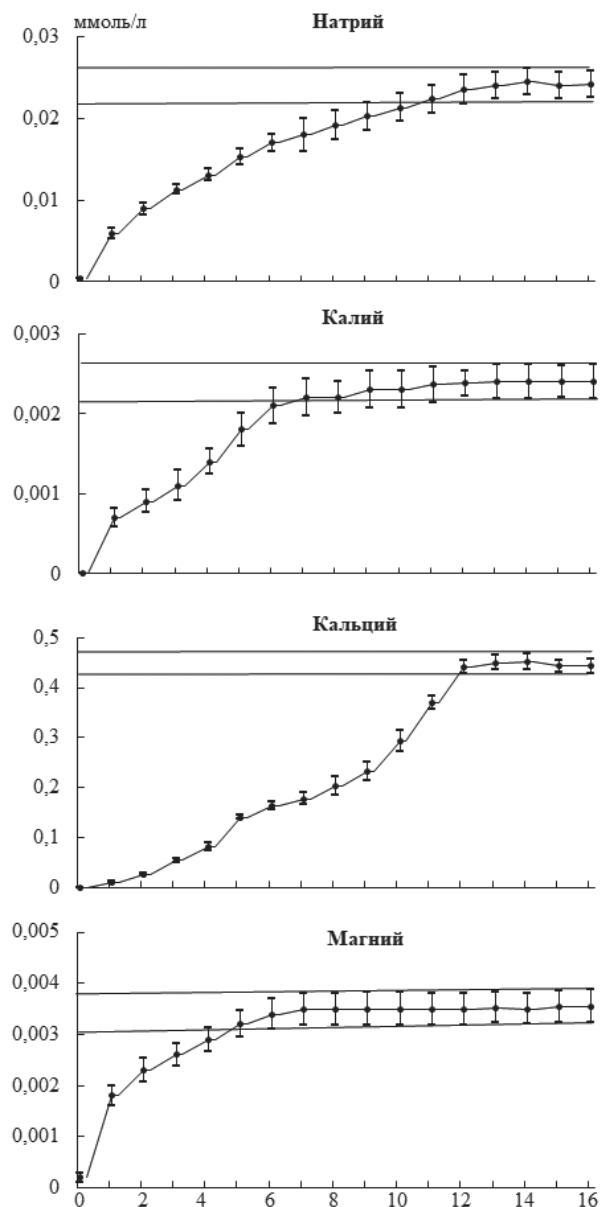


Рис. 1. Динамика содержания катионов в дистиллированной воде после посадки моллюсков в экспериментальные емкости. По оси абсцисс: время, сутки; ординат – содержание ионов в экспериментальной воде. Сплошные линии, параллельные относительно оси абсцисс, ограничивают пороговые концентрации ионов во внешней среде.

шению к калию в 188 раз, магнию в 129 раз, натрию в 19 раз. Таким образом, распространение *D. bugensis* в пресноводные водоемы зависит главным образом от содержания ионов кальция в воде.

Обсуждение

Ранее нами представлены данные по предельно низким концентрациям ионов натрия, калия, кальция, магния в воде, которые необходимы для выживания *D. polymorpha*

[Martemyanov et al., 2024]. Сравнительный анализ показал, что *D. polymorpha* не встречается в водоемах, где содержание ионов кальция в воде ниже пороговых значений 0.33-0.38 ммоль/л. Задача этого исследования сопоставить наличие *D. bugensis* с содержанием ионов, главным образом, кальция, в воде различных водоемов.

Каспийский бассейн

D. bugensis заселила устьевую зону (включая Северный Каспий) и каскад водохранилищ (Волгоградское, Саратовское, Куйбышевское, Чебоксарское, Горьковское, Рыбинское, Угличское, Ивановское) реки Волги [Orlova et al., 2004; Therriault et al., 2005; Shcherbina, Buckler, 2006; Pryanichnikova et al., 2011; Pavlova, 2012; Melnikova, Pryanichnikova, 2025]. Этот вид проник в реку Москву и Учинское водохранилище системы канала имени Москвы [Львова, 2004]. Концентрация кальция в воде Северного Каспия, устьевой зоны и каскаде водохранилищ реки Волги, а также системы канала имени Москвы (табл. 1) выше пороговых значений, полученных для *D. bugensis*.

Северной границей распространения *D. bugensis* является Рыбинское водохранилище [Orlova et al., 2004]. Северная часть Рыбинского водохранилища представлена Шекснинским плесом. Содержание ионов кальция в воде Шекснинского плеса (табл. 1) выше пороговых значений, полученных для *D. bugensis*. Единичные особи *D. bugensis* в этом плесе обнаружены в качественных сборах [Пряничникова, Перова, 2018]. Возможно увеличению плотности *D. bugensis* в Шекснинском плесе препятствует наличие токсических веществ, поступающих с промышленными и бытовыми сточными водами г. Череповец, крупного центра черной металлургии, химии и судостроения. Показано, что токсические вещества ухудшают физиологическое состояние двустворчатых моллюсков, в результате чего для поддержания ионного баланса между организмом и средой требуются более высокие концентрации ионов в воде [Martemyanov et al., 2021].

Река Шексна, вытекающая из озера Белое, образует Шекснинское водохранилище, ко-

торое связано с Волгой в зоне Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. Проникновение *D. bugensis* из Рыбинского в Шекснинское водохранилище технически возможно за счет судоходства. Однако, содержание ионов кальция в воде Шекснинского водохранилища (табл. 1) находится в зоне пороговых значений, что препятствует *D. bugensis* в будущем заселить этот водоем. Шекснинское водохранилище является водоразделом рек бассейнов трех морей Каспийского, Беломорского и Балтийского.

Беломорский бассейн

Северо-Двинский канал связывает между собой Шекснинское водохранилище (Волго-Каспийский бассейн) с озером Кубенское (Беломорский бассейн). Кубенское озеро является истоком реки Сухона, притока реки Северная Двина, которая впадает в Белое море. Содержание ионов кальция в воде р. Северная Двина выше пороговых значений, полученных для *D. bugensis* (табл. 1), что делает вероятным вселение этого вида в этот водоем. Популяции *D. polymorpha* обнаружены в озере Кубенском [Sergeeva, 2008], реке Северная Двина и ее притоках – реках Юрас и Соломбалка [Travina et al., 2020].

Балтийский бассейн

Мариинский канал связывает между собой реку Ковжа (Волго-Каспийский бассейн) с рекой Вытегра (Балтийский бассейн). На реке Вытегра расположено Вытегорское и Белоусовское водохранилище. Содержание ионов кальция в воде этих водохранилищ выше пороговых значений для *D. bugensis* (табл. 1). Поэтому, следует ожидать вселение *D. bugensis* в эти водоемы. В настоящее время в Белоусовском водохранилище обнаружена *D. polymorpha* [Sergeeva, 2008].

Река Вытегра впадает в Онежское озеро. Содержание ионов кальция в Онежском озере, речных и озерных систем Онежского бассейна и других водоемах Карелии, ниже пороговых значений, полученных для *D. bugensis* (табл. 1). Вселение *D. bugensis* в эти водоемы не возможно из-за низких концентраций ионов кальция в воде. Река Свирь берет начало в Онежском озере и впадает в Ладж-

Таблица 1. Концентрация катионов, ммоль/л, и распределение *D. polytompha* и *D. bigensis* в пресноводных водоемах бассейнов Каспийского, Белого, Балтийского и Северного морей

Водоем	Моллюски	Натрий	Калий	Кальций	Магний	Ссылка
Бассейн Каспийского моря						
Северный Каспий	●■	1.2	0.09	1.15	0.35	Наточин и др., 1975
устье Волги, тона «Мужичья»	●■	1.07	0.08	0.72	0.42	- ⁴ -
Саратовское водохранилище	●■	0.67-0.79	0.09-0.13	1.08-1.13	0.37-0.40	Цельмович, Отюкова, 2018
<i>Куйбышевское водохранилище</i>	●■	0.46-0.70	0.059-0.095	1.11-1.27	0.38-0.50	- ⁴ -
Куйбышевское водохранилище	●■	-	-	1.08-1.13	0.66-0.93	Уманская и др., 2011
Чебоксарское водохранилище	●■	0.26-0.92	0.044-0.103	0.77-2.25	0.40-0.85	Цельмович, Отюкова, 2018
Горьковское водохранилище	●■	0.20-0.40	0.036-0.069	0.65-0.95	0.36-0.43	- ⁴ -
Горьковское водохранилище, 12 станций	●■	0.15-0.33	0.026-0.058	0.94-1.05	0.45-0.49	Мартемьянов и др., неопуб.
Угличское водохранилище	●■	0.23-0.37	0.045-0.069	1.03-1.30	0.41-0.53	Цельмович, Отюкова, 2018
Угличское водохранилище, 4 станции	●■	0.16-0.19	0.090-0.277	0.81-0.89	0.33-0.37	Липагникова и др., 2020
Угличское водохранилище, 9 станций	●■	0.22-0.32	0.038-0.049	1.35-1.47	0.28-0.33	Мартемьянов и др., неопуб.
Иваньковское водохранилище	●■	0.24-0.32	0.044-0.056	1.05-1.21	0.42-0.55	Цельмович, Отюкова, 2018
Иваньковское водохранилище, 8 станций	●■	0.19-0.23	0.035-0.038	1.35-1.55	0.27-0.30	Мартемьянов и др., неопуб.
Канал имени Москвы, 6 станций	●■	0.17-0.33	0.051-0.487	0.89-1.07	0.33-0.45	Липагникова и др., 2020
Рыбинское водохранилище	●■	0.18-0.29	0.033-0.056	0.76-1.24	0.39-0.61	Цельмович, Отюкова, 2018
Рыбинское водохранилище, 6 станций	●■	0.10-0.26	0.02-0.05	0.61-1.12	0.31-0.48	Мартемьянов, 1994
Рыбинское водохранилище, 32 станции	●■	0.11-0.56	0.015-0.395	0.92-2.80	0.26-0.62	Мартемьянов и др., неопуб.
Рыбинское водохранилище, 5 станций	●■	0.10-0.15	0.023-0.082	0.58-0.72	0.28-0.31	Липагникова и др., 2020
Шекнинский плес, 3 станции	●■	0.10-0.18	0.02-0.04	0.61-1.12	0.30-0.41	Мартемьянов, 1994
Шекнинский плес, 7 станций	●■	0.11-0.56	0.015-0.133	0.92-1.77	0.26-0.60	Мартемьянов и др., неопуб.
Шекнинское водохранилище, 4 станции	□	0.06-0.07	0.021-0.023	0.39-0.53	0.21-0.24	Липагникова и др., 2020
Шекнинское водохранилище	□	0.06-0.08	0.018-0.020	0.38-0.44	0.15-0.23	Современное состояние..., 2003
Белое озеро	□	0.06-0.08	0.017-0.019	0.29-0.42	0.19-0.23	- ⁴ -
Беломорский бассейн						
р. Северная Двина, устьевая зона	●■	0.38-0.51	0.02-0.03	0.92-1.12	0.37-0.46	Travina et al., 2020
Бассейн Балтийского моря						
Вытегорское и Белоусовское в-ще, 2 станции	●■	0.08-0.10	0.023-0.038	0.74-0.82	0.29-0.31	Липагникова и др., 2020
оз. Онега, Карелия, 9 станций	□	0.08-0.11	0.018-0.036	0.14-0.16	0.08-0.10	- ⁴ -
оз. Онега, Петрозаводск, Карелия	□	0.10	0.015	0.15	0.09	Martemyanov, Mavrin, 2012

р. Шуя, бассейн оз. Онега	□	0.06	0.008	0.06	0.04	- ⁴ -
оз. Пряжа, бассейн оз. Онега	□	0.10	0.015	0.27	0.07	- ⁴ -
оз. Лижма, бассейн оз. Онега	□	0.10	0.01	0.04	0.03	- ⁴ -
оз. Урозеро, бассейн оз. Онега	□	0.10	0.01	0.10	0.07	- ⁴ -
р. Свирь, г. Лодейное Поле	□	0.10	0.013	0.17	0.09	- ⁴ -
р. Паша, левый приток р. Свирь	□	0.08	0.013	0.25	0.09	- ⁴ -
оз. Ладога	□	-	-	0.2-0.3	-	Ладога, 2013
р. Оять, левый приток р. Свирь	■	0.08	0.010	0.80	0.09	Martemyanov, Mavrin, 2012
р. Сясь, приток оз. Ладога	□	0.21	0.049	0.52	0.18	- ⁴ -
р. Волхов, приток оз. Ладога, 2 км от устья	■	0.30	0.061	0.77	0.19	- ⁴ -
р. Волхов, 2 км от истока, Великий Новгород	●?	0.02-0.14	0.028-0.054	0.32-1.22	0.16-0.60	Васильева, 2013
р. Нева, г. Санкт Петербург	●□	0.28	0.040	0.38	0.12	Мартемьянов, неопуб.
Чудско-Псковское озеро, бассейн р. Нарва	●■	0.26	0.05	1.06	0.57	Noges et al., 1996
Чудско-Псковское озеро, 30 станций	●■	0.11-0.35	0.013-0.077	0.75-1.16	0.20-0.43	Пихлак и др., 1987
р. Великая, приток Чудско-Псковского озера	●■	0.21-0.55	0.024-0.267	0.96-1.27	0.35-0.64	Тимофеев, Никольская, 2024
р. Виляя, приток р. Неман, Белоруссия	●■	-	-	1.10-1.65	0.71-1.01	Костоусов и др., 2020
оз. Нарочь, бассейн р. Виляя, Белоруссия	●■	-	-	0.82	-	Burlakova et al., 2006
оз. Мясстро, бассейн р. Виляя, Белоруссия	●■	-	-	0.82	-	- ⁴ -
оз. Баторино, бассейн р. Виляя, Белоруссия	●■	-	-	1.07	-	- ⁴ -
Куршский залив Балтийского моря	●■	0.50-0.73	0.08-0.11	1.15-1.74	0.57-0.96	Martemyanov, Markiyanova, 2018
р. Преголя, г. Калининград	●■	0.70-1.55	0.109-0.110	2.15-3.04	0.47-0.62	Мартемьянов, неопуб.
бассейн р. Лава, приток р. Преголя	●■	0.15-0.62	0.005-0.163	1.17-2.04	0.11-0.35	Glińska-Lewczuk, 2006
р. Висла, Польша	●■	-	-	1.72-2.20	0.45-0.87	Debska, Rutkowska, 2017
Гродзиск-Дужы в-ще, бассейн р. Висла	●■	0.40-0.41	-	2.06-2.18	0.55-0.59	Cymes, Glińska-Lewczuk, 2016
Выкротское в-ще, бассейн р. Висла	●■	0.28-0.30	-	1.77-1.88	0.29-0.31	- ⁴ -
Карвачское водохранилище, бассейн р. Одра	●■	0.32-0.34	-	1.76-1.85	0.41-0.44	- ⁴ -
Лойское водохранилище, бассейн р. Одра	●■	0.22-0.23	-	1.22-1.30	0.35-0.38	- ⁴ -
Щецинская лагуна, эстуарий р. Одра, Польша	●□	9.78-42.43	0.282-0.897	1.55-2.75	0.42-4.87	Poleszczuk et al., 2005
Озерно-речная система Польши	●■	-	-	0.94-2.37	0.19-0.53	Potasznik, Szymczyk, 2015
Бассейн Северного моря						
р. Рейн, Голландия	●□	1.13-8.17	0.097-0.256	1.32-2.52	0.36-0.60	Van der Weijden, Middelburg 1989
Большие реки, Голландия	●□	-	-	0.88-2.30	-	Matthews et al., 2014

Каналы, Голландия	●■	-	-	0.98-2.62	-	-	-
Озера, Голландия	●■	-	-	0.99-2.48	-	-	-
р. Мозель, приток Рейна, Франция	●■	2.90-5.33	0.119-0.613	3.74-5.42	0.47-1.20	Montargès-Pelletier et al., 2007	-
р. Сена, Франция	■	0.08-0.60	0.017-0.092	1.97-2.5	-	Roy et al., 1999	-
р. Уаза, правый приток Сены, Франция	●■	0.34	0.102	2.31	-	-	-
р. Вель, бассейн р. Сена, Франция	■	0.21-1.51	0.0026-0.17	1.50-2.81	0.029-0.65	Palais et al. 2011	-
р. Ардре, приток реки Вель, Франция	■	0.30-0.46	0.19-0.58	2.40-3.15	0.83-1.08	-	-
р. Рейсбери, Великобритания	●■	-	-	2.29	-	Aldridge et al., 2014	-
р. Шеннон, Ирландия	●■	0.26-0.43	0.028-0.062	0.65-1.94	0.11-0.25	Lyons et al., 2021	-

● присутствие *D. polymorpha*; ■ присутствие *D. bugensis*; ■ возможное вселение *D. bugensis* в водоем; жирным шрифтом выделено содержание кальция в воде превышающие пороговые значения.

ское озеро. Содержание ионов кальция в воде реки Свирь, ее притока реки Паша, а также озера Ладога, ниже пороговых значений для *D. bugensis* (табл. 1), что делает невозможным вселение этого вида в эти водоемы.

Река Оять, исток которой начинается из озера Чаймозеро, является левым притоком реки Свирь. Вселение *D. bugensis* в реку Оять, является вероятным из-за достаточной для выживания концентрации ионов кальция в воде (табл. 1). Реки Сясь и Волхов являются притоками озера Ладога. Концентрация ионов кальция в воде устьевой зоны реки Сясь ниже, а реки Волхов выше пороговых значений полученных для *D. bugensis* (табл. 1). Следовательно, этот моллюск не может выживать в реке Сясь, но может в реке Волхов. Содержание кальция в воде реки Нева ниже пороговых значений полученных для *D. bugensis* (табл. 1), что делает невозможным вселение этого вида в данный водоем.

Река Нарва связана с Чудско-Псковским озером и Нарвским водохранилищем. Эта речная система заселена *D. polymorpha*. Содержание кальция в воде существенно превышает пороговые значения для *D. bugensis* (табл. 1), что обеспечивает благоприятные условия для ее вселения.

В систему озер Баторино, Мястро, Нарочь и Вилейское водохранилище бассейна реки Виляя вселилась *D. polymorpha*. Высокое содержание кальция в воде (табл. 1) создает необходимые условия для вселения *D. bugensis*. Вода Вилейского водохранилища используется для охлаждения реакторов Белорусской АЭС. Следует ожидать колонизации дрейсенидами системы охлаждения АЭС, что потребует существенных экономических затрат на технические мероприятия по очистке от моллюсков.

D. polymorpha обитает в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря, также речной системе Калининградской области, где концентрация кальция в воде существенно превышает пороговые значения (табл. 1) для *D. bugensis*, создавая благоприятные условия для ее вселения. Содержание кальция в озерно-речной системе Польши существенно превышает пороговые значения (табл. 1), что обеспечивает необходимые условия для

вселения *D. bugensis*. Наличие популяции этого вида зарегистрировано в эстуарии реки Одра (Woźniczka et al., 2016; Wawrzyniak-Wydrowska et al., 2019).

Бассейн Северного моря

D. bugensis освоила различные озера, водохранилища, каналы и речные системы бассейна реки Рейн [Van der Velde, Platvoet, 2007; Schonenberg, Gittenberger, 2008; Imo et al., 2010; Bij de Vaate, 2010; Bij de Vaate, Beisel, 2011; Heiler et al., 2013; Matthews et al., 2014; De Ventura et al., 2017; Haltiner et al., 2022; Trunfio et al., 2023], и Маас [Marescaux et al., 2015]. *D. bugensis* вселилась в реку Уаза, правого притока реки Сены [Kerambrun et al., 2018]. Этот вид достиг реки Рейсбери в Великобритании [Aldridge et al., 2014], озер Лох-Ри, Лох-Дерг и водохранилища Партин, связанных с рекой Шеннон в Ирландии [Vaars et al., 2022; Flynn et al., 2023]. Содержание кальция в реках бассейна Северного моря существенно превышает пороговые значения для *D. bugensis* (табл. 1).

Бассейн Азовского моря

D. bugensis обитает в Таганрогском заливе, системе рек нижнего Дона и его притока реки Маныч (Набоженко, Сон, 2011; Zhulidov et al., 2004, 2010, 2013; Son, 2007). Зона концентрации ионов кальция в воде реки Дон и его притоков Маныч и Северский Донец существенно выше пороговых значений для моллюсков (табл. 2). Следовательно, содержание ионов кальция в воде реки Дон и его притоков не оказывает лимитирующего влияния на этот вид.

Бассейн Черного моря

В бассейне Днепра *D. bugensis* распространена в устьевой зоне, речной части, каскаде водохранилищ (Каховское, Запорожское, Каменское, Кременчугское, Каневское, Киевское) и притоков рек [Журавель, 1951; 1967; Дыга, Золотарева, 1976; Протасов, Силаева, 2010; Mills et al., 1996; Therriault et al., 2005; Son, 2007; Zhulidov et al., 2010; Protasov et al., 2017]. *D. bugensis* обнаружена в протоках дельты Днестра, ручьях, впадающих в Днестровский лиман, а также в основном

русле нижнего и среднего Днестра, включая Днестровское водохранилище [Therriault et al., 2005; Son, 2007]. Вселение *D. bugensis* зарегистрировано в дельте [Ляшенко и др., 2010], румынской [Pora, Pora, 2006], молдавской [Coadă et al., 2020], болгарской [Hubenov, Trichkova, 2007; Trichkova et al., 2013; 2022], венгерской [Szekeres et al., 2008], включая озеро Балатон [Balogh et al., 2018; 2023; Baldi et al., 2019], немецкой [Beggel et al., 2015] части Дуная и ряда его притоков и водохранилищ. На всем протяжении рек Днепр, Днестр и Дунай, а также их притоков и водохранилищ, уровень ионов кальция в воде существенно выше пороговых значений для *D. bugensis* (табл. 2), что позволяет виду осваивать бассейны этих рек.

Бассейн Средиземного моря

D. bugensis совместно с *D. polymorpha* обнаружена в озерах Гарда [Salmaso et al., 2022; Ciutti et al., 2025], Маджоре и Лугано [Capelli et al., 2023] бассейна реки По, а также озере Винобль, реках Сона и Рона [Prie, Fruget, 2017], включая озеро Женева [Haltiner et al., 2022; Reymondet et al., 2025]. Содержание кальция в воде речных систем бассейна Средиземного моря, выше пороговых значений для *D. bugensis* (табл. 2). Следует ожидать дальнейшее расселение *D. bugensis* в речной системе этого бассейна.

Северная Америка

Бассейн Атлантического океана

Великие озера Северной Америки соединены между собой речными системами с выходом в Атлантический океан через реку Святого Лаврентия. Эта река вытекает из озера Онтарио и впадает в залив Святого Лаврентия Атлантического океана. Содержание кальция в разных частях реки Святого Лаврентия и ее притоков значительно различается. Бедные кальцием воды, берущие начало из рек, дренирующих Канадский щит, привели к полному отсутствию колонизации двух видов дрейссен в реке Оттава и вдоль северного берега реки Святого Лаврентия к востоку от Монреаля, несмотря на обилие подходящего субстрата [Mellina, Rasmussen, 1994; Jones, Ricciardi, 2005; Casper, Johnson, 2010]. Попу-

Таблица 2. Концентрация катионов, ммоль/л, и распределение *D. polytompha* (●) и *D. bigensis* (■) в речных системах Азовского, Черного и Средиземного моря

Водоём	Моллюски	Натрий	Калий	Кальций	Магний	Ссылка
Бассейн Азовского моря						
Системы Нижнего Дона	●■	-	-	0.95-2.47	-	Zhulidov et al., 2013
р. Маныч, приток реки Дон	●■	-	-	2.60-3.35	-	-
дельта р. Дон	●■	-	-	2.41-8.62	1.72-11.45	Магишов, и др., 2023
р. Дон, между Семикараорск и Волгодонск	●■	-	-	1.10-1.60	1.08-1.33	Магишов и др., 2016
Бассейн р. Маныч, 3 станции	●■	-	-	2.10-5.40	3.67-4.75	-
р. Северский Донец, приток Дона, 4 станции	■	-	-	3.05-3.65	2.04-2.87	-
Бассейн Черного моря						
Киевское водохранилище, р. Днепр	●■	-	-	1.08-1.45	0.30-0.71	Якушин и др., 2017
р. Горынь, приток р. Припять	■	-	-	2.01-2.31	-	Протасов и др., 2011
р. Виля, приток р. Горынь	■	-	-	2.06-2.65	-	-
р. Гнилой Рог, приток р. Виля	●■	-	-	1.60-1.86	-	-
р. Сож, приток Днепра, Белоруссия	■	0.07-0.20	0.020-0.037	0.92-1.79	0.30-0.53	Рассашко и др., 2008
р. Беседь, приток р. Сож, Белоруссия	■	0.14-0.20	0.031-0.086	0.97-1.75	0.27-0.33	-
р. Ведерня, приток р. Беседь, Белоруссия	■	0.09-0.15	0.006-0.057	0.95-1.61	0.18-0.25	-
р. Уза, приток р. Сож, Белоруссия	■	0.41-0.60	0.043-0.114	0.92-1.87	0.43-0.61	-
р. Ипуть, приток р. Сож, Белоруссия	■	0.12-0.30	0.018-0.044	0.76-1.10	0.15-0.23	-
р. Березина, приток Днепра, Белоруссия	■	0.26-0.60	0.016-0.094	0.73-1.87	0.39-0.60	-
р. Ведрич, приток Днепра, Белоруссия	■	0.34-0.41	0.007-0.027	0.73-1.65	0.33-0.41	-
р. Иппа, приток р. Припять, Белоруссия	■	0.17-0.28	0.009-0.017	0.65-1.44	0.22-0.38	-
р. Рэут, приток Днестра, Молдавия	■	-	-	1.30-2.25	2.53-4.25	Gladhia et al., 2013
р. Икель, приток Днестра, Молдавия	■	-	-	1.45-2.50	2.08-4.83	-
р. Бык, приток Днестра, Молдавия	■	-	-	1.90-2.55	1.29-2.74	-
р. Ботна, приток Днестра, Молдавия	■	-	-	1.05-3.05	0.66-6.58	-
р. Зологая Липа, приток Днестра, Украина	■	-	-	2.37-2.59	0.40-0.43	Khilchevskyi et al., 2024
р. Коропец, приток Днестра, Украина	■	-	-	1.83-2.32	0.45-0.48	-
р. Стрыпа, приток Днестра, Украина	■	-	-	2.52-2.76	0.69-0.80	-
р. Серет, приток Днестра, Украина	■	-	-	1.80-3.01	0.51-0.65	-
р. Ничлава, приток Днестра, Украина	■	-	-	3.16-3.73	0.73-0.89	-
р. Збруч, приток Днестра, Украина	■	-	-	2.32-2.78	59-0.78	-

В-ще Огоста, бассейн Дуная, Болгария	●■	-	-	0.80	-	Trichkova et al. 2008
В-ще Аспарухов Вал, -"	●■	-	-	3.71	-	Kozuharov et al. 2013
р. Драва, приток Дуная, Хорватия	●■	-	-	0.96-1.16	-	Lajtner et al. 2004
В-ще Дубрава, р. Драва, Хорватия	●■	-	-	0.80-1.20	-	-"
р. Дунай, Венгрия, 7 станций	●■	0.66-0.73	0.064-0.070	1.33-1.36	0.60-0.67	Saeed et al., 2024
Озеро Балатон, бассейн Дуная, Венгрия	●■	-	-	0.91-1.18	-	Baldi et al. 2019
Бассейн Средиземного моря						
Пчелинское в-ще, р. Струма Болгария	●■	1.98	0.127	1.15	1.09	Kozuharov et al. 2009
Изворское в-ще, бассейн р. Струма, Болгария	●■	0.37	0.043	1.35	0.53	-"
Горна Диканья в-ще, бассейн р. Струма	●■	0.53	0.032	0.83	0.93	-"
Стойковецкое в-ще, бассейн р. Струма	●■	0.37	0.050	0.75	0.43	-"
Озеро Лугано, бассейн реки По, Италия	●■	0.12	0.031	0.91-0.95	0.38-0.39	Rogora et al. 2015
Озеро Лугано, бассейн реки По, Италия	●■	0.07-0.23	0.028-0.036	0.87-0.99	0.33-0.35	Barbieri, Mosello, 1992
Озеро Гарда, бассейн р. По, Италия	●■	0.15-0.18	0.025-0.028	0.82-0.85	0.34-0.35	Rogora et al. 2015
Озеро Гарда, бассейн р. По, Италия	●■	0.15-0.16	0.030	0.70-0.98	0.33-0.34	Salmasso et al., 1997
Озеро Женева, бассейн р. Роны	●■	-	-	0.95-1.08	0.21-0.23	Escoffier et al., 2022

● присутствие *D. polymorpha*; ■ присутствие *D. bugensis*; ■ возможное вселение *D. bugensis*; □ невозможность вселения *D. bugensis*; □ невозможность вселения *D. bugensis* в водоем; жирным шрифтом выделено содержание кальция в воде превышающие пороговые значения.

ляции двух видов дрейссен были обнаружены по всей длине реки Святого Лаврентия от истока (озеро Онтарио) до р. Оттава [Casper, Johnson, 2010; Baldwin et al., 2012] и вдоль южного побережья ниже реки Оттавы [Jones, Ricciardi, 2005], где концентрация кальция в воде превышает пороговые значения (табл. 3). Два вида дрейссен вселились в канал Суланж, вода в который поступает из верхней части р. Св. Лаврентия [Ricciardi, Whoriskey, 2004].

D. bugensis колонизировала различные районы озера Онтарио [Mills et al., 1996; 1999; Wilson et al., 2006], озера Эри [Mills et al., 1996; 1999; Claxton, Mackie, 1998; Stoeckmann, 2003; Zhang et al., 2011], озера Мичиган [Peyer et al., 2009; Nalera et al., 2010; Zalusky et al., 2023], озера Гурон [Zalusky et al., 2023] и озера Симко [Ginn et al., 2018], где содержание кальция в воде превышает пороговые значения (табл. 3).

Содержание кальция в воде озера Верхнее (табл. 3) и озера Ладожское (табл. 1) соответствует пороговым значениям, полученным нами для *D. polymorpha* [Martemyanov et al., 2024] и ниже для *D. bugensis* (рис.). Эта ситуация не позволяет обоим видам дрейссен осваивать данные озера. Однако *D. polymorpha* и *D. bugensis* могут колонизировать притоки рек, впадающих в Ладожское и Верхнее озера, где содержание кальция в воде превышает пороговые значения. Совместные колонии *D. polymorpha* и *D. bugensis* обнаружены в устьевой зоне реки Сент-Луис, впадающей в озеро Верхнее [Grigorovich et al., 2008a].

Водные пути в Соединенных Штатах представляют собой сеть взаимосвязанных рек, которые поддерживают регулярное движение коммерческих и вспомогательных судов. Вследствие этого, речные системы подвергаются чрезвычайно высокому риску вселения как *D. polymorpha* так и *D. bugensis*.

Таблица 3. Концентрация калия, натрия, кальция, магния, в воде и распределение *D. rolytrophia* (●) и *D. bigensis* (■) в речных системах Северной Америки

Водоем	моллюски	Натрий	Калий	Кальций	Магний	Источник
Бассейн Атлантического океана						
р. Оттава, северное побережье р. Св. Лаврентия	○□	-	-	0.20-0.35	-	Mellina, Rasmussen, 1994
р. Оттава, северное побережье р. Св. Лаврентия	○□	-	-	0.19-0.26	-	Jones, Ricciardi, 2005
Южная сторона р. Св. Лаврентия ниже р. Оттавы	●■	-	-	0.41-0.94	-	Mellina, Rasmussen, 1994
Южная сторона р. Св. Лаврентия ниже р. Оттавы	●■	-	-	0.61-0.71	-	Jones, Ricciardi, 2005
р. Св. Лаврентия от истока до р. Оттава	●■	-	-	0.56-0.77	-	-
р. Св. Лаврентия от истока до р. Оттава	●■	0.43	-	0.90	-	Casper, Johnson, 2010
р. Св. Лаврентия от истока до р. Оттава	●■	-	-	0.64-0.83	-	Baldwin et al., 2012
Канал Суланж, бассейн р. Св. Лаврентия	●■	-	-	0.59-0.68	-	Ricciardi, Whoriskey, 2004
Озеро Онтарио	●■	0.50-0.55	0.036-0.038	0.84-1.03	0.32-0.36	Chapra et al., 2012
Озеро Эри	●■	0.32-0.52	0.027-0.038	0.77-0.98	0.31-0.39	-
Озеро Мичиган	●■	0.36-0.48	0.044-0.085	0.95-2.25	0.46-1.00	Kolak, Long, 2024
Река Сент-Джозеф, бассейн озера Мичиган	●■	-	-	2.4-6.7	-	Horvath et al., 1996
Озеро Гурон	●■	0.13-0.17	0.019-0.026	0.6-0.74	0.27-0.32	Chapra et al., 2012
Озеро Симко, бассейн озера Гурон	●■	1.07	-	1.11	-	Ginn et al., 2018
Озеро Верхнее	○□	0.05-0.06	0.01-0.013	0.32-0.34	0.10-0.12	Chapra et al., 2012
Река Миссисипи, США	●■	-	-	0.95-1.55	0.50-0.99	Allen, Ramcharan, 2001
Река Иллинойс, приток реки Миссисипи	●■	-	-	1.57-1.67	1.02-1.12	-
Река Миссури, приток реки Миссисипи	●■	-	-	1.35-1.62	0.72-1.0	-
Река Саут-Платт, бассейн реки Миссури	■	1.35-11.3	0.069-0.282	1.02-6.50	0.54-6.25	Mueller, 1990
Река Огайо, приток реки Миссисипи	●■	-	-	0.82-0.92	0.37-0.42	Allen, Ramcharan, 2001
Река Аллегейни, приток реки Огайо	●■	-	-	0.62	0.28	-
Река Моногахела, приток реки Огайо	●■	-	-	0.82	0.35	-
Река Канава, приток реки Огайо	●□	-	-	0.4	0.22	-
Река Кентукки, приток реки Огайо	●■	-	-	0.95	0.35	-
Река Теннесси, приток реки Огайо	●?	-	-	0.47-0.50	0.15-0.20	-
Река Агчафалая, приток реки Миссисипи	●■	-	-	0.77-0.87	0.40-0.45	-
Река Арканзас, приток реки Миссисипи	●■	-	-	0.77-1.12	0.31-0.34	-
Река Уайт, приток реки Миссисипи	■	-	-	0.70-0.82	0.47-0.57	-
Ред-Ривер, приток реки Миссисипи	■	-	-	0.70-1.15	0.31-0.53	-

Река Уошита, приток реки Ред-Ривер	○□	-	-	0.18-0.23	0.06-0.09	- ⁴
Река Язу, приток реки Миссисипи	○□	-	-	0.26	0.15	- ⁴
Канал Теннесси–Томбигби	○□	-	-	0.38-0.39	0.06-0.12	- ⁴
Река Блэк-Уорриор, приток реки Томбигби	○□	-	-	0.29	0.25	- ⁴
Река Алабама, сливается с рекой Томбигби	○□	-	-	0.23-0.30	0.11-0.12	- ⁴
Река Гудзон	●□	-	-	0.68	-	Strayer, Malcom, 2007
Река Гудзон, эстуарий	●□	-	-	0.55-0.75	-	Strayer et al., 1996
Бассейн Тихого океана						
Бассейн реки Рио-Гранде, США и Мексика	■	0.39-19.2	0.033-0.254	1.27-4.05	0.29-2.12	Yuan, Miyamoto, 2004
Река Колорадо, Лиис-Ферри, Аризона	■	2.43-6.17	0.072-0.167	1.5-2.9	0.79-1.62	Irelan, 1971
Река Колорадо, Гранд-Каньон, Северная Аризона	●□	2.61-7.43	0.100-0.185	1.65-2.87	0.79-1.62	- ⁴
Река Колорадо ниже плотины Гувера	●□	3.52-5.09	0.100-0.156	1.95-2.75	0.96-1.33	- ⁴
Озеро Хавасу, река Колорадо	●□	3.61-5.26	0.110-0.151	1.87-2.70	1.00-1.42	- ⁴
Озеро Империял, река Колорадо	●□	3.83-6.52	0.074-0.164	2.07-2.75	1.04-1.42	- ⁴
Озеро Мид, река Колорадо	●□	4.00-5.74	0.097-0.126	1.90-2.65	0.67-1.11	Moran et al., 2015
Озеро Мид, река Колорадо	●□	3.63-3.95	-	1.22-1.52	0.99-1.08	Seitz et al., 2023
Река Санта Клара	●□	2.26-10.43	0.077-0.131	2.02-5.75	1.25-3.33	Reichard et al., 1999
Река Санта-Маргарита	●□	3.09-3.96	0.041-0.061	0.92-1.40	0.62-0.96	WATER..., 2025
Озеро Скиннер, река Санта-Маргарита	●□	3.96-4.13	0.118-0.126	1.52-1.55	0.92-0.96	- ⁴

●присутствие *D. robustiora*; ■присутствие *D. bugensis*; □возможное вселение *D. bugensis*; ◻невозможность вселения *D. bugensis*; жирным шрифтом выделено содержание кальция в воде превышающие пороговые значения.

Великие озера связаны через Иллинойс–Мичиганский канал с бассейном реки Миссисипи, а через канал Эри с рекой Гудзон.

Оба вида дрейссен обнаружены в реке Миссисипи [Grigorovich et al., 2008b], водохранилищах Пепин на реке Миссисипи [Sepulveda et al., 2019], Тибр [Sepulveda et al., 2019], Суитуотер [Wong et al., 2013] бассейна реки Миссури, притоках Иллинойс [Cranberg, Keller, 2020] и Огайо [Grigorovich et al., 2008b], а также в средней части [Marshall, Stepien, 2021] и устьевой зоне [Strayer et al., 2020] реки Гудзон, где концентрация кальция в воде выше пороговых значений. В водоемах, где содержание кальция ниже или равно пороговым значениям, моллюски отсутствуют (табл. 3).

Бассейн Тихого океана

D. bugensis заселила многие участки реки Колорадо [Benson et al., 2025], озера расположенные на этой реке Мид [Cross et al., 2010; McMahon, 2011; Mueting et al., 2011; Choi et al., 2013; Seitz et al., 2023], Мохаве [McMahon, 2011], Коппер Бейсин, Мэтьюз [Reid et al., 2010], Хавасу, Империял, реки Санта Клара, Сан-Диего, Сан-Гейбриел, Санта-Маргарита, озеро Скиннер на реке Санта-Маргарита [Benson et al., 2025], озеро Эль-Карризо, бассейна реки Тихуана [Wakida-Kusunoki et al., 2015]. Содержание кальция в воде этих водоемов существенно выше пороговых значений, полученных для *D. bugensis*.

Заключение

Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом *D. bugensis* и пресной водой, составляют 0.022–0.026, 0.0021–0.0026, 0.43–0.47 и 0.0032–0.0039 ммоль/л, соответственно. Ранее были представлены данные, что минимальные концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания баланса между организмом *D. polymorpha* и средой, составляют 0.015–0.018, 0.0021–0.0025, 0.34–0.38, 0.0032–0.0039 ммоль/л, соответственно. По сравнению с *D. polymorpha*, для выживания *D. bugensis* требуются несколько более высокие концентрации ионов натрия и кальция в воде. Сравнительный анализ показал, что оба вида дрейссен независимо от региона и бассейна не встречаются в водоемах, где содержание ионов кальция в воде ниже пороговых значений. Пороговые концентрации кальция в воде определяют нижнюю границу ареала распространения дрейссен в пресноводных водоемах. Для оценки возможного масштаба дальнейшего распространения дрейссен необходимо определить диапазоны содержания ионов, главным образом кальция, в разных пресноводных водоемах. Ожидается, что в любом бассейне и регионе моллюски будут осваивать преимущественно те водоемы, где уровень кальция в воде выше пороговых значений и не смогут вселяться в водоемы с содержанием кальция ниже пороговых значений. Наши данные позволяют рекомендовать строительство тепловых и атомных электростанций вблизи водоемов, где концентрация кальция в воде ниже пороговых значений.

Финансирование работы

Настоящее исследование выполнено в рамках государственного задания по теме № 124032500016-4.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Обращение с животными проводилось в соответствии с Руководством Национальных

институтов здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Протоколы использования животных были одобрены Комитетом по биоэтике Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Протокол № 07 от 10 марта 2022 г.).

Литература

- Васильева Н.В. Современное состояние водных объектов Великого Новгорода // Водное хозяйство России. 2013. № 4. С. 32–45.
- Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- Виноградов Г.А., Биочино Г.И. Физиологические особенности моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) обитающих в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2005. № 3. С. 74–78.
- Дыга А.Т., Золотарева В.И. Биология *Dreissena bugensis* из Запорожского водохранилища и его роль в самоочищении воды // Тр. 3-го Всесоюз. совещ. Гидробиол. об-ва. Рига. 1976. С. 237–240.
- Журавель П.А. О *Dreissena bugensis* (Mollusca) из системы Днепра и недавнем ее появлении в Днепровском водохранилище // Зоол. журн. 1951. Т. 30. № 2. С. 186–188.
- Журавель П.А. Образование новых очагов фауны лиманно-каспийского комплекса в водоемах различных климатических зон СССР // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 8. С. 1152–1162.
- Костоусов В.Г., Баран Т.Л., Попиначенко Т.И., Сенникова В.Д. Оценка гидроэкологического состояния участка реки Виля в зоне строительства Белорусской АЭС // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. 2020. № 36. С. 146–158.
- Ладога / под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. Санкт-Петербург: Институт озероведения РАН, 2013. 568 с. <http://ladoga-lake.ru/pages/artcl-ladoga-ladoga-ran.php>
- Липатникова О.А., Лубкова Т.Н., Хавина Е.М. Гидрохимическая характеристика водных объектов канала имени Москвы и Волго-Балтийской системы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. 2020. № 6. С. 69–76.
- Львова А.А. О проникновении *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) в Учинское водохранилище (Московская обл.) и реку Москву // Зоологический журнал. 2004. Т. 83. № 6. С. 766–768.
- Ляшенко А.В., Зорина-Сахарова Е.Е., Маковский В.В. Дрейссена бугская (*Dreissena bugensis* Andr., Mollusca, Bivalvia) в Килийской дельте Дуная // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46. № 1. С. 117–120.
- Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах, мышечной ткани леща отловленного из разных участков Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 727–731.
- Мартемьянов В.И. Содержание воды и катионов в различных тканях двустворчатых моллюсков, обитаю-

- щих в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1996. Т. 32. № 2. С. 151–155.
- Матишов Г.Г., Григоренко К.С. Качество питьевой воды дельты Дона в условиях маловодья // Доклады РАН. Науки о Земле. 2023. Т. 512. № 2. С. 320–331. DOI: 10.31857/S2686739723601151
- Матишов Г.Г., Степаньян О.В., Харьковский В.М. и др. Особенности водной экосистемы Нижнего Дона в позднеосенний период // Водные ресурсы. 2016. Т. 43. № 6. С. 620–632.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища / под ред. А.С. Литвинова. Ярославль, 2002. 367 с.
- Набоженко М.В., Сон М.О. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и в Таганрогском заливе Азовского моря // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования / Ред. Г.Г. Матишов, В.А. Иванов; ЮНЦ РАН: Ростов-на-Дону, 2011; С. 191–197.
- Наточин Ю.В., Лукьяненко В.И., Лаврова Е.А., Металлов Г.Ф. Катионы сыворотки крови осетровых в морской и речной периоды жизни // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15. № 5. С. 890–895.
- Пихлак А., Маремья Э., Линдпере А., Милиус А., Стараст Х. Гидрохимическое состояние вод Псковско-Чудского озера в июне 1985 г. // Известия Академии Наук Эстонской ССР. Биология. 1987. Т. 36. № 2. С. 133–145. <https://doi.org/10.3176/biol.1987.2.05>
- Протасов А.А., Силаева А.А. Данные об инвазии и совместном обитании видов-вселенцев в водоемах бассейна Днепра // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 1. С. 31–36.
- Протасов А.А., Семенченко В.П., Силаева А.А. и др. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / Под ред. А.А. Протасова. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.
- Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Дрейссениды волжских водохранилищ // Волга и ее жизнь: сборник тезисов докладов Всероссийской конференции / Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, 22–26 октября 2018 г. Филигрань: Ярославль, Россия, 2018. С. 106.
- Рассашко И.Ф., Собченко В.А., Гончаренко Г.Г., Ковалева О.В., Дроздова Н.И., Горнасталев А.А. Гидро-экологическое состояние рек бассейна Днепра (в пределах Гомельской области). Гомель: УО «ГТУ им. Ф.Скорины», 2008. 124 с.
- Тимофеев И.В., Никольская Л.В. Комплексный мониторинг качества воды устья реки Великой (Псковская область) по ряду гидрохимических и гидробиологических показателей // Самарский научный вестник. 2024. Т. 13. № 2. С. 81–87. DOI: 10.55355/snvn2024132109
- Уманская М.В., Краснова Е.С., Горбунов М.Ю. Химический состав воды и трофический статус прибрежных участков водохранилищ Камского каскада в 2009 г. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20. № 3. С. 39–49.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 года // Труды ИБВВ РАН. 2018. Вып. 81. С. 7–14. DOI 10.24411/0320-3557-2018-1-0001
- Якушин В.М., Щербак В.И., Семенюк Н.Е., Линчук М.И. Гидрохимическая характеристика Киевского водохранилища на современном этапе его существования // Гидробиол. журн. 2017. Т. 53. № 4. С. 105–120.
- Aldridge D.C., Ho S., Froufe E. The Ponto-Caspian quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) invades Great Britain // Aquatic Invasions. 2014. V. 9. № 4. P. 529–535. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.11>
- Allen Y.C., Ramchran C.W. *Dreissena* distribution in commercial waterways of the U.S.: using failed invasions to identify limiting factors // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. № 5. P. 898–907. <https://doi.org/10.1139/f01-043>
- Baars J.-R., Caplice M.B., Flynn O., O’Leary K., Swanwick H., Minchin D. The Ponto-Caspian quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897, is established in Ireland // BioInvasions Records. 2022. V. 11. № 1. P. 173–180. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.1.17>
- Baldi K., Balogh C., Sztano O. et al. Sediment contributing invasive dreissenid species in a calcareous shallow lake – Possible implications for shortening life span of lakes by filling // Elementa. 2019. V. 7: 42. <https://doi.org/10.1525/elementa.380>
- Baldwin B.S., Carpenter M., Rury K., Woodward E. Low dissolved ions may limit secondary invasion of inland waters by exotic round gobies and dreissenid mussels in North America // Biol. Invasions. 2012. V. 14. P. 1157–1175. DOI 10.1007/s10530-011-0146-0
- Balogh C., Kobak J., N. Farago, Serfozo Z. Competition between two congener invaders: Food conditions drive the success of the quagga over zebra mussel in a large shallow lake // Freshwater Biology. 2023. V. 68. № 11. P. 1963–1980. <https://doi.org/10.1111/fwb.14168>
- Balogh C., Vlacilova A., Laszlo G.T., Serfozo Z. Dreissenid colonization during the initial invasion of the quagga mussel in the largest Central European shallow lake, Lake Balaton, Hungary // J. Great Lakes Res. 2018. V. 44. № 1. P. 114–125. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.11.007>
- Barbieri A., Mosello R. Chemistry and trophic evolution of Lake Lugano in relation to nutrient budget // Aquatic Sciences. 1992. V. 54. № 3-4. P. 219–237.
- Beggel S., Cerwenka A.F., Brandner J., Geist J. Shell morphological versus genetic identification of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // Aquat. Invasions. 2015. V. 10. № 1. P. 93–99. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2015.10.1.09>
- Benson A.J., Richerson M.M., Maynard E., Larson J., Fusaro A., Bogdanoff A.K., Neilson M.E., Elgin A. *Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897: U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database,

- Gainesville, FL, 2025. <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=95>, Revision Date: 9/7/2023, Access Date: 11/25/2025
- Bij de Vaate A. Some evidence for ballast water transport being the vector of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov 1897) introduction into Western Europe and subsequent upstream dispersal in the River Rhine // *Aquat Invasions* 2010. V. 5. № 2. P. 207–209. doi: 10.3391/ai.2010.5.2.13
- Bij de Vaate A., Beisel J.N. Range expansion of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov 1897) in Western Europe: first observation from France // *Aquat Invasions* 2011. V. 6. № 1. P. 71–74. doi: 10.3391/ai.2011.6.S1.016
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // *Hydrobiologia*. 2006. V. 571. P. 133–146. DOI 10.1007/s10750-006-0234-9
- Capelli C, Mauri F, Pianta E, Rotta F, Lepori F. Environmental DNA survey indicates arrival of quagga mussel in Ticino River basin // *J. Limnol.* 2023. V. 82:2105. DOI: 10.4081/jlimnol.2023.2105
- Casper A.F., Johnson L.E. Contrasting shell/tissue characteristics of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in relation to environmental heterogeneity in the St. Lawrence River // *J. Great Lakes Res.* 2010. V. 36. № 1. P. 184–189. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2009.10.001>
- Chapra S.C., Dove A., Warren G.J. Long-term trends of Great Lakes major ion chemistry // *J. Great Lakes Research.* 2012. V. 38. P. 550–560, doi:10.1016/j.jglr.2012.06.010
- Choi W.J., Gerstenberger S., McMahon R.F., Wong W.H. Estimating survival rates of quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) veliger larvae under summer and autumn temperature regimes in residual water of trailered watercraft at Lake Mead, USA // *Management of Biological Invasions.* 2013. V. 4. P. 61–69. <https://doi.org/10.3391/mbi.2013.4.1.08>
- Ciutti F., Bonacina L., Chemello A. et al. The quagga mussel (*Dreissena bugensis*) south of the Alps: an ongoing biological invasion in Lake Garda // *Aquat. Ecol.* 2025. <https://doi.org/10.1007/s10452-025-10232-8>
- Claxton W.T., Mackie G.L. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie // *Can. J. Zool.* 1998. V. 76. № 1. P. 2010–2019. <https://doi.org/10.1139/z98-150>
- Coadă V., Tiganas A., Gîtu A. Invasive species in the malacofauna aquatic (Mollusca, Gastropoda, Bivalvia) of the Republic of Moldova // *Acta et Commentationes, Exact and Natural Sciences.* 2020. V. 9. № 1. P. 24–29. DOI: 10.36120/2587-3644.v9i1.24-29
- Cranberg C., Keller R. Illinois Database of Aquatic Non-native Species // School of Environmental Sustainability, Loyola University Chicago. 2020.
- Cross C.L., Wong W.H., Che T.D. Estimating carrying capacity of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in a natural system: A case study of the Boulder Basin of Lake // *Aquatic Invasions.* 2010. V. 6. P. 141–147. <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.2.03>
- Cymes I., Glińska-Lewczuk K. The use of Water Quality Indices (WQI and SAR) for multipurpose assessment of water in dam reservoirs // *J. Elem.* 2016. V. 21. P. 1211–1224. doi: 10.5601/jelem.2016.21.2.1200
- Debska K., Rutkowska B. Changes of water pollution dynamics in Vistula river on Warsaw city area // *Nr II/2/2017, Polska Akademia Nauk, Oddział w Krakowie*, s. 849–861. <http://dx.medra.org/10.14597/infraeco.2017.2.2.066>
- De Ventura L., Kopp K., Seppala K., Jokela J. Tracing the quagga mussel invasion along the Rhine river system using eDNA markers: early detection and surveillance of invasive zebra and quagga mussels // *Management of Biological Invasions.* 2017. V. 8. № 1. P. 101–112. <https://doi.org/10.3391/mbi.2017.8.1.10>
- Dietz T.H., Lessard D., Silverman H., Lynn J.W. Osmoregulation in *Dreissena polymorpha*: the importance of Na, Cl, K, and particularly Mg // *Biol. Bull.* 1994. V. 187. № 1. P. 76–83. <https://doi.org/10.2307/1542167>
- Dietz T.H., Wilcox S.J., Byrne R.A., Silverman H. Effects of hyperosmotic challenge on the freshwater bivalve, *Dreissena polymorpha*: importance of K // *Can. J. Zool.* 1997. V. 75. № 5. P. 697–705. <https://doi.org/10.1139/z97-090>
- Escoffier N., Perolo P., Lambert T. et al. Whiting events in a large peri-alpine lake: Evidence of a catchment-scale process // *J. Geophys. Res., Biogeosciences.* 2022. V. 127: e2022JG006823. <https://doi.org/10.1029/2022JG006823>
- Flynn O., Minchin D., Caplice M.B. et al. Early stage of invasion of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) within the interconnected lakes Lough Ree and Lough Derg of the Shannon River system, Ireland // *Aquatic Invasions.* 2023. V. 18. № 4. P. 473–486. <https://doi.org/10.3391/ai.2023.18.4.111650>
- Ginn B.K., Bolton R., Coulombe D. et al. Quantifying a shift in benthic dominance from zebra (*Dreissena polymorpha*) to quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels in a large, inland lake // *J. Great Lakes Res.* 2018. V. 44. № 2. P. 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.12.003>
- Gładchia V., Ducab G., Goreaceva N., Bunduchia E., Lis A. Chemical composition from the Dniester river tributaries // *J. Mold.* 2013. V. 8. № 1. P. 23–32.
- Glińska-Lewczuk K. Effect of land use and lake presence on chemical diversity of the Lyna River system // *Polish J. Environ. Stud.* 2006. V. 15. № 2. P. 259–269.
- Grigorovich I.A., Angradi T.R., Stepien C.A. Occurrence of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Upper Mississippi River System // *J. Freshw. Ecol.* 2008b. V. 23. P. 429–435. <https://doi.org/10.1080/02705060.2008.9664220>
- Grigorovich I.A., Kelly J.R., Darling J.A., West C.W. The Quagga mussel invades the Lake Superior Basin // *J. Great Lakes Res.* 2008a. V. 34. № 2. P. 342–350. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2008\)34\[342:TQ MITL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2008)34[342:TQ MITL]2.0.CO;2)
- Haltiner L, Zhang H, Anneville O. et al. The distribution and spread of quagga mussels in perialpine lakes north of the Alps // *Aquatic Invasions.* 2022. V. 17. № 2. P. 153–173. <https://doi.org/10.3391/ai.2022.17.2.02>

- Heiler K.C.M., Bij de Vaate A., Ekschmitt K., von Oheimb P.V., Albrecht C., Wilke T. Reconstruction of the early invasion history of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe // *Aquat. Invasions*. 2013. V. 8. № 1. P. 53–57. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.1.06>
- Hincks S.S., Mackie G.L. Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive success of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. V. 54. № 9. P. 2049–2057. <https://doi.org/10.1139/f97-114>
- Horvath T.G., Lamberti G.A., Lodge D.M., Perry W.L. Zebra mussel dispersal in lake-stream systems: source-sink dynamics? // *J. North Am. Benthol.* 1996. V. 15. № 4. P. 564–575. <http://www.jstor.org/stable/1467807>
- Hubenov Z., Trichkova T. *Dreissena bugensis* (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae). New invasive species to the Bulgarian malacofauna // *Acta zool. Bulg.* 2007. V. 59. № 2. P. 203–209.
- Imo M., Seitz A., Johannesen J. Distribution and invasion genetics of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in German rivers // *Aquat. Ecol.* 2010. V. 44. P. 731–740. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9311-2>
- Irelan B. Salinity of surface water in the Lower Colorado River-Salton Sea Area 1971. <https://pubs.usgs.gov/pp/0486e/report.pdf>
- Jones L.A., Ricciardi A. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 62. № 9. P. 1953–1962. <https://doi.org/10.1139/f05-096>
- Kerambrun E., Delahaut L., Geffard A., David E. Differentiation of sympatric zebra and quagga mussels in ecotoxicological studies: A comparison of morphometric data, gene expression, and body metal concentrations // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2018. V. 154. P. 321–328. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.02.051>
- Khilchevskiy V., Kapusta T., Sherstyuk N., Zabokrytska M. Hydrochemical characteristics of left-bank tributaries of the Dniester within Ternopil Oblast // *J. Geol. Geograph. Geology*. 2024. V. 33. № 1. P. 88–99. <https://doi.org/10.15421/112410>
- Kolak J.J., Long D.T. Major ion pore-water chemistry evolution in Lake Michigan benthic sediments: Evidence for direct input from Michigan Basin saline groundwater // *GSA Bulletin*. 2024. V. 136. № 9-10. P. 4285–4300. <https://doi.org/10.1130/B37143.1>
- Kozuharov D., Trichkova T., Botev I., Hubenov Z., Füreder L. Invasion of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) to reservoirs in the Struma River Basin (Aegean Sea Drainage Basin, Southwest Bulgaria) // *Biotechnol. Biotechnol. Equip.* 2009. V. 23. № 1. P. 192–196. <https://doi.org/10.1080/13102818.2009.10818398>
- Kozuharov D., Trichkova T., Stanachkova M. et al. Comparative analysis of zooplankton composition in reservoirs of North-West Bulgaria: relation to water physicochemical parameters and *Dreissena* infestation // *Acta Zool. Bulg.* 2013. V. 65. № 3. P. 359–370.
- Lajtner J., Marušić, Z., Klobučar, G.I.V. et al. Comparative shell morphology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* in the Drava River (Croatia) // *Biologia, Bratislava*. 2004. V. 59. № 5. P. 595–600.
- Lyons W.B., Carey A.E., Gardner C.B. et al. The geochemistry of Irish rivers // *J. Hydrology: Regional Studies*. 2021. V. 37. 100881. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2021.100881>
- MacIsaac H.J. Potential abiotic and biotic impact of zebra mussels on the inland waters of North America // *American Zoologist*. 1996. V. 36. № 3. P. 287–299. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.287>
- Marescaux J., Boets P., Lorquet J., Sablon R., Van Doninck K., Beisel J.-N. Sympatric *Dreissena* species in the Meuse River: towards a dominance shift from zebra to quagga mussels // *Aquatic Invasions*. 2015. V. 10. P. 287–298. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.04>
- Marshall N.T., Stepien C.A. Genetic trajectories of zebra and quagga mussel invasions across three decades: Lake Erie versus Hudson River populations // *Aquatic Invasions*. 2021. V. 16. № 1. P. 147–166. <https://doi.org/10.3391/ai.2021.16.1.10>
- Martemyanov V.I., Berezina N.A., Mavrin A.S., Sharov A.N. Shifted mineral ions transport in the mollusk *Unio pictorum* exposed to environmental concentrations of diclofenac // *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* 2021. V. 248:109107. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2021.109107>
- Martemyanov V.I., Markiyanova M.F. Threshold concentrations of cations in the water necessary for maintaining the ionic balance between organism of *Chironomus balatonicus* Devai et al. larvae and environment // *Inland Water Biology*. 2018. V. 11. P. 81–86. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040071>
- Martemyanov V.I., Mavrin A.S. Threshold environmental concentrations of cations defining the range of roach *Rutilus rutilus* L. in freshwater reservoirs // *Inland Water Biology*. 2012. V. 5. P. 91–95. <https://doi.org/10.1134/S1995082912010099>
- Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y., Tikhonenkov D.V. Threshold concentrations of ions in the environment determining the borders of the invasive species *Dreissena polymorpha* range in fresh waterbodies // *Inland Water Biol.* 2024. V. 17. № 6. P. 1129–1145. <https://doi.org/10.1134/S1995082923600394>
- Matthews J., Schipper A.M., Hendriks A.J. et al. A dominance shift from the zebra mussel to the invasive quagga mussel may alter the trophic transfer of metals // *Environ. Pollution*. 2015. V. 203. P. 183–190. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.03.032>
- Matthews J., Van der Velde G., Bij de Vaate A. et al. Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe // *Biol. Invasions*. 2014. V. 16. № 1. P. 23–42. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0498-8>
- McMahon R.F. Quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) population structure during the early invasion of Lakes Mead and Mohave January–March 2007 // *Aquatic Invasions*. 2011. V. 6. № 2. P. 131–140. doi: 10.3391/ai.2011.6.2.02
- Mellina E., Rasmussen J.B. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in

- rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. V. 51. № 5. P. 1024–1036. <https://doi.org/10.1139/f94-102>
- Melnikova A.V., Pryanichnikova E.G. Bivalves of the genus *Dreissena* from the Kuibyshev Reservoir // *Inland Water Biol.* 2025. V. 18. № 1. P. 167–180. <https://doi.org/10.1134/S1995082924600996>
- Mills E.L., Chrisman J.R., Baldwin B. et al. Changes in the dreissenid community in the lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario // *J. Great Lakes Res.* 1999. V. 25. № 1. P. 187–197. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(99\)70727-6](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(99)70727-6)
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyanskiy M., Pliagin Yu., May Y.B. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater dreissenid introduced to North America // *American Zoologist.* 1996. V. 36. № 3. P. 271–286. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.271>
- Montarges-Pelletier E., Jeanneau L., Faure P. et al. The junction of Fensch and Moselle rivers, France; mineralogy and composition of river materials // *Environ. Geol.* 2007. V. 53. № 1. P. 85–102. <https://doi.org/10.1007/s00254-006-0621-6>
- Moran M.J., Wilson J.W., Beard L.S. Hydrogeology and sources of water to select springs in Black Canyon, south of Hoover Dam, Lake Mead National Recreation Area, Nevada and Arizona: U.S. Geological Survey. Scientific Investigations Report 2015–5130. 2015. 61 p. <http://dx.doi.org/10.3133/sir20155130>
- Mueller D.K. Analysis of water-quality data and sampling programs at selected sites in north-central Colorado. Water-Resources Investigations Report 90-4005. 1990. <https://doi.org/10.3133/wri904005>
- Mueting S.A., Gerstenberger S.L., Wong W.H. An evaluation of artificial substrates for monitoring the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) in Lake Mead, Nevada-Arizona // *Lake and Reservoir Management.* 2011. V. 26. № 4. P. 283–292. <https://doi.org/10.1080/07438141.2010.540700>
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Pothoven S.A. Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan // *J. Great Lakes Res.* 2010. V. 36. P. 5–19. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2010.03.013>
- Noges T., Haberman J., Jaani, A. et al. General description of Lake Peipsi-Pihkva // *Hydrobiologia.* 1996. V. 338. № 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1007/BF00031706>
- Orlova M.I., Muirhead J., Antonov P.I. et al. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // *Aquatic Ecology.* 2004. V. 38. P. 561–573. <https://doi.org/10.1007/s10452-004-0311-y>
- Palais, F., Mouneyrac, C., Dedourge-Geffard, O., et al., One-year monitoring of reproductive and energy reserve cycles in transplanted zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) // *Chemosphere.* 2011. V. 83, No. 8. P. 1062–1073. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.01.060>
- Pavlova V. First finding of deepwater profunda morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range // *Biol. Invasions* 2012. V. 14. P. 509–514. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0100-1>
- Peyer S.M., McCarthy A.J., Lee C.E. Zebra mussels anchor byssal threads faster and tighter than quagga mussels in flow // *J. Exp. Biol.* 2009. V. 212. № 13. P. 2027–2036. doi: 10.1242/jeb.028688
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // *Ecological Economics.* 2005. V. 52. P. 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Poleszczuk G., Niedźwiecki E., Wolnomiejski N., Bucior A. On Great Lagoon (Szczecin Lagoon) water salinity - once again // *Baltic Coastal Zone : ecology, protection, shaping of Coastal Zone of Southern Baltic.* 2005. № 9. P. 53–72.
- Popa O.P., Popa L.O. The most westward European occurrence point for *Dreissena bugensis* (Andrusov 1897) // *Malacol. Bohemoslovaca.* 2006. V. 5. P. 3–5. <https://doi.org/10.5817/MaB2006-5-3>
- Potasznik A., Szymczyk S. Magnesium and calcium concentrations in the surface water and bottom deposits of a river-lake system // *J. Elem.* 2015. V. 20. P. 677–692. doi: 10.5601/jelem.2015.20.1.788
- Prie V., Frugot J.-F. Heading south: new records of the invasive quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in France and further perspectives // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2017. V. 418. № 3. Article Number 7. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017023>
- Protasov A.A., Sylaieva A.A., Novoselova T.N., Gromova Y.F., Morozovskaya I.A., Stepanova T.I. Nuclear Power Plant technoecosystem: 18 years of hydrobiological observations // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* 2017. V. 10. № 4. P. 459–484. DOI: 10.17516/1997-1389-0045
- Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V., Shcherbina G.Kh. Comparative analysis of the structure and fauna of endosymbionts of communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Upper Volga Reservoirs // *Inland Water Biology.* 2011. V. 4. № 2. P. 203–210. doi: 10.1134/S1995082911020179
- Ramcharan C.W., Padilla D.K., Dodson S.I. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. V. 49. № 12. P. 2611–2620. <https://doi.org/10.1139/f92-289>
- Reid N.J., Anderson M.A., Taylor W.D. Distribution of quagga mussel veligers, *Dreissena bugensis*, in the reservoirs of the Colorado River Aqueduct // *Lake and Reservoir Management.* 2010. V. 26. № 4. P. 328–335. <https://doi.org/10.1080/07438141.2010.542878>
- Reichard E.G., Crawford S.M., Paybins K.S., Martin P., Land M., Nishikawa T. Evaluation of surface-water/ground-water interactions in the Santa Clara River Valley, Ventura County, California // U.S. GEOLOGICAL SURVEY, Water-Resources Investigations Report 98-4208. 1999. Sacramento, California. <https://pubs.usgs.gov/wri/1998/4208/report.pdf>
- Reymondet E., Grimond J., Beisel J.N. et al. Photogrammetric assessment of quagga mussel growth shows no winter cessation in lake Geneva // *Sci. Rep.* 2025. V. 15: 8309. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-93064-8>
- Ricciardi A., Whoriskey F.G. Exotic species replacement: shifting dominance of dreissenid mussels in the Soulange-

- es Canal, upper St. Lawrence River, Canada // J. N. Am. Benthol. Soc. 2004. V. 23, No 3. P.507–514.
- Rogora M., Mosello R., Kamburska L. et al. Recent trends in chloride and sodium concentrations in the deep subalpine lakes (Northern Italy) // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. P. 19013–19026, doi 10.1007/s11356-015-5090-6
- Roy S., Gaillardet J., Allegre C.J. Geochemistry of dissolved and suspended loads of the Seine river, France: Anthropogenic impact, carbonate and silicate weathering // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1999. V. 63. № 9. P. 1277–1292. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00099-X](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00099-X)
- Saeed O., Székács A., Jordán G. et al. Assessing surface water quality in Hungary's Danube basin using geochemical modeling, multivariate analysis, irrigation indices, and Monte Carlo simulation // Sci. Rep. 2024. V.14:18639. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-69312-8>
- Salmaso N., Decet F., Mosello R. Chemical characteristics and trophic evolution of the deep subalpine Lake Garda (Northern Italy) // Mem. Ist. ital. Idrobiol. 1997. V. 56. P. 51–76.
- Salmaso N., Ciutti F., Cappelletti C., Pindo M., Boscaini A. First record of quagga mussel, *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897, in Italy: morphological and genetic evidence in Lake Garda // BioInvasions Records. 2022. V. 11. № 4. P. 1031–1044. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.4.21>
- Schloesser D.W, Nalepa T.F. Dramatic decline of unionid bivalves in offshore waters of western Lake Erie after infestation by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 10. P. 2234–2242. <https://doi.org/10.1139/f94-226>
- Schonenberg D.B., Gittenberger A. The invasive quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1879) (Bivalvia: Dreissenidae) in the Dutch Haringvliet, an enclosed freshwater Rhine-Meuse estuary, the westernmost record for Europe // Basteria 2008. V. 72. P. 345–352.
- Seitz C., Scordo F., Suenaga E., Carlson E.M., McMillen S., Gregory L., Chandra S. Salinity and pH effects on survival, growth, and reproduction of quagga mussels // PeerJ 2023. 11:e15450 DOI 10.7717/peerj.15450
- Sepulveda A.J., Amberg J.J., Hanson E. Using environmental DNA to extend the window of early detection for dreissenid mussels // Management of Biological Invasions. 2019. V. 10. № 2. P. 342–358. <https://doi.org/10.3391/mbi.2019.10.2.09>
- Sergeeva I.S. The phenotypic diversity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in the Northeastern Part of its range // Inland Water Biology. 2008. V. 1. P. 248–254. doi: 10.1134/S1995082908030085.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R. Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin // J ASTM Intern. 2006. V. 3. № 4. doi: 10.1520/JAI13256.
- Son M.O. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region // Aquat. Invasions. 2007. V. 2. № 3. P. 174–184. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.4>
- Sprung M. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs // Arch. Hydrobiol. 1987. V. 79. № 1. P. 69–86.
- Stoeckmann A. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2003. V. 60. № 2. P. 126–134. <https://doi.org/10.1139/f03-005>
- Strayer D.L., Fischer D.T., Hamilton S.K., Malcom H.M., Pace M.L., Solomon C.T. Long-term variability and density dependence in Hudson River *Dreissena* populations // Freshwater Biology. 2020. V. 65. № 3. P. 474–489. <https://doi.org/10.1111/fwb.13444>
- Strayer, D.L., Malcom, H.M., Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on native bivalves: the beginning of the end or the end of the beginning? // J. North Am. Benthol. Soc. 2007. V. 26. № 1. P. 111–122. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2007\)26\[111:EOZMDP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2007)26[111:EOZMDP]2.0.CO;2)
- Strayer, D.L., Powell, J., Ambrose, P., et al., Arrival, spread, and early dynamics of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in the Hudson River estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. № 5. P. 1143–1149. <https://doi.org/10.1139/f96-038>
- Szekeres J., Szaloky Z., Bodolai K. Első adat a *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) magyarországi megjelenéséről // Malacological newsletter. 2008. V. 26. P. 33–36. In Hungarian
- Therriault T.W., Orlova M.I., Docker M.F., MacIsaac H.J., Heath D.D. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe: high gene flow and multiple introductions // Heredity. 2005. V. 95. P. 16–23. doi: 10.1038/sj.hdy.6800691.
- Travina O.V., Bepalaya Y.V., Aksenova O.V. et al. Distribution and density of populations of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in the peripheral part of the range // Russ. J. Biol. Invasions. 2020. V. 11. № 2. P. 155–163. <https://doi.org/10.1134/S2075111720020125>
- Trichkova T.A., Kozuharov D.S., Hubenov Z.K., Botev I.S., Zivkov M.T., Cheshmedjiev S.D. Characteristics of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations in infested reservoirs, northwest Bulgaria // J. Nat. Hist. 2008. Vol. 42, no. 5-8. P. 619–631. <https://doi.org/10.1080/00222930701835589>
- Trichkova T., Todorov M., Kenderov, M. et al. Invasive alien species of benthic macroinvertebrates and fish in the Bulgarian sector of the Danube River—Results of the Joint Danube Survey 4 (JDS4) // Water. 2022. V. 14: 2299. <https://doi.org/10.3390/w14152299>
- Trichkova T., Tyufekchieva V., Kenderov L. et al. Benthic macroinvertebrate diversity in relation to environmental parameters, and ecological potential of reservoirs, Danube River basin, North-West Bulgaria // Acta zool. bulg. 2013. V. 65. № 3. P. 337–348.
- Trunfio N., Bournonville T., Debortoli N. et al. Demographic and genetic structure of the quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis*, in the Moselle River ten years after first observation // Aquatic Invasions. 2023. V. 18. № 2. P. 199–218. <https://doi.org/10.3391/ai.2023.18.2.105436>
- Van der Velde G., Platvoet D. Quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in the main river (Germany) // Aquat. Invasions. 2007. V. 2. № 3. P. 261–264. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.11>

- Van der Weijden C.H., Middelburg J.J. Hydrogeochemistry of the River Rhine: Long term and seasonal variability, elemental budgets, base levels and pollution // *Water Res.* 1989. V. 23. № 10. P. 1247–1266. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(89\)90187-5](https://doi.org/10.1016/0043-1354(89)90187-5)
- Wakida-Kusunoki A.T., Wakida F.T., Leon-Sandoval J.M. First record of quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia, Dreissenidae) from Mexico // *BioInvasions Records*. 2015. V. 4. P. 31–36. <https://doi.org/10.3391/bir.2015.4.1.05>
- WATER QUALITY REPORT 2025 // Fallbrook Public Utility District. <https://www.fpud.com/files/e382a2f70/Water+Quality+Report+2025++Web+Final.pdf>
- Wawrzyniak-Wydrowska B., Radziejewska T., Skrzypacz A., Wozniczka A. Two non-indigenous Dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis bugensis*) in a Southern Baltic coastal lagoon: Variability in populations of the “old” and a “new” immigrant // *Frontiers in Marine Science*. 2019. V. 6. Article 76. doi: 10.3389/fmars.2019.00076
- Wilson K.A., Howell E.T., Jackson D.A. Replacement of zebra mussels by quagga mussels in the Canadian near shore of Lake Ontario: the importance of substrate, round goby abundance, and upwelling frequency // *J. Great Lakes Res.* 2006. V. 32. P. 11–28. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2006\)32\[11:ROZMBQ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2006)32[11:ROZMBQ]2.0.CO;2)
- Wong W.H., Gerstenberger S.L., Hatcher M.D., Thompson D.R., Schrimsher D. Invasive quagga mussels can be attenuated by redear sunfish (*Lepomis microlophus*) in the Southwestern United States // *Biological Control*. 2013. V. 64. P. 276–282.
- Woźniczka A., Wawrzyniak-Wydrowska B., Radziejewska T., Skrzypacz A. The quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897) — another Ponto-Caspian dreissenid bivalve in the southern Baltic catchment: the first record from the Szczecin Lagoon // *Oceanologia*. 2016. V. 58, No 2. P. 154–159. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2015.12.002>
- Yuan F., Miyamoto S. Influence of the Pacific Decadal oscillation on hydrochemistry of the Rio Grande, USA, and Mexico // *Geochem. Geophys. Geosyst.* 2004. V. 5. № 12. Q12010. <https://doi.org/10.1029/2004GC000769>
- Zalusky J., Huff A., Katsev S., Ozersky T. Quagga mussels continue offshore expansion in Lake Michigan, but slow in Lake Huron // *J. Great Lakes Res.* 2023. V. 49. № 5. P. 1102–1110. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2023.07.004>
- Zhang H Culver D.A., Boegman L. Dreissenids in Lake Erie: an algal filter or a fertilizer? // *Aquatic Invasions*. 2011. V. 6. № 2. P. 175–194. <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.2.07>
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Relative distribution of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River System, Russia // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2004. V. 89. P. 326–333. <https://doi.org/10.1002/iroh.200310727>
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H. et al. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data // *Biological Invasions*. 2010. V. 12. P. 1923–1940. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9641-y>
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Nalepa T.F., Gurtovaya T.Yu., Zhulidov D.A. Relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* in the Lower Don River system, Russia // *Aquatic Invasions*. 2013. V. 8. P. 311–318. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.07>

THRESHOLD CONCENTRATIONS OF CATIONS IN THE EXTERNAL ENVIRONMENT DETERMINING THE BOUNDARIES OF THE INVASIVE SPECIES *DREISSENA BUGENSIS* (ANDRUSOV, 1897) RANGE IN FRESH WATER BODIES

© 2026 Martemyanov V.I.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, 152742, Russia
e-mail: martem@ibiw.ru

This study demonstrates that the minimum concentrations of sodium, potassium, calcium, and magnesium in water required to maintain balance between *D. bugensis* and its environment are 0.022–0.026, 0.0021–0.0026, 0.43–0.47, and 0.0032–0.0039 mmol/L, respectively. Compared to *D. polymorpha*, *D. bugensis* requires slightly higher concentrations of sodium and calcium ions in water for survival. A comparative analysis showed that both mussel species are not found in water bodies where calcium ion levels in water are below the threshold values. To assess the further spread of mussels, it is necessary to determine the range of changes in the content of ions, primarily calcium, in different freshwater bodies. In any basin and region, mollusks will colonize those water bodies where the calcium level in the water is above the threshold values and will not be able to settle in fresh water with calcium content below the threshold values.

Key words: *Dreissena bugensis*, threshold concentrations, sodium, potassium, calcium, magnesium.

ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ РОГОЗА ШИРОКОЛИСТНОГО *TYPHA LATIFOLIA* L. (TYPHACEAE) – ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2026 Мочалова О.А.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000, Россия
e-mail: mochalova@inbox.ru; <https://orcid.org/0000-0002-1325-112X>

Поступила в редакцию 19.01.2026. После доработки 23.05.2026. Принята к печати 31.05.2026

Typha latifolia L. – широко распространённый плюризональный вид, в Магаданской области является чужеродным, появившимся около 10 лет назад в окрестностях придорожного кафе «Ларюковая» на трассе М-56 в 383 км от Магадана, это самое северо-восточное местонахождение в России. В последние годы наблюдается активное расселение рогоза широколистного в ландшафтах, нарушенных золотодобычей. С 2017 по 2025 г. площадь водоёмов, в которых встречается рогоз, увеличилась примерно в 7 раз, а в последние 5 лет возросла и скорость его расселения. Наиболее предпочтительными местообитаниями рогоза *T. latifolia* являются техногенные водоёмы, недавно образовавшиеся после россыпной добычи золота. В давно сформировавшихся на месте карьерных выемок водоёмов, где произошло естественное восстановление растительности по берегам, рогоз встречается очень редко. Сообщества с доминированием *T. latifolia* в области пока редки, чаще представлены хвощово-рогозовые и осоково-рогозовые сообщества по мелководьям небольших водоёмов, как недавно сформировавшихся, так и давно существующих. Наиболее вероятными путями расселения рогоза широколистного из места первичной непреднамеренной интродукции следует рассматривать перенос плодов ветром и автотранспортом в антропогенно трансформированные экотопы, прежде всего в придорожные, техногенные водоёмы. *T. latifolia* в Магаданской области может быть отнесён к категории чужеродных видов, расселяющихся и натурализующихся в настоящее время в нарушенных местообитаниях, которые в дальнейшем смогут внедриться в полуестественные и естественные сообщества.

Ключевые слова: прибрежно-водные растения, *Typha latifolia*, чужеродный вид, северо-восток России, зарастание техногенных водоёмов.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-95-112

Введение

Typha latifolia L. широко распространённый плюризональный вид, встречающийся как аборигенный в Евразии, Северной и Южной Америке, Африке, а также как интродуцированный и инвазионный вид в Австралии, Новой Зеландии [Cook, 1980; Краснова, 1999; GBIF, 2026]. Он характеризуется способностью быстро формировать плотные одно- или маловидовые популяции благодаря своей обширной корневой системе, вегетативному размножению с помощью корневищ, высокой семенной продуктивности – каждое соцветие способно производить тысячи семян, и анемохории – плоды рогозов, снабжённые околотцветными волосками, легко переносятся ветром на большие расстояния [Bonnewell et al., 1983; Lombardi et al., 1997; Краснова,

2011]. Обладая большим запасом преадапционных возможностей, рогоз широколистный поселяется как в естественных, так и в искусственных нарушенных местообитаниях, осваивает широкий спектр экотопов на сырых, обводнённых и заболоченных землях [Дюкина, 2009; Капитонова, 2021].

Рогозы имеют большое значение во многих областях народного хозяйства, могут быть использованы в медицине, кулинарии, фитодизайне, сельском хозяйстве, промышленности, при рекультивации загрязнённых территорий, но в первую очередь рогозы как продуценты являются неотъемлемой частью прибрежно-водных биоценозов [Краснова, 1999; Капитонова, 2021]. Известно, что рогоз является хорошим биофильтром для очистки бытовых и промышленных стоков, нефтяных

загрязнений. Помимо удовлетворительного осаждения органических взвесей из сточных вод, рогозы интенсивно поглощают минеральные соли в гидромелиоративных каналах [Мавродиев, 1997]. Установлено, что узколистный и широколистный рогозы способны поглощать из воды биогенные элементы и физиологически активные вещества, к примеру фенолы, соли тяжёлых металлов, пестициды [Кокин, 1982; Короткевич, 1982; Grace, 1988; Ulrich, Burton, 1988; Jordan et al., 1990; Капитонова, 2007]. В Индонезии исследовалась возможность использования рогозов для очистки сточных вод, загрязнённых соединениями ртути после разработок золота. Было показано, что *T. latifolia* способен расти при концентрации ртути 6 мг/л, не проявляя никаких признаков стресса, поэтому возможно его использование в фитоочистке сточных вод золотодобывающих рудников при низких концентрациях ртути [Nursagita et al., 2023]. Разные виды рогозов, как недооценённый объект при биомониторинге и очистке загрязнённых вод, рассматриваются во многих публикациях.

В Магаданской области *T. latifolia* является чужеродным видом, появившимся около 10 лет назад [Verkhovina et al., 2021]. В последние годы в этом регионе наблюдается активное расселение рогоза широколистного в ландшафтах, нарушенных золотодобычей. В результате расселения и натурализации рогоз может образовывать заросли с высоким проективным покрытием, поэтому популяции *T. latifolia* в крайнем северо-восточном местонахождении в азиатской части России нуждаются в изучении и последующем мониторинге.

Цель работы: изучить распространение и экологическую приуроченность *Typha latifolia* на территории Магаданской области.

Материал и методика

Объект исследования. В России *T. latifolia* произрастает в европейской части, в Сибири и на Дальнем Востоке. В северной части Дальнего Востока встречается на Камчатке: в центральной части (Мильково, Щапино, Лазо, Эссо) и на юге (Паратунка) [Якубов, Чернягина, 2004]. Самые северные

местонахождения на левобережье р. Камчатка на 56° с.ш. (<https://www.inaturalist.org/observations/188015958>). В Якутии (Восточная Сибирь) рогоз широколистный произрастает в центральной, южной и юго-западных частях: обычен в составе растительности аласных озёр в Центрально-Якутском районе, редок в Верхне-Ленском и Алданском районах. На севере в бассейне р. Вилной доходит до 65° с.ш. [Красноборов и др., 1988; Определитель..., 2020]. Местонахождение в Магаданской области (62° с.ш.) является самым северо-восточным в России в евразийской части ареала. Оно расположено примерно в 820 км к северо-западу от ближайших местонахождений на Камчатке и в 900 км к востоку от местонахождений в Якутии.

T. latifolia относится к группе высокотравных гелофитов или воздушно-водных растений с погружённой в воду нижней частью вегетативной сферы. Это корневищный многолетник высотой 100–250 см. Ветроопыляемые растения, размножение семенное и вегетативное – корневищами. Семена распространяются ветром на значительные расстояния. Рогоз широколистный достаточно вариабельный в экологическом отношении таксон, выдерживающий широкий диапазон значений абиотических факторов. Растёт на заболоченных местах, в поймах рек, по старым руслам рек, на заливных лугах, по берегам озёр, водохранилищ, в техногенных водоёмах [Кокин, 1982; Краснова, 2011; Капитонова и др., 2012; Капитонова, 2021].

Район исследования. Наблюдения за местами произрастания и обилием *T. latifolia* проводились вдоль трассы М-56 Магадан – Якутск между заброшенными посёлками Горный (380 км от г. Магадан, 62°12'06" с.ш., 151°47'41" в.д.) и Разведчик (406 км, 62°18'49" с.ш., 151°17'07" в.д.) в Ягоднинском районе Магаданской области (рис. 1). На этом участке трасса проходит вдоль долины р. Оротукан, правого притока Колымы в верхнем течении. С середины 1930-х годов в долине р. Оротукан велась разработка россыпных месторождений золота, в результате которой в долине реки и её притоков почти вся территория была неоднократно техногенно трансформирована (рис. 2).

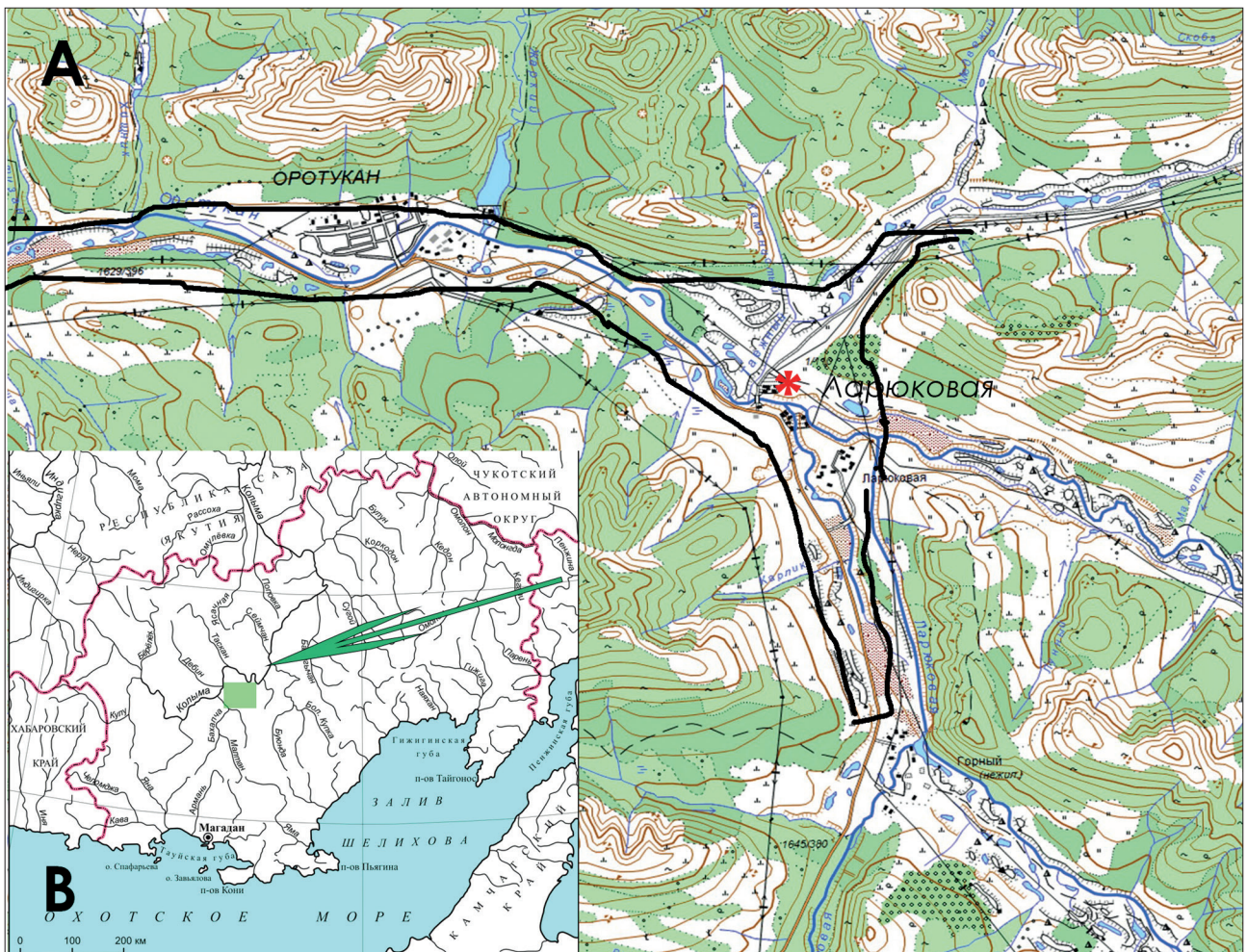


Рис. 1. Карта-схема распространения *Typha latifolia*: А – участок Колымской трассы М-56 в районе Ларюковоя; красной звездочкой обозначено место первой находки *Typha latifolia*; чёрной линией оконтурен район исследования в 2025 г.; В – на врезке на карте Магаданской области квадратом обозначено местонахождение района исследований.

Климат района исследований континентальный. Средние годовые температуры воздуха здесь отрицательные $-9-11^{\circ}\text{C}$; средняя температура января $-(34-36)^{\circ}\text{C}$. Лето теплое – средняя температура июля $13-14^{\circ}\text{C}$; сумма положительных температур за тёплый сезон около 1300°C . Продолжительность безморозного периода – с начала июня до конца августа. Сумма осадков $300-450$ мм в год, большая их часть выпадает во вторую половину лета [Клюкин, 1970]. В районе повсеместно распространена многолетняя мерзлота. По климатическому районированию [Хлыновская, 1981] межгорные понижения в районе исследований относятся к северотаёжной климатической зоне.

Водоёмы в районе исследования в основном трансформированные, они сформировались после добычи россыпного золота на месте карьерных выемок разного времени об-

разования (см. рис. 2). Нами, основываясь на времени формирования и степени нарушенности, с учётом характеристик ландшафтов в районах разработок россыпных месторождений [Инструкция..., 2006] выделено 2 основных типа водоёмов.

I. Недавно сформировавшиеся водоёмы (первый тип) – это образовавшиеся 3–10(15) лет назад после добычи россыпного золота или дорожных работ карьерные выемки, канавы и другие сильно нарушенные водоёмы со стоячей, реже слабо проточной водой. Их донные отложения илистые, галечно-илистые, сильно обогащены взвешенными частицами, привнесёнными технологическими водами. К этому же типу относим водоёмы (озера), которые образовались давно, на них произошло естественное восстановление растительности, но в последнее десятилетие водоёмы неоднократно нарушались при про-

кладке дорог или линий электропередач. Рельеф дна обычно пологий. По берегам травянистая растительность, местами с порослью молодых ив (до 0,5–0,7 м высотой) (водоёмы 1, 3, 4, 8, 13, 14, всего шесть водоёмов).

II. Давно сформировавшиеся водоёмы (второй тип) – более 30–40 лет назад сформировавшиеся на месте карьерных выемок, в настоящее время малонарушенные водоёмы (озера). В основном это слабопроточные озёра, связанные с другими водоёмами небольшими ручейками. Дно торфяно-галечное, илисто-галечное, вода относительно прозрачная. Рельеф дна обычно ступенчатый, редко пологий. Техногенные и антропогенные нарушения минимальные (например, старые колеи на одном из берегов), в придорожных местообитаниях водоёмы запылены. По берегам наблюдается естественное восстановление растительности – произрастают ивняки и лиственничники. Вдоль берегов сформирована осоковая, осоково-моховая или разнотравно-моховая растительность, в воде местами имеются моховые сплавины 1–2-метровой ширины (водоёмы 2, 5–7, 9–12, 15–20).

Основу растительности района исследований составляют лиственничные леса и редколесья. На склонах развиты кедровостланиково-лишайниковые и кедровостланиково-кустарничковые лиственничные редколесья. На выположенных водоразделах и надпойменных террасах нередки осоково-моховые и осоково-пушицевые болота. В поймах преобладают ивовые, чозениевые, тополево-чозениевые леса, по высокой пойме – лиственничники и тополевики. По флористиче-

скому районированию территория относится к Колымскому флористическому району [Флора..., 2010].

Методы исследования. В 2017 и 2020 гг. проводилось маршрутное обследование водоёмов в окрестностях автостоянки с кафе около бывшего пос. Ларюковая в радиусе 1 (2) км. В июне 2025 г. были обследованы водоёмы на протяжении 20 км вдоль трассы М-56 от пос. Горный до пос. Разведчик, а также вдоль р. Оротукан и её притока Ларюковая (рис. 1, А). В остальные годы водоёмы вдоль трассы осматривались рекогносцировочно. Всего на этой территории в 2025 г. было обследовано более 55 водоёмов (16 недавно сформировавшихся и более 40 давно существующих), однако флора и растительность была охарактеризована в 20 водоёмах, в которых произрастал рогоз широколистный и в соседних с ними, удалённых не более чем на 200–300 м (6 водоёмов первого типа и 14 – второго).

Полевые маршрутные исследования проводились с использованием общепринятых флористических и геоботанических методик. Объектами исследований являлись водоёмы с *T. latifolia*. В них отмечался видовой состав сосудистых растений, проективное покрытие и обилие видов. Проективное покрытие, в %, определяли для каждого яруса и для каждого вида с проективным покрытием более 5–10%, используя методику описания растительных сообществ из работ В.Н. Нешатаевой [Нешатаева, 2009]. Для малочисленных видов использовали градации шкалы Браун-Бланке [Понятовская, 1964]: r – единичные особи; + – мало особей, покрытие менее 1%; 1 – сред-

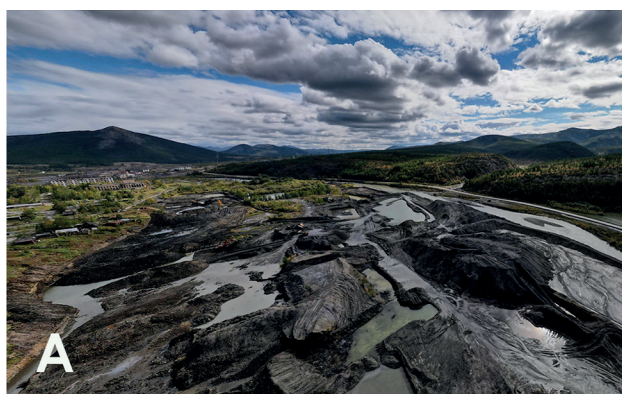


Рис. 2. Панорамы ландшафтов района исследования (с сайта <https://sevvostlag.ru/>): А – окрестности пос. Оротукан, на переднем плане видны участки разработки россыпного месторождения золота; В – окрестности бывшего пос. Ларюковая, стрелка указывает на стоянку и придорожное кафе.

няя численность особей, покрытие 1–5% изучаемой территории. Проективное покрытие определялось по отношению к площади всего водоёма, так как большинство водоёмов мелководные и могут целиком зарастать водными и прибрежно-водными растениями. Статистическая обработка данных по проективному покрытию *T. latifolia* в 20 исследованных водоёмах проводилась с использованием коэффициента корреляции Спирмена, определяющего силу и направление монотонной связи между двумя переменными, где независимой переменной был тип водоёма, а зависимой переменной – проективное покрытие *T. latifolia*. Расчёт коэффициента корреляции проводился в онлайн калькуляторе MedStatistic.ru.

В водоёмах с помощью портативного многопараметрового анализатора Hanna HI 98129 измерялись температура, общая минерализация, рН, визуально оценивались режим обводнения и грунты. Площадь водоёмов определялась по снимкам из глобальной коллекции спутниковых снимков ESRI Satellite. Фенологические наблюдения проводили в двух водоёмах (1, 2), расположенных рядом с кафе и стоянкой (62°14'32" с.ш., 151°46'13" в.д.), кроме собственных данных использовали фотографии этих водоёмов, сделанные сотрудниками ИБПС ДВО РАН и водителями, в том числе и в зимний период. Гербарные материалы хранятся в гербарии ИБПС ДВО РАН (MAG), образцы частично оцифрованы, 21 образец размещён на сайте цифрового гербария (<https://herbarium.ibpn.ru>).

Результаты

Динамика распространения. В Магаданской области *Typha latifolia* впервые был собран в 2017 г. примерно в 200 м от автостоянки у придорожного кафе «Ларюковая» на трассе Магадан – Якутск (MAG0016173, MAG0016174, IBIW: Магаданская область, Ягоднинский район, 383 км трассы Колыма, окрестности Ларюковой, 62°14'31.58" с.ш., 151°46'13.98" в.д., песчано-торфяной пруд у дороги, 30.06.2017, собр. О.Н. Вохмина; опр. О.А. Мочалова) [Verkhovina et al., 2021]. Для подтверждения таксономической принадлежности образцы были включены в гене-

тический анализ различных таксонов *Typha* [Volkova et al., 2022]. По опросным данным он, вероятно, был завезён из Новосибирской области возвращающимися из отпуска магаданцами, которые выбросили созревший по дороге початок в придорожную канаву у кафе. Так как генеративные побеги у рогозов развиваются не в первый год, к примеру у *T. angustifolia* не раньше третьего года (Мавродиёв, 1997), а в 2017 г. нами были отмечены более десятка плодоносящих растений, то время появления *T. latifolia* оцениваем не позднее 2014–2015 гг.

В 2017 г. рогоз широколистный произрастал в 3 небольших группах в 2 озёрах (1, 2, здесь и далее приведена нумерация озёр по рис. 3) общей площадью 4250 м² (рис. 3, В). Площадь зарослей рогоза составляла для самой большой группы около 30 м², остальных двух – не более 10 м² в каждой. В 2020 г. на данном участке (около парковки) *T. latifolia* произрастал уже в 5 водоёмах (1–4, 8) площадью в 5300 м². В озере 2, где в 2017 г. было 2 заросли, они объединились, их площадь была около 1800–1900 м² (см. табл., рис. 4, В). За пределами участка в окрестностях стоянки (рис. 3, В), если рогоз и был, то в единичном количестве и не плодоносил.

В 2025 г. площадь водоёмов, в которых произрастает рогоз, увеличилась примерно в 7 раз по сравнению с 2017 г. (рис. 3, А). На участке около парковки (рис. 3, В) *T. latifolia* был отмечен в 7 из 8 озёр (площадь озёр 6330 м²). За его пределами он формировал крупные заросли в трёх водоёмах (13, 14, 19), а небольшие разреженные заросли были найдены ещё в четырёх (9, 12, 17, 18). Самая крупная популяция сформировалась примерно в 1 км от первоначального местонахождения в 2 соседних, недавно образовавшихся после золотодобычи мелких водоёмах первого типа (13, 14) на площади около 6084 м², где проективное покрытие *T. latifolia* составляло 30 и 80% соответственно. В 2018 г., судя по снимкам GoogleEarth, участок ещё разрабатывался золотодобытчиками, а в 2020 г. рогоз, если там и произрастал, то единично. Общая площадь водоёмов, где рогоз формирует заросли и его проективное покрытие от 20 до 40% – 9250 м² (~ 0,009 км²). Ещё в 4 озёрах рогоз произ-

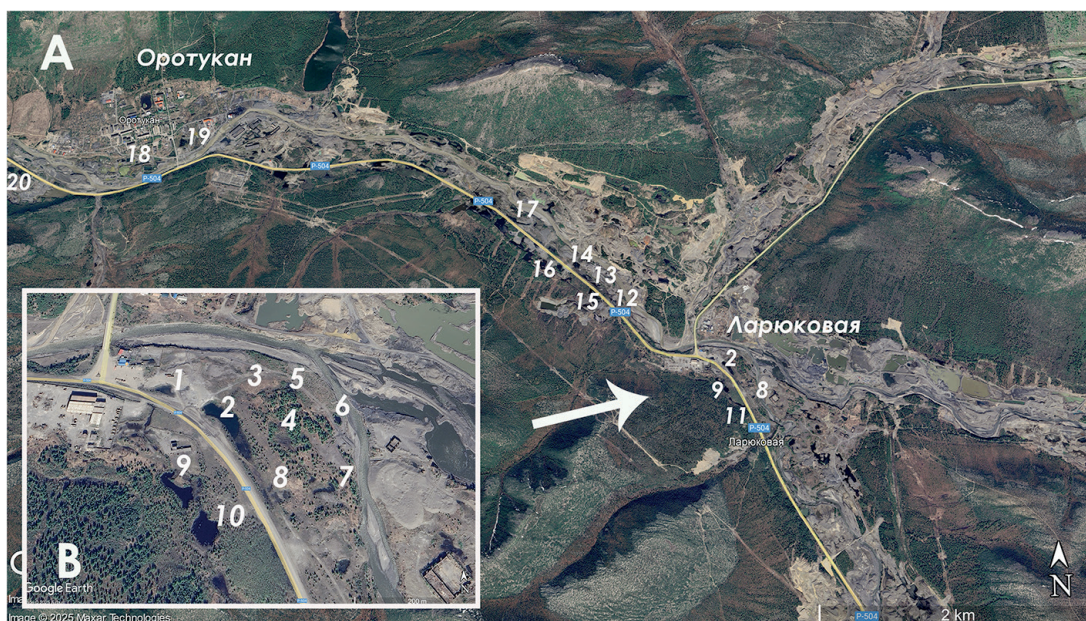


Рис. 3. А – космический снимок GoogleEarth района исследований; В – на врезке – фрагмент участка около придорожного кафе, где в 2017 г. был собран *Typha latifolia*. Цифрами обозначены номера водоёмов.

растает в незначительном количестве (3–15 побегов) (табл. П в Приложении). Небольшая популяция найдена в стороне от трассы на окраине пос. Оротукан (19), где рогоз растёт в озере площадью 8300 м² рядом с сараями и гаражами, время появления этой популяции установить не удалось.

Таким образом, за 8 лет рогоз распространился по техногенным водоёмам, расположенным на участке 9,5 × 0,4(0,5) км и увеличил площадь своего распространения с 0,005 до 3,8 км² (с 2 до 14 водоёмов). Почти все популяции рогоза встречаются в водоёмах между трассой и р. Оротукан.

Особенности экологии, местообитания. *T. latifolia* – высокотравный гелофит, в области произрастает по мелководьям нарушенных

водоёмов на глубине от 0,1 до 1 м, единично по пересыхающим лужам и на обсыхающих берегах. Большая часть водоёмов, где встречается рогоз, размером 50–250 × 10–100 м, глубиной до 2(3) м. Вода характеризуется достаточно высокой минерализацией, в среднем около 300 ppm (от 61 до 858 ppm), при этом разброс значений минерализации очень высокий. В водоёмах, где рогоз не встречается, минерализация такая же высокая и разнообразная. Для сравнения: в зональных термокарстовых озёрах в долине верхней Колымы минерализация в среднем 20–100 ppm. Кислотность от 6,7 до 8,0, чаще рН 7,3–7,6 (см. табл. П). Влияние кислотности и минерализации воды на распространение *T. latifolia* не выявлено. Почти все водоёмы сильно запы-

Таблица. Динамика распространения *Typha latifolia* на участке около кафе «Ларюковья»

Номер водоёма		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Тип местообитания*		I	II	I	I	II	II	II	I	II	II
Площадь водоёма (м ²)		550	3700	300	580	500	240	530	170	220	1400
Проективное покрытие <i>Typha latifolia</i> , в % в разные годы	2017	<1	5	0	0	0	0	0	0	0	0
	2020	5	10	10	5	0	0	0	10	0	0
	2025	30	20	80	30	20	0	30	40	<1	0

*Тип водоёма: I – водоёмы, недавно сформировавшиеся после добычи россыпного золота или дорожных работ; II – водоёмы (озёра), давно сформировавшиеся на месте карьерных выемок, на которых произошло естественное восстановление растительности.



Рис. 4. А – побеги *Typha latifolia* с целыми пестичными и частично осыпавшимися тычиночными цветками, 8.09.2017. В – давно сформировавшееся малонарушенное озеро 2 (II типа) около автостоянки, где впервые был собран *T. latifolia*, 15.06.2025. С – монодоминантные заросли *T. latifolia* в водоёме 14 (I типа) на месте карьера, где недавно проводилась добыча золота. 16.06.2025.

лены вследствие движения машин и тяжёлой техники по грунтовым дорогам. Из-за запыления на них происходит более раннее снеготаяние и освобождение ото льда.

В водоёмах первого типа проективное покрытие рогоза обычно 30–40%, изредка в них по мелководьям *T. latifolia* может формировать заросли высотой до 1,5 м, где его проективное покрытие до 80%. В малонарушенных водоёмах второго типа распределение рогоза по водоёму спорадично, его проективное покрытие варьирует от 1 до 30%, а сообщества с участием рогоза занимают прибрежные мелководные участки, формируя неравномерные заросли шириной в среднем от 0,5 до 3 м. Именно в таком озере (2) был впервые обнаружен рогоз. Среди водоёмов второго типа водоёмов с покрытием рогоза 20–40% гораздо меньше, чем водоёмов, где рогоз редок, и почти все они расположены не более чем в 20–30 м от дорог. В давно заросших малонарушенных водоёмах вдали от дороги, где современные техногенные нарушения не наблюдаются, рогоз отсутствует или единичен (1–3 экз.).

Зависимости между типом водоёма и проективным покрытием *T. latifolia* в нём не обнаружено. Статистическая обработка данных по 20 водоёмам показала отрицательную корреляцию: коэффициент корреляции Спирмена равен $-0,403$, зависимость проективного покрытия рогоза от типа водоёма статистически не значима ($p > 0,05$); наблюдается умеренная обратная связь между исследуемы-

ми признаками. Такие результаты в первую очередь объясняются тем, что нами изучены только водоёмы, где был найден рогоз, а рекогносцировочно осмотренные другие водоёмы в районе исследования в анализ не включены из-за неполноты данных.

Растительные сообщества. В исследованных нами рогозовых ценозах проективное покрытие *T. latifolia* составляло 30–80%. В незначительном количестве (от единичных особей до 5 (10) %) рогоз произрастает также в составе осоковых, хвощово-осоковых сообществ. Видовой состав сосудистых растений и их встречаемость в водоёмах в июне 2025 г. представлены в табл. П.

Сообщества с доминированием рогоза пока редки и отмечены в двух сильно нарушенных водоёмах первого типа с илистыми грунтами глубиной 0,5–1,0 м (водоёмы 3, 14). (рис. 4, С). В этих сообществах 1-й подъярус образован *T. latifolia* (80%, здесь далее в скобках указано проективное покрытие вида), во 2-м подъярусе нередко ещё 1–2 вида: *Equisetum fluviatile* (20%) или *Eriophorum scheuchzeri* (10%) и *Carex appendiculata* (5%). Ещё около десятка видов единично произрастают во 2-м подъярусе (*Alopecurus aequalis*, *Sparganium rothertii*, *Juncus filiformis*, *Ranunculus sceleratus* и др.). Общее проективное покрытие растительности в этих мелководных водоёмах 80–100%.

В большинстве водоёмов первого типа по заболачивающимся прибрежьям сформиро-

вались сообщества, в которых проективное покрытие *Typha latifolia* 30–40%. В самом нарушенном водоёме (1, большая «лужа» на грунтовой автостоянке), кроме *T. latifolia* (30%) высотой не более 1 м, отмечены только единичные экземпляры нескольких видов. В трёх водоёмах (4, 8, 13) существуют хвощово-рогозовые или осоково-рогозовые сообщества. В них содоминируют *T. latifolia* (30–40%) в 1-м подъярусе и один из следующих видов во 2-м подъярусе: *Equisetum fluviatile* (30%, 4), или *Carex rhynchophysa* (30%, 8), или *Eleocharis palustris* (20%, 13). Другие виды редки. Выше уреза воды местами растёт молодая поросль ив (*Salix schwerinii*, *S. udensis* и др.) высотой до 0,5 м. В одном из водоёмов (13) найден *Scirpus tabernaemontani* (10%) – редкий в области вид, вероятно, проникший с перелётными водоплавающими птицами, который ранее в этом районе не был известен [Флора..., 2010]. Общее проективное покрытие растительности 60–90 (100) %.

В давно сформировавшихся водоёмах второго типа представлены рогозово-осоковые сообщества. В 1-м подъярусе – *Typha latifolia* (10–30%), во 2-м подъярусе с проективным покрытием 20–40% обычны *Carex rhynchophysa*, *C. appendiculata*, *C. lapponica*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile* и др., в 3-м подъярусе – *Eleocharis acicularis* (5–25%). С высоким постоянством на глубине от 0,1 до 0,7 м произрастают *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *Hippuris vulgaris*. В таких рогозово-осоковых сообществах встречается 12–15 видов растений, видовой состав наиболее богатый по сравнению с другими ценозами с участием рогоза. Общее проективное покрытие растительности 40–80%.

В водоёмах второго типа по мелководьям, заболачивающимся побережьям и сплавидам, рогоз широколистный с покрытием менее 1(5)% произрастает в составе осоковых и осоково-разнотравно-моховых сообществ с общим проективным покрытием растительности 25–50%. В 1-м подъярусе – *Typha latifolia* (1–5%), во 2-м подъярусе с проективным покрытием 15–25% обычны *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex appendiculata*, *C. rhynchophysa*, *C. lapponica*, *Equisetum fluviatile* (покрытие каждого 1–5%). В отдельных озёрах

растут *Glyceria triflora*, *Carex chordorrhiza*, *Cicuta virosa*, *Galium trifidum* и др. Проективное покрытие мохового яруса, образованного видами *Drepanocladus*, *Sphagnum* и др., 10–25%. На мелководьях, на глубине от 0,1 до 0,8 м, обычны *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton berchtoldii* и *Hippuris vulgaris*. По берегам озёр растут ивы высотой 2–4 м с участием молодых лиственниц. Отметим, что в двух соседних водоёмах (9 и 10), заросший вал-перемычка между которыми затопляется в высокую воду, *T. latifolia* произрастает в незначительном количестве только в одном (9).

Осоковые и осоково-разнотравно-моховые сообщества характерны для наименее нарушенных водоёмов с торфяно-галечными, илисто-галечными грунтами. В большинстве подобных озёр рогоз не произрастает. Из почти 40 рекогносцировочно осмотренных, подобных давно сформировавшихся водоёмов рогоз был найден только в 4 в непосредственной близости от дорог. В естественных местообитаниях, например по заболоченным берегам ручьев, *T. latifolia* пока не обнаружен.

Фенология. В окрестностях Ларюковой в середине мая (15.05.2021) придорожные водоёмы уже освобождаются ото льда, тогда как термокарстовые озёра на надпойменных террасах в этом районе оттаивают в начале июня. Вегетация *T. latifolia* начинается в конце мая, экземпляры высотой около 20 см наблюдались 29.05.2021. В середине июня (18.06.2020; 15–16.06.2025) вегетативные побеги достигают в среднем высоты 0,7–1,0 м. Цветение – конец июля – начало августа, 31.07.2022 наблюдалось пыление тычиночных цветков в верхней части початка. Плодоношение – начало сентября, 8.09.2017 побеги были с целыми пестичными и с частично осыпавшимися тычиночными цветками, а 15.09.2017 большинство пестичных цветков уже осыпались (рис. 4, А). У некоторых растений наблюдались аномалии в соцветиях, например нарушения в развитии пестичных соцветий, которые пока не изучались. Это может быть следствием значительной техногенной нагрузки на места произрастания рогоза. Распространение семян происходит в сентябре; в этом районе в октябре обычно устанавливается снежный покров. Кроме

анемохории, распространяется автотранспортом вместе с грязью, на которую налипают переносимые ветром плоды. Отдельные побеги с частично осыпавшимися пестичными початками сохраняются до конца июня следующего года.

Обсуждение результатов

Typha latifolia – пионер зарастания водоёмов, что связано с большим количеством распространяемых ветром семян и энергичным вегетативным размножением с помощью корневищ. Заселяя свободные экологические ниши, рогоз широколистный является активным ценозообразователем и обычно доминирует как в надземном, так и в подземном ярусе. Впоследствии часто вытесняется другими видами [Дюкина, 2009; Краснова, 2011; Капитонова, 2021].

Динамика расселения рогоза широколистного в бассейне Колымы иллюстрирует «классическое поведение» рогоза в других регионах. Растения этого вида чаще всего заселяют трансформированные и искусственные биотопы (мелководья и берега прудов, каналов, канав), значительно реже встречаясь в первичных сообществах, проявляя тем самым признаки синантропного вида [Краснова, 1999, 2011; Капитонова, 2007, 2021; Капитонова и др., 2012]. В первые годы после появления в Магаданской области *T. latifolia* произрастал в малонарушенном придорожном водоёме с осоково-моховыми сообществами по мелководьям с общим проективным покрытием растительности до 80%. Из-за близости к автостоянке берег озера с одной стороны периодически нарушался, также наблюдалось постоянное запыление. За 3 года рогоз распространился по большинству мелких водоёмов на расстоянии до 0,3 км, однако значительной численности достиг только в одном из них, маленьком и мелком озере около грунтового съезда. Он смог освоить и очень грязную большую «лужу» на грунтовой автостоянке (1), где в первые годы росли единичные чахлые экземпляры рогоза высотой 0,3–0,4 м. В настоящее время в этой «луже» проективное покрытие рогоза 30%, его высота около 0,7 м, генеративные побеги редки и формируются не каждый год.

Самое большое проективное покрытие *T. latifolia* отмечено в водоёме первого типа на недавно отработанной карьерной выемке после добычи золота (рис. 4, С). Рогоз в ней менее чем за 5 лет смог сформировать монодоминантные заросли площадью 2864 м². *T. latifolia* быстро заселил этот неглубокий водоём с галечно-илистым грунтом, обогащённым взвешенными частицами, а также соседний сходный по характеристикам водоём, в котором, однако, сплошных зарослей пока не образовал. Такому быстрому заселению водоёмов способствовало отсутствие в них естественной растительности, а также быстрое вегетативное размножение.

В Вятско-Камском регионе, где активно изучались рогозы, было показано, что сообщества рогозов, как правило, являются монодоминантными, проективное покрытие рогозов составляет 40–100%, в большинстве случаев больше 60%; для рогозовых сообществ характерно небольшое видовое разнообразие [Капитонова и др., 2012]. Однако в Магаданской области рогоз доминировал только в самых нарушенных, недавно сформировавшихся в 2 из 14 водоёмов. В остальных – проективное покрытие рогоза не более 20–30%. Каким будет проективное покрытие *T. latifolia* в исследованных нами водоёмах через 10–20 лет – представляет большой интерес.

Считается, что эволюция рогозов происходила на периферийных участках водоёмов в экологически нестабильных условиях, и это способствовало их адаптации к существованию на постоянно нарушаемых биотопах, к которым в том числе относятся антропогенные и техногенные местообитания [Капитонова и др., 2012]. Данные участки могут подвергаться сильным механическим изменениям, резким колебаниям температуры и увлажнения, что не благоприятствует выживанию многих видов с узкой экологической амплитудой и низкой толерантностью к действию экзогенных факторов, тогда как *T. latifolia* выдерживает широкий диапазон изменения значений абиотических факторов.

Быстрое формирование пионерных группировок с доминированием рогоза было отмечено при изучении зарастания котлованов после дражной золотодобычи на Салаирском

кряже (Алтай). Было показано, что заселение растений начинается на первый-второй год после окончания разработок. На видовой состав пионерных группировок в первую очередь влияют механический состав пород, в частности содержание мелкозёма в верхнем слое субстрата и увлажненность местообитаний. Первыми в отстойных водоёмах, обогащённых тонкодисперсными взвешенными частицами, формируются сообщества с доминированием *T. latifolia* и (или) *Equisetum fluviatile*. Среднее проективное покрытие последражных (35%) и естественных (48,8%) рогозовых зарослей существенно не различается [Ветлужских, 2003, 2018]. В Магаданской области, так же как и на Алтае, выявлено быстрое зарастание нарушенных водоёмов с повышенным содержанием мелкозёма, несмотря на более суровый климат.

При изучении возобновления растительности на территориях после золотодобычи на Салаирском кряже отмечено, что активному расселению рогоза в котлованах способствуют температурные условия нарушенных местообитаний, так как средние полуденные температуры приповерхностных слоев грунта и воздуха последражных отвалов значительно выше, а температурные колебания среды гораздо резче: суточная амплитуда температуры поверхности субстрата в 2,5 раза выше, чем на расположенных рядом луговых участках [Ветлужских, 2003]. Данных по микроклиматическим условиям в ландшафтах после россыпной добычи золота в Магаданской области найти не удалось. Вероятно, так же как и на Салаире, нарушенные ландшафты до формирования пионерных растительных сообществ прогреваются гораздо сильнее естественных местообитаний, что способствует расселению рогоза в крайнем северо-восточном местонахождении, а сильные температурные перепады и высокое содержание взвешенных частиц не способствуют росту видов с узкой экологической амплитудой, таких как *Glyceria triflora*, *Carex chordorrhiza*, *Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl et Sojak, *Menyanthes trifoliata* L., *Drosera rotundifolia* L. и др., которые обычны на заболоченных участках по берегам озёр и ручьев или по мелководьям в бассейне верхней Колымы.

Сроки цветения и плодоношения *T. latifolia* в Магаданской области более поздние, чем в европейской части России, где он цветёт в июне-июле, а плодоносит в июле-августе [Краснова, 2011; Капитонова и др., 2012]. Запоздывание сроков наступления фенофаз на крайнем северо-востоке не менее чем на полмесяца: цветение в июле – начале августа, а плодоношение в сентябре. Более позднее созревание семян не препятствуют успешному распространению рогоза в области.

Исследования особенностей прорастания семян *T. latifolia* показали, что для прорастания им необходимы низкая концентрация кислорода, относительно длительное воздействие света и высокие температуры: наибольшее число семян проросло при 30–35°C; при 15°C проросло менее 10% семян, а при 10°C – ни одного. Также важны перепады температуры, оптимальными были термопериоды, в которых присутствовала фаза в 30°C (10/30 и 20/30°C), тогда как при постоянной температуре прорастание семян хуже и составляет менее 50%. Такие условия близки к условиям, существующим на открытых илистых отмелях, где чаще всего встречаются сеянцы рогоза. Мелководья нагреваются быстрее, чем глубинные слои; насыщенные влагой почвы имеют пониженную концентрацию O₂, а затеняющая растительность малочисленна. Уже через три месяца после прорастания растения *T. latifolia* способны вегетативно распространяться с помощью корневищ [Bonnewell et al., 1983; Lombardi et al., 1997].

Подобные условия существуют в техногенных водоёмах после россыпной добычи золота – это мелкие, сильно заиленные, быстро прогревающиеся водоёмы, лишённые растительности. В обследованных в 2025 г. водоёмах 15–16 июня температура воды в дневное время (10–15 часов) была от 14 до 23°C. Утренние заморозки, нередкие в июне в континентальных районах Магаданской области, создают резкие суточные колебания температуры воздуха и воды.

В период целенаправленного изучения синантропной флоры Магаданской области [Лысенко, 2012] рогоз широколистный на её территории ещё не произрастал. Базируясь на классификации синантропных видов в этой

монографии, составленной на основе многочисленных более ранних классификаций [Дорогостайская, 1972; Туганаев, Пузырёв, 1988 и др.], *T. latifolia* можно охарактеризовать как чужеродный; ксенофит (непреднамеренно интродуцированный вид в места далеко удалённые от основного ареала); неофит. Если использовать классификацию Теллунга [Туганаев, Пузырёв, 1988], то рогоз широколистный в крайней северо-восточной популяции можно отнести к эпекофитам – вселенцам, появившимся в недавнее время, более или менее многочисленным и постоянным, но только на искусственных местообитаниях, которые своим существованием обязаны человеку, так как эти местообитания должны постоянно создаваться вновь. Эти группы отражают важнейшие характеристики синантропных растений чужеродного происхождения – время иммиграции, способ иммиграции и степень натурализации.

В других регионах северо-востока России *T. latifolia* является видом природной флоры. Однако в некоторых районах становится апофитом (переходит на территории, изменённые хозяйственной деятельностью человека). К примеру, на Камчатке, где в 1987 г. он был обнаружен в вегетативном состоянии у термальной скважины на болоте близ пос. Паратунка. В последующие годы было отмечено существенное разрастание и плодоношение рогоза в этом месте [Якубов, Чернягина, 2004]. В настоящее время в окрестностях пос. Паратунка *T. latifolia* нередок.

По шкале, ориентированной на оценку уровня агрессивности чужеродных растений и особенностей их распространения [Нотов и др., 2010], которую используют также для создания Чёрных книг, *T. latifolia* в Магаданской области может быть отнесён к категории 3: чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях; в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них, по-видимому, смогут внедриться в полуестественные и естественные сообщества. В настоящее время включения рогоза широколистного в региональные Чёрные списки не требуется.

Однако не каждый чужеродный вид успешно адаптируется в новых условиях.

Факторами, сдерживающими их развитие, являются свойства абиотической среды и конкуренция с местными видами. Поскольку добыча золота велась в районе исследования с середины 1930-х годов, наиболее активно в 1950–1960-х годах, то местообитания, подходящие для произрастания рогоза – новые водоёмы на месте карьерных выемок, – постоянно формируются там более 70 лет. В 1950-е годы там существовали многие ныне заброшенные поселки и лагеря, было активное транспортное сообщение. То есть вероятность непреднамеренной интродукции рогоза существовала и ранее. Можно предположить, что очень недавнее появление и быстрое распространение *T. latifolia* связано с потеплением климата, которое наиболее сильно проявляется в арктических и субарктических районах и приводит в том числе и к повышению температур водоёмов.

К примеру, для ряски *Lemna turionifera* Landolt, обладающей высокой скоростью расселения, особенно благодаря перелётным водоплавающим птицам, было показано, что её ареал смещается на север по долинам крупных рек по мере потепления климата и появления подходящих местообитаний. В районах, где летние температуры ещё не достигли оптимальных значений для роста ряски, положительное влияние оказывает антропогенное воздействие, способствующее повышению минерализации воды, что делает возможным рост *L. turionifera* в недавно заселённых ею самых северных водоёмах [Bobrov et al., 2025]. Изучение динамики изменения климатических факторов в районе произрастания рогоза в сопоставлении с динамикой распространения вида станет следующим этапом работы.

Известно, что рогозы являются хорошим биофильтром для очистки бытовых и промышленных стоков, нефтяных загрязнений; *Typha latifolia* способен расти при больших концентрациях тяжёлых металлов [Кокин, 1982; Grace, 1988; Ulrich, Burton, 1988; Jordan et al., 1990; Капитонова, 2007; Nursagita et al., 2023]. В условиях Магаданской области наблюдается активное расселение рогоза широколистного в ландшафтах, нарушенных россыпной добычей золота, в первую оче-

редь по водоёмам на месте недавно отработанных карьерных выемок. Являясь видом, потенциально способным ускорить зарастание нарушенных золотодобычей территорий, *T. latifolia* одновременно является потенциально инвазионным видом, который способен трансформировать природные ценозы. Известно, что широкоареальные виды водных растений интенсивно расселяются в промышленных водоёмах, в полной мере реализуя экологические возможности, и нередко вытесняют местные узкоареальные виды [Краснова, 1999].

В долине р. Оротукан золотодобыча ведется более 80 лет, и к настоящему времени на этой территории почти не осталось ненарушенных земель, поэтому экспансия рогоза на нарушенных землях пока опасений не вызывает. Инвазионным видом, вторгающимся в естественные фитоценозы и требующим внесения в региональную Чёрную книгу, рогоз широколистный пока не является. Формируя первичные сообщества, он способствует более быстрому зарастанию водоёмов, обогащённых взвешенными частицами, привнесёнными технологическими водами. Однако в 50 км ниже по течению р. Оротукан впадает в р. Колыма, долина которой тоже потенциально пригодна для произрастания рогоза. Поэтому есть вероятность попадания вида в сообщества долины Колымы, где он способен трансформировать природные ценозы и вытеснять местные виды с узкой экологической амплитудой. Однако вероятность внедрения *T. latifolia* в естественные ценозы по долине Колымы, на наш взгляд, невысокая из-за высоких половодий и паводков, преобладания крупногалечного подвижного аллювия в пойменных водоёмах, окружённых густой пойменной растительностью. А большинство водоёмов, расположенных вне поймы реки, находится в зоне развития многолетней мерзлоты и прогреваются до 10–15 °С только к середине августа. Но в верхнем бьефе водохранилища Среднеканской ГЭС, в зоне нерегулярного затопления (примерно в 70 км ниже устья р. Оротукан, 62°33'54" с.ш. 151°27'06" в.д.), существует немало сильно трансформированных пойменных и долинных ландшафтов, таких как надпойменные террасы с озёрами, затопляемые в период редких

аварийных и катастрофических ситуаций, где на месте засохших долинных листовничников сформировались вейниковые луга, а водоёмы сильно заилены и захламлены упавшими деревьями и потенциально пригодны для заселения рогозом.

Таким образом, вопрос о возможности использования чужеродного вида *T. latifolia* для рекультивации сильно нарушенных разработками территорий остаётся открытым и нуждается в целенаправленном изучении, особенно в условиях глобального потепления климата.

Выводы

Typha latifolia в Магаданской области, в самом северо-восточном местонахождении в России следует рассматривать в качестве чужеродного вида в процессе расселения и натурализации. *T. latifolia* – ксенофит, эпекофит, произрастает по мелководьям техногенных водоёмов, единично по пересыхающим лужам.

С 2017 по 2025 г. площадь водоёмов, где произрастает рогоз широколистный, увеличилась в 7 раз, причём скорость его расселения резко возросла в последние 5 лет. Наиболее предпочтительными местообитаниями рогоза являются недавно образовавшиеся после россыпной добычи золота водоёмы. Менее чем за 5 лет *T. latifolia* смог сформировать монодоминантные заросли площадью 2864 м² в мелком, только образовавшемся водоёме. В давно сформировавшихся на месте карьерных выемок малонарушенных водоёмах, где произошло естественное восстановление растительности по берегам, рогоз встречается очень редко.

T. latifolia произрастает в водоёмах с высокой минерализацией, в среднем около 300 ppm, разброс значений минерализации высокий – от 61 до 858 ppm. Кислотность от 6,7 до 8,0, чаще рН 7,3–7,6. Все водоёмы сильно запылены и обогащены взвешенными частицами техногенного происхождения. Температура воды в середине июня от 14 до 23 °С.

Сроки цветения и плодоношения у *T. latifolia* в Магаданской области более поздние по сравнению с европейской частью России: цветение в июле – начале августа, а плодоношение в сентябре. Позднее вызревание

семян не препятствуют успешному распространению рогоза в области.

Сообщества с доминированием рогоза широколистного, в которых его проективное покрытие 80%, в области пока редки. Чаще представлены хвощово-рогозовые и осоково-рогозовые сообщества по мелководьям, как недавно сформировавшихся, так и давно существующих нарушенных водоёмов. В них проективное покрытие рогоза 20–40%.

Наиболее вероятными путями инвазии *T. latifolia* из места непреднамеренной интродукции следует рассматривать перенос плодов ветром и автотранспортом в антропогенно трансформированные экотопы, прежде всего в водоёмы после россыпной добычи золота и в придорожные водоёмы.

Финансирование

Исследования проводились в рамках темы НИР лаборатории ботаники ИБПС ДВО РАН

123032000015-3 и при поддержке Российского научного фонда (проект № 23-14-00115).

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность за всестороннюю помощь наблюдениях и в фотофиксации побегов рогоза в месте первой находки О.Н. Вохминой, Е.А. Дубинину, Е.А. Андрияновой, Ю.А. Слепцову и Д.Ю. Матросову. Особая благодарность за ценные замечания М.Г. Хоревой и О.А. Капитоновой.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Приложение

Таблица II. Характеристики водоёмов в месте произрастания *Typha latifolia* 15–16.06. 2025, состав и встречаемость в них сосудистых растений

Номер водоёма Numbers of water bodies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Тип местообитания* Habitat type	I	II	I	I	II	II	II	I	II	II	II	II	I	I	II	II	II	II	II	II
Площадь водоёма (м ²) Square of water bodies (m ²)	550	3700	300	580	500	240	530	170	220	1400	1660	1190	3220	2864	2530	4815	7050	1800	8300	2540
Кислотность, pH Acidity, pH	7,7	7,6	6,8	6,8	6,7	7,5	7,9	7,6	7,9	7,1	7,2	7,3	7,5	6,8	7,3	7,0	7,0	7,1	8,0	7,0
Электропроводность, mS Conductivity, mS	1344	393	660	670	682	606	1649	393	175	145	215	474	540	1364	132	205	118	121	407	1508
Минерализация, ppm Mineralization, ppm	672	200	338	340	343	309	858	200	89	75	111	242	285	702	68	105	61	61	207	760

Сосудистые растения

	Vascular plants																			
<i>Equisetum arvense</i> L.	r	+	-	+	-	r	-	-	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	-	r	r	30%	-	-	-	r	-	-	-	l	10%	20%	l	-	l	-	-	-
<i>Typha latifolia</i> L.	30%	20%	80%	30%	20%	-	30%	40%	r	-	-	r	30%	80%	-	-	r	r	l	-
<i>Sparganium hyperboreum</i> Laest.	-	r	-	-	-	-	2	-	-	-	+	-	r	-	-	-	+	-	-	+
<i>Sparganium rothertii</i> Tzvel.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	r	-	-
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	-	l	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	r	+	-	-	-	r	r
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	r	r	-	-	-	-	-	-	+	+	r	r	r	r	r	-	-	l	l	-
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	l	-	-	-	r	-
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Bömer	-	+	-	-	-	-	r	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-

Литература

- Ветлужских Н.В. Флора и растительность последражных ландшафтов Салаирского кряжа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 19 с.
- Ветлужских Н.В. Растительные сообщества естественных и последражных водоёмов Салаирского кряжа // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2018. Т. 16, № 4. С. 3–17. <https://doi.org/10.18500/1682-1637-2018-4-3-17>
- Дорогостайская Е.В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л.: Наука, 1972. 172 с.
- Дюкина Г.Р. Эколого-ценотическая характеристика видов рода *Typha* L. Вятско-Камского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2009. 22 с.
- Инструкция по рекультивации земель, нарушенных при разработке месторождений россыпного золота. Магадан: Восточный научно-исследовательский институт золота и редких металлов, 2006. 48 с.
- Капитонова О.А. Макрофиты в условиях промышленной среды. Ижевск: Удмуртский гос. ун-т, 2007. 168 с.
- Капитонова О.А. Флора макрофитов Вятско-Камского Предуралья. Ярославль: Филигрань, 2021. 568 с.
- Капитонова О.А., Платунова Г.Р., Капитонов В.И. Рогозы Вятско-Камского края. Ижевск: Удмуртский гос. ун-т, 2012. 190 с.
- Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101–132.
- Кокин К.А. Экология высших водных растений. М.: МГУ, 1982. 50 с.
- Короткевич П.Г. Роль растений в охране водоёмов. М.: Знание, 1982. 64 с.
- Красноборов И.М., Короткова Е.И. Сем. 22 Typhaceae – Рогозовые // Флора Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1988. С. 86–88.
- Краснова А.Н. Гидрофильный род рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР). Ярославль: Принтхаус-Ярославль, 2011. 186 с.
- Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 1999. 200 с.
- Лысенко Д.С. Синантропная флора Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2012. 111 с.
- Мавродиев Е.В. Рогоз узколистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М., 1997. С. 4–29.
- Нешагаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: КМК, 2009. 537 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. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_4/Notov_10_4.pdf (дата обращения: 10.01.2026).
- Определитель высших растений Якутии / Е.А. Афанасьева, К.С. Байков, А.А. Бобров и др. 2-е изд. Новосибирск: Наука, 2020. 896 с.
- Понятовская В.М. Учёт обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3 / под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. М., Л.: Наука, 1964. С. 209–299.
- Туганаев В.В., Пузырёв А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. 128 с.
- Флора и растительность Магаданской области (конспект сосудистых растений и очерк растительности). Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2010. 364 с.
- Хлыновская Н.И. Агроклиматическое районирование Северо-Востока СССР. Магадан, 1981. 10 с. + карта.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2004. 165 с.
- Bobrov A.A., Ivanova M.O., Vinogradova Yu. S., Konotop N.K., Mochalova O.A., Chemeris E.V. *Lemna turionifera* (Lemnaceae) in the cryolithozone of Yakutia (North-East Asia) prefers hot summer and shifts north due to climate warming // Inland Water Biology, 2025. № 7. P. 1–13. <https://doi.org/10.1134/S1995082924600832>
- Bonnewell V., Koukkari W.L., Pratt D.C. Light, oxygen, and temperature requirements for *Typha latifolia* seed germination // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 1330–1336.
- Cook C.D.K. Typhaceae // Flora Europaea, Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.A., Walters, S.M., Webb, D.A. (eds.). Vol. 5. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. P. 275–276.
- GBIF.org (3 Jan. 2026) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.skksqc>
- Grace J.B. The effects of nutrient additions on mixtures of *Typha latifolia* L. and *Typha domingensis* Pers. along a water-depth gradient // Aquat. Bot. 1988. Vol. 31. P. 83–92.
- iNaturalist Network. 2025. <https://www.inaturalist.org/observations/188015958>
- Jordan T.E., Whigham D.F., Correll D.L. Effects of nutrient and litter manipulations on the Narrow-Leaved Cattail, *Typha angustifolia* // Aquatic Botany. 1990. Vol. 36. P. 179–191.
- Lombardi T., Fochetti T, Bertacchi A., Onnis A. Germination requirements in a population of *Typha latifolia* // Aquatic Botany. 1997. Vol. 56. P. 1–10.
- Nursagita Y.S., Titah H.S., Purwanti I.F. Preliminary phytotoxicity of Mercury in conventional gold mining wastewater on *Typha latifolia* and *Pistia stratiotes* // 6th International Symposium on Sustainable Urban Development 2023 IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 1263: 012049. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1263/1/012049>
- Ulrich K.E., Burton T.M. An experimental comparison of the dry matter and nutrient distribution patterns of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., *Sparganium eurycarpum* Engelm. and *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel // Aquat. Bot. 1988. Vol. 32. P. 129–139.
- Verkhovina A.V., Biryukov R. Yu. et al. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 3 // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 2021. Vol. 10, no. 1. P. 85–108. <https://doi.org/10.17581/bp.2021.10110>
- Volkova P.A., Bobrov A.A. Easier than it looks: Notes on the taxonomy of *Typha* L. (Typhaceae) in East Europe // Aquatic Botany. 2022. Vol. 176: 103453 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2021.103453>

DYNAMICS OF DISTRIBUTION OF BROADLEAF CATTAIL *TYPHA LATIFOLIA* L. (TYPHACEAE), AN ALIEN SPECIES IN THE MAGADAN REGION (FAR EAST RUSSIA)

© 2026 Mochalova O.A.

Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, 685000, Russia
e-mail: mochalova@inbox.ru

Typha latifolia L. is a widespread plurizonal species. In the Magadan Region, it is an invasive species, appeared about 10 years ago in the vicinity of the Laryukovaya roadside café on the highway M-56, 383 km from Magadan. This is the most northeastern location in Russia. In recent years, active dispersal of broadleaf cattail has been observed in landscapes disturbed by gold mining. The area of water bodies in which cattail grows increased by approximately 7 times between 2017 and 2025. The rate of cattail dispersal has accelerated in the last 5 years. The most preferred habitats for cattail are heavily disturbed man-made water bodies formed after placer gold mining. *T. latifolia* is very rare in long-formed reservoirs at the site of quarry excavations, where natural restoration of vegetation along the banks has occurred. Broadleaf cattail grows in water bodies with high mineralization, averaging around 300 ppm, with a wide range of mineralization values – from 61 to 858 ppm. Acidity ranges from 6,7 to 8,0, most commonly pH 7,3–7,6. Water temperature in middle June ranges from 14° to 23°C. All water bodies are heavily polluted with dust and enriched with suspended particles of industrially origin. In the Magadan Region *T. latifolia* flowers and fruits later than in the European part: flowering in July–early August, and fruiting in September. The late maturation of seeds does not hinder the successful spread of cattail in the region. Communities dominated by cattail are rare in the region. Horsetail-cattail and sedge-cattail communities are more common; they are common in the shallows of small bodies of water, both heavily disturbed and long-existing, slightly disturbed reservoirs. The most likely vector of invasion of broadleaf cattail includes the transfer of seeds by wind from the first site of introduction to anthropogenically transformed ecotopes, primarily quarries and other damp habitats after placer mining, and roadside reservoirs. *T. latifolia* in Magadan region may be referred to the category of alien species settling and naturalizing in disturbed habitats, which further will be able to take root in seminatural and natural communities.

Keywords: semi aquatic plants, *Typha latifolia*, alien species, northeastern Russia, overgrowing of anthropogenically disturbed quarries and waterbodies.

ДИНАМИКА РОСТА ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) H. KARST., PINACEAE) В ЗАРОСЛЯХ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN., ARIACEAE) В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2026 Озерова Н.А.^{1*}, Осипов Ф.А.², Петросян В.Г.², Дергунова Н.Н.²,
Кривошеина М.Г.²

¹Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова, РАН, Москва, 109012, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

e-mail: *ozerova-nad@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.03.2026. После доработки 23.05.2026. Принята к публикации 02.06.2026.

В работе оценена возможность использования ели европейской (*Picea abies*) для ограничения распространения инвазионного вида – борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в условиях старозалежного луга. Исследование проводили в 2018–2024 гг. на экспериментальном участке площадью 0.58 га в Московской области. Саженьцы ели возрастом 5–10 лет высаживали как в зарослях борщевика, так и на сравнительных участках с различным уровнем освещённости (березняк, ельник, открытый луг). В ходе исследования регулярно оценивали выживаемость растений, измеряли их высоту и годовые приросты. Для анализа влияния начальной высоты саженцев и условий среды обитания на рост ели применялась обобщённая линейная смешанная модель (GLMM) с учётом повторных измерений. Показано, что рост ели статистически значимо зависит как от исходной высоты посадочного материала, так и от световых условий. В условиях затенения под пологом борщевика отмечены угнетение роста и повышенная вариабельность приростов, однако часть саженцев сохраняла способность к устойчивому развитию. Результаты указывают на возможность использования древесной растительности как фактора биологического контроля инвазионных видов за счёт изменения светового режима и формирования сомкнутого полога.

Ключевые слова: инвазионный вид, биологический контроль, *Picea abies*, лесовосстановление, конкуренция растений, затенение, рост растений, смешанные модели (GLMM), Московская область
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-113-136

Введение

В настоящее время борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) широко распространился на территории Российской Федерации и во многих регионах рассматривается как опасный инвазионный вид, подлежащий контролю и ограничению распространения [Самые опасные ..., 2018; Федеральный закон № 294-ФЗ, 2025]. Его активное расселение связано с высокой семенной продуктивностью, эффективным ветровым и антропогенным переносом диаспор, а также способностью формировать плотные монодоминантные заросли, подавляющие аборигенную растительность [Ozerova, 2021].

Актуальность настоящего исследования обусловлена необходимостью разработки экологически ориентированных и долгосроч-

ных методов ограничения распространения данного вида. В последние годы меры борьбы с *H. sosnowskyi* в значительной степени основаны на механическом и химическом воздействии, однако их эффективность часто ограничивается кратковременным эффектом и необходимостью регулярного повторения мероприятий [Методические рекомендации, 2008; Далькэ, Чадин, 2010; Далькэ и др., 2018; Егоров и др., 2012; Егоров, Шаповалов и др., 2021]. В связи с этим возрастает интерес к подходам, основанным на управлении растительными сообществами и усилении биотической резистентности экосистем [D'Antonio, Meyerson, 2002; Levine et al., 2004].

В Шаховском муниципальном округе Московской области был выявлен участок старозалежного луга, на котором сформировались

сплошные заросли *H. sosnowskyi* высотой более 2 м. Учитывая семенной характер распространения вида, а также возможность переноса диаспор ветром и с участием человека, существовал риск дальнейшего проникновения вида на прилегающие территории садоводческого товарищества [Кривошеина и др., 2020]. При преобладании ветров западного направления [Агроклиматические ресурсы..., 1976] это создавало потенциальные условия для расширения ареала вида и формирования устойчивого источника инвазии.

Природные условия восточной части Шаховского муниципального округа характеризуются распространением тяжёлых суглинистых почв и растительных сообществ лесного типа с преобладанием *Picea abies* (L.) Karst., включая березняки, осинники и ольшаники [План..., 1951]. В этих условиях борщевик занимает преимущественно нарушенные и открытые местообитания, включая старозалежные луга и опушки леса, и демонстрирует выраженную зависимость от высокой освещённости.

По литературным данным, *H. sosnowskyi* преимущественно встречается на открытых участках, тогда как в сомкнутых лесных сообществах его присутствие ограничено или отсутствует [Гельтман, 2009; Лунева, 2014; Ozerova, 2021; Арепьева, 2022; Куклина и др., 2023]. Это указывает на высокую чувствительность вида к затенению и потенциальную уязвимость к конкуренции со стороны древесной растительности. Данные закономерности согласуются с общими представлениями о роли светового режима в структуре растительных сообществ и конкурентных взаимодействиях [Valladares, Niinemets, 2008].

В рамках современных стратегий контроля инвазий рассматривается возможность использования древесной растительности для ограничения распространения инвазионных видов, преимущественно успешных в открытых местообитаниях за счёт формирования сомкнутого полога и снижения доступности света [Levine et al., 2004; Byun et al., 2018; Weidlich et al., 2020]. Однако остаётся недостаточно изученным, в какой степени данный механизм реализуется на ранних стадиях сукцессии и какие характеристики посадочного

материала определяют успешность древесных растений в условиях интенсивной конкуренции с высокотравной растительностью.

На этом фоне в рамках работ по расчистке территории был обнаружен самосев *P. abies*, что послужило основанием для постановки задачи оценки его роста в условиях конкуренции с борщевиком. С учётом теневыносливости ели и её способности формировать сомкнутый древесный полог была выдвинута гипотеза о возможности использования данного вида как элемента биологического контроля *H. sosnowskyi* за счёт изменения светового режима и структуры растительного сообщества, что согласуется с представлениями о конкуренции за ресурсы и роли светового фактора в формировании растительных сообществ [Tilman, 1982; Grime, 2001; Heiskanen, 2004].

При этом ключевым остаётся вопрос о роли исходных морфометрических характеристик растений, прежде всего их начальной высоты, в определении конкурентоспособности. В условиях размерно-асимметричной конкуренции за свет более крупные растения могут получать непропорционально больше ресурсов, что определяет их преимущество в росте и выживании [Weiner, 1990; Schwinning, Weiner, 1998]. В частности, остаётся недостаточно количественно описанным, существует ли пороговое значение начальной высоты, обеспечивающее выход саженцев из-под затенения травянистым ярусом и переход к устойчивому росту.

Экологические свойства ели связаны с её способностью переносить затенение в молодом возрасте и формировать плотный полог по мере роста [Heiskanen, 2004]. Кроме того, древесные насаждения могут оказывать влияние не только на световой режим, но и на микроклиматические условия, включая ветровой режим, что потенциально может снижать эффективность распространения семян инвазионных видов.

Следует отметить, что в ряде исследований показано негативное влияние *H. sosnowskyi* на молодые лесные культуры, включая снижение прироста и повышенную смертность хвойных пород [Егоров и др., 2012; Егоров, Павлюченкова, 2021]. Однако эти работы, как

правило, проводились на стандартном посадочном материале молодого возраста, что ограничивает применимость полученных результатов к ситуациям с более вариативными исходными условиями.

В рамках настоящего исследования были проверены следующие гипотезы: рост *P. abies* в зарослях *H. sosnowskyi* ограничивается условиями затенения; начальная высота саженцев является ключевым фактором, определяющим их способность преодолевать конкуренцию за свет; существует пороговое значение начальной высоты, обеспечивающее выход растений выше травяного полога на ранних стадиях развития.

Цель настоящего исследования заключалась в оценке динамики роста *P. abies* в зависимости от начальной высоты саженцев в условиях конкуренции с *H. sosnowskyi*, а также в анализе факторов, определяющих успешность преодоления затенения и выхода растений в верхний ярус растительного покрова.

Материалы и методика

Объект и условия исследования

Исследование проводилось в период 2018–2024 гг. на старозалежном лугу площадью 0.58 га, сформировавшемся на месте бывшего сельскохозяйственного угодья (пастбища, впоследствии сенокоса; координаты: 55.985147° с. ш., 35.588474° в. д.; 55.984708° с. ш., 35.590534° в. д.). В восточной части участок пересекают автомобильная дорога и линия электропередачи. В начале 1990-х гг. на территории сформировалась несанкционированная свалка бытового мусора (полиэтиленовая плёнка, мешки и др.), что препятствовало проведению агротехнических мероприятий и вовлечению участка в сельскохозяйственный оборот.

С момента прекращения хозяйственного использования территория подверглась естественной сукцессии, в результате которой доминирующее положение заняла крапива (*Urtica dioica* L.). Рельеф участка неоднороден: наблюдается общий уклон к западу, а также наличие локальной западины в центральной части и возвышенности в восточной зоне, протягивающейся в меридиональном направлении. Вследствие этого высота

травянистого покрова варьирует по территории, увеличиваясь в направлении от востока к западу и достигая максимальных значений в центральной пониженной части.

В 2017 г. территория была обследована маршрутным методом. Были зафиксированы границы участка, занятого борщевиком Сосновского, с использованием навигационных возможностей мобильного телефона и составлена картосхема. Полученные координаты были импортированы в Google Earth для сопоставления с архивными космическими снимками. Для анализа использованы доступные в Google Earth мультимедийные изображения за период 2004–2017 гг. Снимки с пространственным разрешением от ~0.5 до 30 м были получены с различных спутниковых платформ, включая Landsat.

Границы зарослей борщевика определялись методом визуального дешифрирования, преимущественно по снимкам ранневесеннего периода, на которых растения хорошо выделяются по спектральным и текстурным признакам. Площадь зарослей рассчитывалась путём векторизации контуров (обводки полигонов) в среде Google Earth с последующим автоматическим вычислением площади.

Установлено, что в 2011 г. площадь зарослей составляла около 0.04 га, а к летнему периоду 2017 г. увеличилась до примерно 0.25 га (рис. 1–2). Расселение борщевика Сосновского на участке, по-видимому, началось в 2004–2006 гг. с западной стороны. Распространение происходило преимущественно в восточном направлении, что, вероятно, связано с преобладанием ветров западного направления.

Посадочный материал и схема размещения

Посадочный материал ели европейской *P. abies* был заготовлен на территории СНТ «Природа» осенью 2018 г. и весной 2020 г. Пересадку проводили непосредственно после выкопки при благоприятных погодных условиях (сырая пасмурная погода), что обеспечило высокую приживаемость растений.

Всего было использовано 113 саженцев с открытой корневой системой высотой от 16 до 90 см. Из них 96 экземпляров высажены в 2018 г., а 17 – в 2020 г. Возраст посадочного



Рис. 1. Старозалежный луг с участком сплошных зарослей борщевика Sosnovskogo к западу от СНТ «Природа». Космический снимок Google. Май 2017 г.

материала (5–10 лет) оценивался косвенно на основании данных о сроках и периодичности расчистки древесной растительности на территории СНТ «Природа», а также морфологических признаков растений. Вследствие различий условий произрастания, обуслов-

ленных различиями микрорельефа, степени затенения, увлажнения почвы и антропогенного воздействия (близость к строениям и дорожной сети), растения до пересадки существенно различались по высоте, архитектонике и форме кроны.



Рис. 2. Вид на центральную и восточную части старозалежного луга с зарослями борщевика Sosnovskogo. 7.10.2017. Фотография Н.А. Озеровой.



Рис. 3. Вид на западную окраину старозалежного луга с зарослями борщевика Sosnovskogo и крапивы. 20.10.2018. Фотография Н.А. Озеровой.

Часть саженцев (21 экземпляр), высаженная в 2018 г., была размещена на участке разнотравного луга вне зоны распространения борщевика и использовалась в качестве сравнительного варианта вне зоны его влияния. В условиях Шаховского района Московской области ель естественным образом возобновляется не только на лугах, но и в лесах. В этой связи для сравнительного анализа использовались также наблюдения за ростом ели в ельнике и березняке, где наблюдаются разные условия затенения.

Подготовка участка и условия выращивания

Перед посадкой в конце лета 2018 г. на опытном участке были проведены механические воздействия на заросли борщевика: частичное повреждение цветоносов и крупных листьев. В результате на момент закладки опыта сформировался травостой, представленный преимущественно борщевиком высотой до 0.5 м (рис. 3).

Саженцы ели высаживались в местах с разреженной растительностью внутри и по краям зарослей борщевика, рядами, ориентированными перпендикулярно господствующему направлению ветра. Посадки организовывались в виде нескольких рядов по 4–7 растений в каждом. Расстояние между растениями варьировало от ~0.3 м для мелких саженцев до ~1.5 м для более высоких экземпляров. Междурядья составляли 2–7 м.

Высота листового полога борщевика к началу цветения достигала 1.2–1.4 м, а в пониженных участках – до 1.6 м. Таким образом, после пересадки все растения ели развивались в условиях затенения под пологом борщевика.

В связи с необходимостью предотвращения дальнейшего распространения борщевика Сосновского с экспериментального участка проводились сбор и уничтожение максимально возможного количества семян. С этой целью проводилась ежегодная обрезка соцветий в период их формирования (июнь – сентябрь). В течение периода исследования заросли борщевика постепенно изреживались, но розетки листьев оставшихся растений становились мощнее и создавали прежние условия затенения.

Учёт и измерения

Наблюдения за посадками проводились в 2019–2024 гг. Измерения включали определение линейных приростов и высоты деревьев с использованием рулетки и металлической линейки. Учёт проводился дважды в год (апрель и сентябрь). Дополнительно в течение вегетационного периода (июнь – сентябрь) осуществлялись регулярные обходы участка с целью удаления генеративных побегов борщевика.

Результаты обмеров елей, высаженных в зарослях борщевика, представлены в таблицах П1–П2, содержащих первичные данные по высоте, приростам и динамике роста отдельных деревьев.

Фиксировались также случаи гибели растений. Отмечены случаи гибели саженцев вследствие механических повреждений (заваливание сухостоем крапивы и борщевика) и, вероятно, в результате конкурентного угнетения. В частности, из 42 саженцев, высаженных осенью 2018 г., к 2020 г. погибло 7 экземпляров (высотой 16–25 см), или 16.6%. Из 22 растений, высаженных в 2020 г., погибло 5 экземпляров преимущественно из числа низкорослых саженцев (22.7%).

Дополнительно проводился учёт контрольных деревьев ели, произраставших в различных условиях освещённости (березняк, ельник). Первичные данные обмеров контрольных деревьев представлены в таблицах П3–П4, что позволяет сопоставить рост ели в зарослях борщевика и в естественных лесных условиях.

Результаты наблюдений за ростом ели, высаженной на разнотравном лугу в 2018 г., представлены отдельно в таблице П5, поскольку данные растения развивались вне зоны влияния борщевика и могут рассматриваться как дополнительный вариант контроля.

Сравнительные участки

Для сравнительного анализа использовались деревья ели, произрастающие в различных условиях освещённости: в березняке, соответствующем условиям полутени (55.986144° с. ш., 35.590184° в. д.; 55.985400° с. ш., 35.591897° в. д.), под пологом старого ель-

ника, соответствующем затенённым условиям (55.986280° с. ш., 35.595075° в. д.; 55.985383° с. ш., 35.596795° в. д.), а также саженцы, высаженные на разнотравном лугу вне зоны распространения борщевика, в условиях полного освещения (55.985208° с. ш., 35.589152° в. д.; 55.984949° с. ш., 35.590118° в. д.).

В березняке и под пологом ельника были отобраны по 20 случайных деревьев, сопоставимых по размеру с опытными экземплярами; на разнотравном лугу учитывали 21 ранее высаженный саженец.

Следует отметить, что указанные участки рассматривались как сравнительные (референсные) биотопы с различными условиями освещения и лесорастительной среды, а не как неоднородная совокупность участков.

Статистический анализ

Для оценки роста ели в зарослях борщевика и на различных контрольных участках использовалась общая линейная смешанная модель (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) [Gelman, Hill, 2007; Bolker et al., 2009; Zuur et al., 2009]. Данный подход позволяет учитывать зависимость повторных измерений каждого дерева и различия между средами обитания, сохраняя корректность оценки фиксированных эффектов.

В качестве зависимой переменной использовался годичный прирост ели (Growth), рассчитанный как разность высоты деревьев между последовательными измерениями в течение периода наблюдений (2019–2024 гг.). Таким образом, модель описывает динамику роста ели в виде изменения высоты во времени, а не конечную высоту особей.

Фиксированными эффектами модели выступали среда обитания (заросли борщевика, березняк, ельник, луг), год наблюдений (2020–2024) и начальная высота саженца. Случайным эффектом являлся идентификатор отдельного дерева, что позволяло учитывать зависимость повторных измерений. Данные были организованы в длинный формат с переменными: идентификатор дерева, среда обитания, начальная высота саженца, год наблюдения и годичный прирост, что обеспечивает корректное включение повторных измерений в структуру смешанной модели.

Для анализа были использованы все саженцы ели, высаженные в сомкнутые заросли борщевика Сосновского осенью 2018 и весной 2020 г. Объединение данных для разных лет посадки, приводящее к неравномерной длительности временных рядов наблюдений, было учтено в рамках обобщённых линейных смешанных моделей, допускающих анализ несбалансированных данных.

Анализ выполнялся в среде RStudio (Build 463) с использованием пакетов lme4 [Bates et al., 2015] и lmerTest [Kuznetsova et al., 2017], обеспечивающих оценку фиксированных эффектов и вычисление р-значений. Сравнение моделей и оценка их качества осуществлялись с использованием информационных критериев Акаике (AIC) и Байесовского информационного критерия (BIC) [Akaike, 1974; Schwarz, 1978]. Значимость факторов оценивалась с использованием дисперсионного анализа (Type III ANOVA).

Диагностика модели включала проверку нормальности остатков с использованием квантиль-квантильных графиков (Q–Q plot) и оценку гомоскедастичности по графикам остатков против предсказанных значений. Для интерпретации влияния факторов среды обитания и начальной высоты использовались оцененные маргинальные средние, рассчитанные с применением пакета emmeans [Lenth, 2023]. Данный подход позволяет получать предсказанные значения отклика с соответствующими доверительными интервалами, а также выполнять апостериорные множественные сравнения между уровнями факторов (Tukey HSD).

На основе дополнительной регрессионной модели были построены графики прогнозируемой высоты деревьев в зависимости от начальных условий. В качестве порогового значения использовалась средняя высота прикорневых листьев *H. sosnowskyi* (140 см), что согласуется с показателями средней высоты листьев борщевика Сосновского в сплошных зарослях [Смольский и др., 1970]. Точка пересечения предсказанной траектории роста с данным порогом использовалась для оценки минимальной, а также рекомендуемой (оптимальной) начальной высоты саженцев ели, обеспечивающей достижение и превышение

указанного уровня в течение 5–6 лет. Графическое представление результатов включало предсказанные значения начальной высоты саженца с доверительными интервалами, отражающими диапазон значений, обеспечивающих устойчивый рост саженцев.

Результаты

Динамика роста ели в различных местообитаниях

Анализ роста ели с использованием линейной смешанной модели показал, что рост деревьев существенно зависит от местообитания, года наблюдения и начальной высоты саженца. Для контроля повторных измерений в модель был включён случайный эффект идентификатора дерева (табл. 1).

Результаты показали, что местообитание, год наблюдения (годы 2020–2024) и начальная высота саженца статистически значимо влияли на годичный прирост ели ($P < 0.05$). Березняк был использован как базовый уровень для фактора «местообитание», а 2019 г. – как базовый уровень для фактора “год наблюдения”. Для категориальных факторов (среды обитания, годы) коэффициент ФЭ показывает различие в годичном приросте относительно базового уровня. Для непрерывного фактора

начальной высоты коэффициент фиксированного эффекта отражает изменение ожидаемого годичного прироста при увеличении начальной высоты на 1 см.

Результаты показывают, что, по сравнению с берёзовым лесом в ряде местообитаний наблюдалось статистически значимое увеличение прироста ели: в условиях произрастания среди борщевика – на 4.7 см ($P = 0.04$) и на лугах – на 8.7 см ($P < 0.01$). Напротив, в еловом лесу прирост был статистически значимо ниже, по сравнению с берёзовым лесом (–6.4 см, $P < 0.01$). Таким образом, местообитание оказывает значимое влияние на прирост деревьев, отражая различия в условиях конкуренции и ресурсной обеспеченности.

Фактор года также оказывал выраженное влияние на рост. Начиная с 2020 года, наблюдалось последовательное увеличение прироста по сравнению с базовым годом: от 1.8 см в 2020 г. ($P = 0.05$) до 32.9 см в 2024 г. ($P < 0.01$), что указывает на положительную временную динамику роста. Наибольшие значения прироста наблюдались в последние два года наблюдения (2023–2024), что, вероятно, связано с увеличением размеров деревьев и возрастной динамикой их роста (рис. П1, П2).

Таблица 1. Фиксированные эффекты модели годичного прироста ели (GLMM) в зависимости от местообитания, года и начальной высоты

Фактор	Коэффициент ФЭ* (см)	Стандартная ошибка (SE)	Степени свободы (df)	t-значение	P-значение
Березняк	0	-	-	-	-
Заросли борщевика	4.7	2.18	88.00	2.12	0.04
Луг	8.7	2.42	88.00	3.55	< 0.01
Ельник	-6.4	2.44	88.00	-2.65	< 0.01
Год – 2020	1.8	1.68	460.00	1.99	0.05
Год – 2021	8.9	1.68	460.00	5.33	< 0.01
Год – 2022	9.3	1.68	460.00	5.74	< 0.01
Год – 2023	15.7	1.68	460.00	8.92	< 0.01
Год – 2024	32.9	1.68	460.00	17.59	< 0.01
Начальная высота	0.32	0.03	88.00	8.33	< 0.01

* Коэффициенты фиксированных эффектов (см) отражают ожидаемое влияние факторов на годичный прирост деревьев в течение периода наблюдений. Березняк указан как базовый уровень и не имеет статистических параметров (SE, t, P); коэффициенты других уровней интерпретируются относительно него. Отрицательные значения коэффициентов указывают на снижение годичного прироста по сравнению с базовым уровнем.

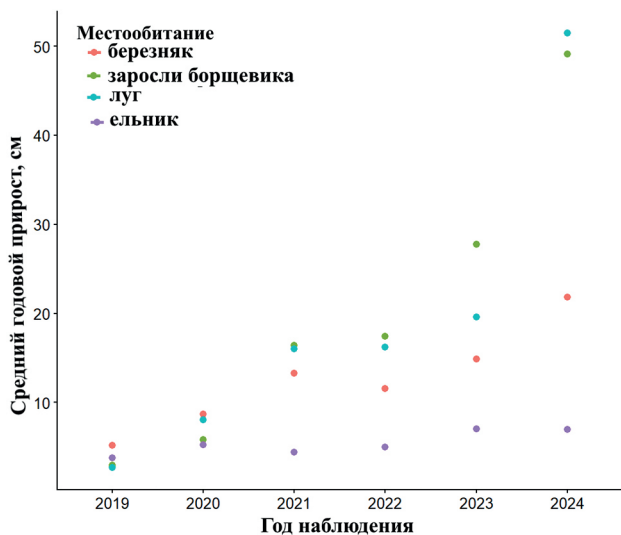


Рис. 4. Динамика среднего годового прироста ели европейской (*P. abies*) в различных местообитаниях в 2019–2024 гг.

Начальная высота саженцев оказывала значимое положительное влияние на прирост (коэффициент ФЭ = 0.32 ± 0.038 см, $P < 0.01$), что свидетельствует о том, что растения с большей начальной высотой характеризуются более интенсивным последующим ростом. Анализ источников вариации выявил выраженную межиндивидуальную изменчивость. Стандартное отклонение случайного эффекта, отражающего различия между отдельными деревьями, составило $\sigma = 5.6$ см.

Остаточная дисперсия составила $\sigma = 11.8$ см, отражая необъяснённую вариабельность годичного прироста, связанную с факторами, не включёнными в модель.

Таким образом, полученные результаты демонстрируют, что как условия среды, так и временной фактор, наряду с исходными морфометрическими характеристиками растений, существенно определяют динамику роста ели (рис. 4, 5).

Влияние среды, года и начальной высоты на прирост ели

Результаты анализа дисперсии (Type III ANOVA, метод Satterthwaite [Satterthwaite, 1946]) показали, что все три исследуемых фактора – местообитание, год наблюдения и начальная высота саженца – оказывают статистически значимое влияние на прирост ели ($P < 0.001$ для всех факторов, табл. 2).

Если табл. 1 показывала, насколько каждый уровень фактора или единица непрерывного предиктора изменяет рост относительно базового уровня, то табл. 2 демонстрирует, насколько фактор в целом важен для объяснения вариации роста.

Результаты ANOVA показывают, что все три анализируемых фиксированных фактора оказывают статистически значимое влияние

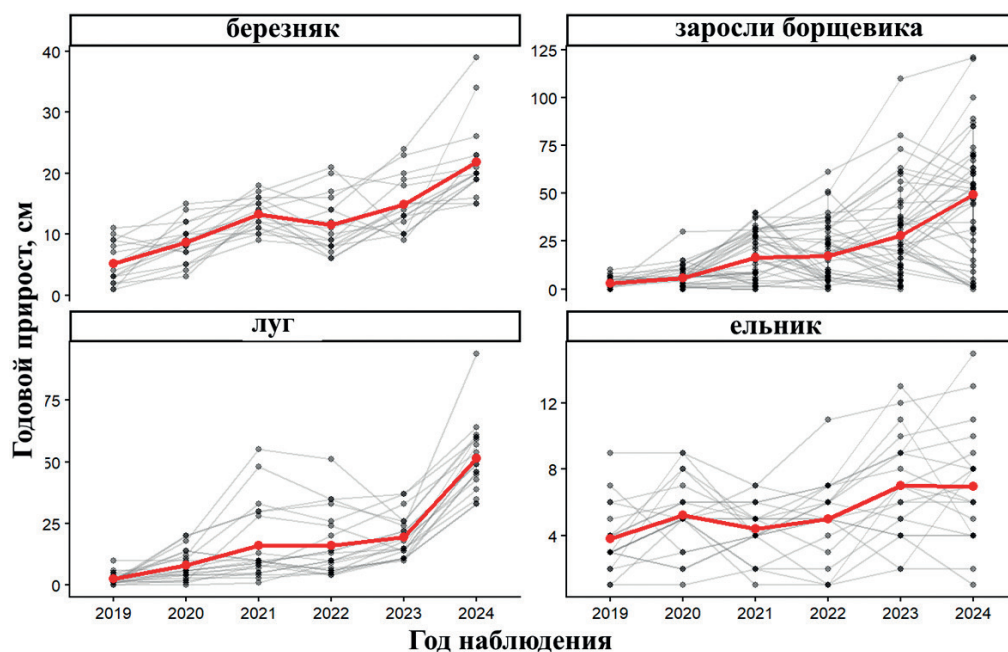


Рис. 5. Индивидуальная динамика годового прироста ели европейской (*P. abies*) в 2019–2024 гг.: панели разделены по местообитаниям; серые линии показывают отдельные деревья; красная линия – среднее значение по местообитаниям.

Таблица 2. Результаты влияния факторов для модели роста ели

Фактор	Сумма квадратов	Среднеквадратичное значение	Числитель степеней свободы	Знаменатель степеней свободы	F-статистика	P-значение
Местообитание	6932	2311	3	92	16	< 0.01
Год	76073	1521	5	543	106	< 0.01
Начальная высота	17010	17010	1	339	119	< 0.01

на рост ели ($P < 0.01$). Среди рассмотренных факторов наиболее высокое значение F-статистики наблюдалось для начальной высоты саженца ($F = 119$, $P < 0.01$), что подтверждает важность стартового размера для преодоления конкуренции с борщевиком. Год наблюдения ($F = 106$, $P < 0.01$) также оказывает значимое влияние на годичный прирост, что отражает накопленный эффект роста с возрастом: с каждым последующим годом ожидаемый прирост увеличивается (см. табл. 1 с коэффициентами фиксированных эффектов для года). Местообитание также является значимым фактором ($F = 16$, $P < 0.01$): наибольший прирост наблюдался на лугах (+8.7 см), умеренный — среди зарослей борщевика (+4.7 см), и наименьший — в еловом лесу

(–6.4 см), что следует из коэффициентов фиксированных эффектов (см. табл. 1).

Сравнение среднего годовичного прироста ели по местообитаниям

Для наглядного сравнения местообитаний были рассчитаны оцененные маргинальные средние значения, усреднённые по годам с доверительными интервалами (95%) (табл. 3).

Эти результаты согласуются с выводами модели и показывают различия в среднем годовичном приросте между местообитаниями. Наибольшие значения прогнозируемого прироста наблюдаются на лугах и в зарослях борщевика, тогда как минимальные значения отмечены в еловом лесу и березняке (рис. 6).

Таблица 3. Средние значения прироста ели по местообитаниям (с 95% доверительными интервалами)

Местообитание	Предсказанное среднее значение прироста (см)	Стандартная ошибка	Степени свободы (df)	95%- доверительный интервал (см)
Березняк	13.7	1.8	98	10 – 17
Заросли борщевика	18.4	1.2	79	16 – 21
Луг	22.3	1.7	100	19 – 26
Ельник	7.3	1.7	98	4 – 11

Таблица 4. Апостериорное сравнение прироста ели в разных средах обитания

Контраст	Коэффициент ФЭ (см)	Стандартные ошибки	Степени свободы (df)	t-статистика	P-значение*
Березняк– заросли борщевика	–4.7	2.2	92	–2.1	0.15
Березняк – луг	–8.7	2.5	98	–3.6	0.003
Березняк– ельник	6.4	2.5	95	2.7	0.048
Заросли борщевика – луг	–4	2.1	88	–1.9	0.24
Заросли борщевика – ельник	11.1	2.1	93	5.3	<0.01
Луг – ельник	15.1	2.3	98	6.5	<0.01

*P – значения скорректированы с помощью метода Tukey для сравнения всех 4 типов местообитаний.

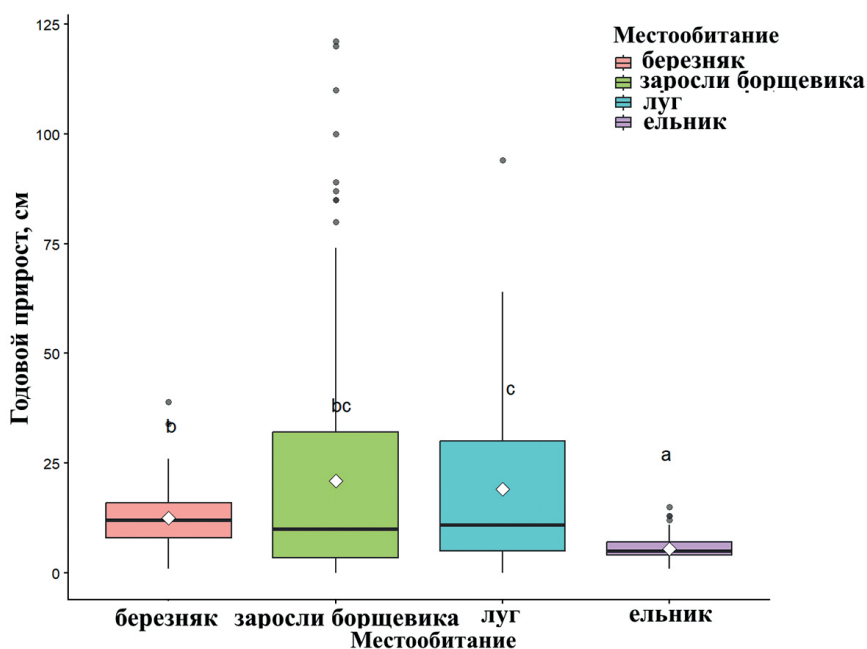


Рис. 6. Годичный прирост ели европейской (*P. abies*) в различных местообитаниях: белые маркеры показывают средние значения; разные буквы обозначают статистически значимые различия между местообитаниями (тест Tukey: $P < 0.05$).

Попарное сравнение прироста ели в разных средах обитания (post hoc анализ)

Для уточнения различий между уровнями фактора местообитания были проведены пост-хок сравнения с поправкой Тьюки (Tukey's HSD). Таблица 4 содержит оценки разницы прироста (Коэффициент ФЭ), стандартные ошибки (SE), t-статистику и скорректированные P-значения для всех пар комбинаций местообитаний.

Наибольший прогнозируемый прирост наблюдался на лугах (22.3 см) и среди зарослей борщевика (18.4 см), а наименьший – в еловом лесу (7.3 см). Статистически значимые различия были выявлены по следующим контрастам (рис. 6):

- луг – ельник: прирост на лугах значительно выше, чем в еловом лесу (коэффициент ФЭ = 15.1 см, $P < 0.01$);
- заросли борщевика – ельник: прирост в зарослях борщевика также значительно выше, чем в еловом лесу (коэффициент ФЭ = 11.1 см, $P < 0.01$);
- березняк – луг: прирост в берёзовом лесу меньше, чем на лугах (коэффициент ФЭ = –8.7 см, $P = 0.003$);
- березняк– ельник: прирост в берёзовом лесу выше, чем в еловом лесу (коэффициент ФЭ = 6.4 см, $P = 0.048$).

Другие контрасты, такие как березняк– заросли борщевика (коэффициент ФЭ = –4.7 см, $P = 0.15$) и заросли борщевика – луг (коэффициент ФЭ = –4 см, $P = 0.24$), не показали статистически значимых различий после корректировки методом Тьюки.

Таким образом, апостериорный анализ показал, что наибольший прирост ели наблюдается на лугах, где он статистически значительно выше по сравнению с рядом других местообитаний. Прирост в зарослях борщевика также выше, чем в еловом лесу, однако различия между зарослями борщевика и берёзовым лесом статистически незначимы.

Ельник характеризуется наименьшими значениями прироста и значимо отличается от большинства других местообитаний. При этом березняк занимает промежуточное положение, отличаясь как от лугов, так и от елового леса.

Влияние начальной высоты саженца на прирост ели

Анализ показал, что начальная высота оказывает значимое положительное влияние на прирост ели (коэффициент ФЭ=0.32, $P < 0.01$). Зависимость годового прироста ели европейской (*P. abies*) от начальной высоты саженцев представлена на рисунке 7. Уве-

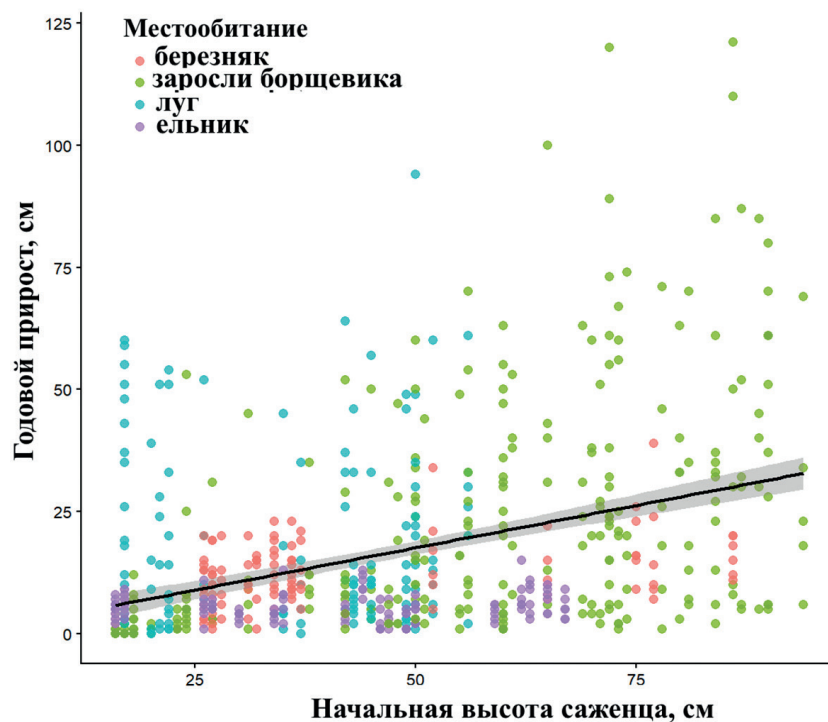


Рис. 7. Зависимость годового прироста ели европейской (*P. abies*) от начальной высоты саженцев: черная линия показывает предсказанный прирост согласно линейной смешанной модели; серый коридор – 95% доверительный интервал; цветом обозначены различные местообитания.

личение начальной высоты саженца на 1 см сопровождалось увеличением ожидаемого годовичного прироста на 0.32 см (Таблица 1). Полученные результаты свидетельствуют о том, что более крупные по начальной высоте деревья имеют преимущество в росте.

Оценка минимальной и оптимальной начальной высоты саженцев

На основе дополнительной (аппроксимирующей) модели были получены прогнозные зависимости конечной высоты ели через 5–6 лет от начальной высоты саженцев в условиях произрастания в зарослях *H. sosnowskyi* (рис. 8).

Модель показывает, что с увеличением начальной высоты саженца наблюдается линейное увеличение прогнозируемой итоговой высоты. При этом выделяется критический порог, соответствующий средней высоте листьев борщевика (140 см), превышение которого определяет выход ели из зоны затенения. Согласно модельным оценкам, минимальная начальная высота саженцев ели, при которой прогнозируемая траектория роста достигает данного порога в течение 5–6 лет, составляет около 46 см. В то же время для более надёж-

ного превышения уровня травяного покрова и снижения риска угнетения ели целесообразно ориентироваться на более высокие значения начальной высоты – порядка 51 см.

Таким образом, полученные результаты позволяют определить пороговые значения начальной высоты саженцев, обеспечивающие их успешное развитие в условиях конкуренции с высокотравной растительностью.

Обсуждение

Полученные результаты следует интерпретировать с учётом особенностей дизайна проведённого эксперимента. Удаление генеративных побегов ограничивало семенное возобновление борщевика и, вероятно, оказывало существенное влияние на последующую динамику зарослей *H. sosnowskyi*. С учётом того, что популяции данного вида в инвазионной части ареала поддерживаются преимущественно за счёт семенного воспроизводства, подобное вмешательство могло способствовать ускоренному изреживанию ценопопуляции, по сравнению с естественным ходом её развития.

Таким образом, представленные результаты отражают не столько естественную ди-

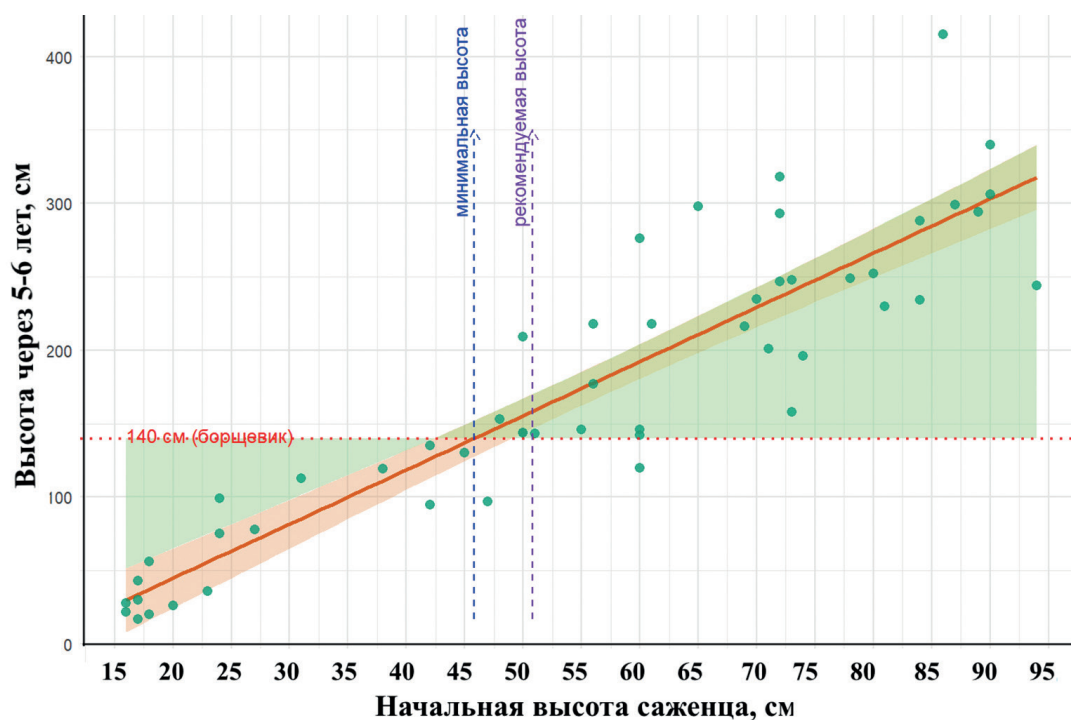


Рис. 8. Связь между начальной и конечной высотой саженцев ели после 5–6 лет роста в зарослях борщевика: красная линия соответствует средней высоте листьев борщевика – 140 см; зелёная зона (справа) – диапазон высот, обеспечивающий рост выше листового полога борщевика; синие стрелки – минимальная начальная высота саженца, необходимая для достижения верхней границы листьев борщевика; фиолетовые стрелки – рекомендуемая начальная высота для надёжного роста; оранжевая зона (справа) – линейный прогноз модели с 95%-м доверительным интервалом.

намику сплошных зарослей *H. sosnowskyi*, сколько сценариев их управляемого преобразования при ограничении семенного возобновления. Показано, что при сочетании указанных условий возможно постепенное изреживание популяции инвазионного вида и её замещение древесной растительностью, что указывает на потенциальную эффективность данного подхода в условиях, пригодных для возобновления ели.

Вместе с тем проведение эксперимента только на одном участке без повторения в других условиях ограничивает возможность прямой экстраполяции полученных результатов на иные территории и типы местообитаний. В дальнейшем необходима проверка выявленных закономерностей на нескольких участках с различными экологическими условиями. Несмотря на указанные ограничения, подобные полевые исследования в инвазионной части ареала *H. sosnowskyi* ранее практически не проводились, что придаёт полученным результатам важное методическое и прикладное значение.

Тем не менее, полученные данные позволяют выявить устойчивые эмпирические зависимости между начальными характеристиками саженцев и их последующим ростом в условиях конкуренции с высокотравной растительностью. В частности, показана значимая положительная связь между начальной высотой саженцев и их последующим приростом, что может свидетельствовать о более высокой вероятности преодоления затенения и выхода в верхний ярус растительного покрова.

Это подтверждается также наблюдаемой гибелью части саженцев в первые годы после посадки. Наибольшая смертность отмечена среди особей с низкой начальной высотой: из 42 саженцев, высаженных осенью 2018 г., к 2020 г. погибло 7 экземпляров (16.6%), а из 22 растений, высаженных в 2020 г., – 5 экземпляров (22.7%). Гибель растений была связана как с механическими повреждениями (заваливание травянистой растительностью), так и, вероятно, с конкурентным угнетением. Эти наблюдения согласуются с результатами

моделирования и указывают на то, что саженцы меньших размеров имеют более низкую вероятность успешного роста и выхода из зоны затенения.

С теоретической точки зрения выявленные закономерности могут быть интерпретированы в рамках концепции размерно-асимметричной конкуренции [Weiner, 1990; Schwinning, Weiner, 1998], согласно которой более крупные особи получают непропорционально больший доступ к световым ресурсам, что усиливает их конкурентное преимущество. В данном случае более высокие на старте саженцы *P. abies* быстрее достигают верхнего уровня травяного покрова и, по-видимому, выходят из зоны максимального затенения.

Полученные результаты также указывают на возможность использования лесовосстановления как экологически ориентированного подхода к ограничению распространения борщевика. В отличие от механических и химических методов, формирование древесного полога может рассматриваться как один из возможных механизмов долгосрочного воздействия за счёт изменения светового режима и микроклиматических условий, которые могут снижать инвазионный успех видов, наиболее успешных в открытых и нарушенных местообитаниях. При этом в рамках настоящего исследования данный эффект оценивается косвенно через динамику роста древесных растений и не включает прямых измерений изменения численности или продуктивности *H. sosnowskyi*.

Роль света, затенения и сомкнутости полога

Одним из ключевых факторов, определяющих конкурентные взаимодействия в растительных сообществах, является доступность света и степень сомкнутости растительного полога. Полученные результаты в целом согласуются с ранее описанными закономерностями, согласно которым доступность света является одним из основных факторов, определяющих рост и выживание древесных растений на ранних стадиях развития [Valladares, Niinemets, 2008]. В условиях плотного травяного покрова конкуренция за свет может существенно ограничивать рост саженцев и

увеличивать их смертность, тогда как снижение конкуренции способствует улучшению их развития.

Для *P. abies* показано, что данный вид обладает высокой теневыносливостью и способен сохраняться при низком уровне освещённости, однако недостаток света остаётся ограничивающим фактором роста [de Chantal et al., 2003; Heiskanen, 2004]. В случае *H. sosnowskyi* более корректно говорить не о «светолюбивости», а о высокой успешности вида в открытых и нарушенных местообитаниях при одновременной способности молодых растений выдерживать пониженную освещённость. Вместе с тем длительное затенение может ограничивать развитие растений, особенно на ранних стадиях онтогенеза. С точки зрения экологии инвазий уменьшение доступности света вследствие формирования сомкнутого растительного покрова рассматривается как один из возможных механизмов биотической резистентности сообществ [Levine et al., 2004; Byun et al., 2018].

Следует отметить, что в настоящем исследовании не проводились прямые измерения светового режима (например, фотосинтетически активной радиации или структуры полога), и поэтому интерпретация роли освещённости основана на косвенных показателях роста растений. Тем не менее наблюдаемая зависимость роста саженцев от их начальной высоты согласуется с предположением о важной роли световой конкуренции, хотя не позволяет напрямую количественно оценить вклад освещённости по сравнению с другими факторами среды.

Связь механизма затенения с полученными результатами

Полученные в настоящем исследовании результаты в целом согласуются с гипотезой о роли световой конкуренции. Показано, что начальная высота саженцев *P. abies* оказывает значимое влияние на последующий рост и способность растений достигать высоты, сопоставимой с травяным ярусом. Это косвенно указывает на то, что на ранних стадиях развития саженцы могут испытывать интенсивную конкуренцию за свет с *H. sosnowskyi*. Растения с недостаточной начальной высотой

остаются в затенённом слое, что ограничивает их рост и снижает вероятность успешного выхода в верхний ярус. Напротив, более высокие на старте саженцы быстрее достигают верхнего уровня растительного покрова и выходят из зоны затенения. После этого их рост может становиться менее ограниченным световыми условиями, что способствует формированию собственного древесного полога и усилению затенения травяного покрова. Таким образом, выявленная зависимость отражает фундаментальный экологический механизм конкуренции за свет, который, вероятно, вносит существенный вклад во взаимодействие между древесными и травянистыми видами в изученной системе.

Прикладные аспекты и ограничения метода

Полученные результаты имеют большое значение для разработки методов контроля *H. sosnowskyi* с использованием лесовосстановления. В частности, показано, что начальная высота саженцев *P. abies* является одним из важных факторов, влияющих на их последующий рост и потенциальную способность преодолевать затенение со стороны травяного покрова. Это позволяет предположить, что использование более крупных саженцев может повысить эффективность данного подхода, поскольку такие растения быстрее достигают высоты, превышающей уровень борщевика, и выходят из зоны угнетения. В дальнейшем это может способствовать формированию сомкнутого древесного полога, создающего неблагоприятные условия для роста и размножения борщевика.

В более широком контексте восстановление растительного покрова и усиление биотической резистентности рассматриваются как один из подходов к долгосрочному сдерживанию инвазионных видов после их удаления или ослабления [Vuun et al., 2018; Weidlich et al., 2020]. Для близкого вида *H. mantegazzianum* показано, что восстановление растительного покрова после проведения мер контроля может ограничивать повторное развитие популяции за счёт снижения прорастания, роста и выживаемости молодых растений [Brisson et al., 2020].

В то же время применение крупных саженцев связано с повышенными затратами и трудоёмкостью, что может ограничивать масштабируемость данного подхода.

Альтернативная стратегия, основанная на посадке более мелких растений, является менее затратной, однако может требовать дополнительных мероприятий на ранних этапах для снижения конкуренции со стороны травянистой растительности и повышения вероятности выживания саженцев.

Дополнительным ограничением исследования является отсутствие учёта пространственной гетерогенности участка (микрорельеф, почвенные условия), которая могла оказывать влияние на рост растений. Кроме того, при отсутствии независимых экспериментальных участков отдельные деревья не могут рассматриваться как полностью независимые единицы наблюдения. В связи с этим полученные статистические оценки следует интерпретировать с осторожностью, поскольку ограниченная независимость наблюдений может приводить к завышению значимости различий между факторами. В данном исследовании результаты отражают, прежде всего, закономерности роста внутри участка в заданных условиях, и их обобщение на более широкий пространственный уровень требует дополнительной проверки на независимых участках.

Таким образом, выбор стратегии лесовосстановления в целях контроля инвазионных видов должен учитывать компромисс между экономическими затратами, характеристиками посадочного материала и вероятностью успешного формирования древесного полога, а также требует дальнейших исследований с использованием более строго контролируемых экспериментальных дизайнов.

Заключение

Проведённое исследование показало, что *P. abies* способна сохранять устойчивый рост в условиях конкуренции с *H. sosnowskyi*, однако его успешность существенно зависит от исходных морфометрических характеристик посадочного материала и условий местообитания, прежде всего связанных с уровнем освещённости.

Установлено, что при начальной высоте саженцев ниже порогового значения (46 см – минимальная высота, 51 см – рекомендуемая высота) снижается вероятность преодоления затенения и выхода растений в более высокий ярус растительного покрова. В то же время более крупные саженцы демонстрируют повышенную устойчивость к конкурентному давлению, что, вероятно, связано как с преимуществом в доступе к свету, так и с сопутствующими факторами, включая более высокую устойчивость к механическим повреждениям.

Анализ данных с использованием смешанных моделей показал, что рост ели существенно связан с условиями среды, а различия между типами местообитаний оказывают значимое влияние на годичный прирост, что отражается на размерах деревьев к концу периода наблюдений. Это подтверждает необходимость учёта экологического контекста при интерпретации результатов.

Принципиально важным результатом работы является то, что в условиях ограничения семенного возобновления *H. sosnowskyi* возможно постепенное снижение плотности его ценопопуляции и формирование древесного яруса с участием *P. abies*. Это позволяет рассматривать посадку ели в сочетании с контролем генеративных побегов борщевика как потенциально эффективный, экологически ориентированный подход к ограничению распространения данного инвазионного вида.

Вместе с тем следует учитывать, что полученные результаты отражают сценарий управляемого преобразования растительного сообщества и не могут быть напрямую экстраполированы на естественные заросли *H. sosnowskyi* без вмешательства. В связи с этим дальнейшие исследования должны быть направлены на проверку выявленных закономерностей в различных экологических условиях, а также на оценку долгосрочной динамики сообществ, включая выживаемость растений, плотность посадок и сукцессионные процессы.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования (№ FFER-2024-0022)» и ИИЕТ РАН «История изучения и эксплуатации природных ресурсов в России и СССР» (в рамках проекта № 1022041500043-8-6.3.2).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Исследование не включало экспериментов с участием человека или животных; специальное одобрение этического комитета не требовалось.

Приложение

Таблица III. Приросты ели, высаженной в сомкнутой заросли борщевика Сосновского осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) при посадке в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	16	0	16	0	16	0	16	5	21	4	25	3	28
2.	16	0	16	0	16	1	17	1	18	2	20	2	22
3.	17	0	17	0	17	0	17	0	17	0	17	0	17
4.	17	0	17	0	17	1	18	5	23	4	27	3	30
5.	17	2	18	2	20	3	23	5	28	5	33	9	42
6.	18	0	18	0	18	0	18	0	18	1	19	1	20
7.	18	3	21	3	24	5	29	7	36	8	44	12	56
8.	20	0	20	1	21	2	23	1	24	1	25	1	26
9.	23	1	24	1	25	3	28	1	29	2	31	5	36
10.	24	3	27	2	29	8	37	5	42	4	46	53	99
11.	24	1	25	5	30	8	38	5	43	7	50	25	75
12.	27	3	30	3	33	2	35	5	40	7	47	31	78
13.	31	1	32	10	42	9	51	6	57	11	68	45	113
14.	38	5	43	12	55	8	63	9	72	12	84	35	119
15.	42	4	46	7	53	8	61	10	71	12	83	52	135
16.	45	3	48	5	53	9	62	5	68	13	81	50	131

17.	48	2	50	2	52	28	80	7	87	19	106	47	153
18.	50	3	53	7	60	6	66	27	93	36	129	15	144
19.	50	3	53	10	63	28	91	24	115	34	149	60	209
20.	51	2	53	7	60	5	65	15	80	19	99	44	143
21.	55	1	56	5	61	16	77	4	81	16	97	49	146
22.	56	5	61	11	72	8	80	20	100	23	123	54	177
23.	60	1	61	30	91	31	122	36	158	63	221	55	276
24.	65	6	71	13	84	31	115	40	155	43	198	100	298
25.	69	7	76	4	80	24	104	18	122	31	153	63	216
26.	70	4	74	6	80	38	118	37	155	60	215	20	235
27.	71	2	73	4	77	27	104	26	130	20	150	51	201
28.	72	5	77	6	83	22	105	32	137	61	198	120	318
29.	72	10	82	15	97	30	127	38	165	73	238	55	293
30.	78	1	79	9	88	26	114	18	132	46	178	71	249
31.	81	6	87	7	94	13	107	18	125	35	160	70	230
32.	84	2	86	13	99	32	131	35	166	37	203	85	288
33.	86	8	94	10	104	30	134	50	184	110	294	121	415
34.	87	5	92	6	98	30	128	32	160	52	212	87	299
35.	90	5	95	6	101	37	138	61	199	80	279	61	340

Таблица П2. Приросты елей, высаженных в сомкнутые заросли борщевика Сосновского весной 2020 г.

№ п/п	Высота (см) при посадке в 2019 г.	2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	42	1	43	4	47	8	55	11	66	29	95
2.	47	2	49	2	51	6	57	9	66	31	97
3.	60	1	61	2	63	4	67	25	92	50	142
4.	60	1	61	3	64	4	68	20	88	32	120
5.	50	3	53	15	68	10	78	16	94	50	144
6.	60	1	61	10	71	6	77	22	99	47	146
7.	73	2	75	1	76	2	78	20	98	60	158
8.	74	3	77	16	93	9	102	20	122	74	196
9.	56	10	66	33	99	22	121	27	148	70	218
10.	73	6	79	21	100	25	125	56	181	67	248
11.	61	8	69	40	109	18	127	38	165	53	218
12.	72	15	87	24	111	24	135	23	158	89	247
13.	84	6	90	27	117	23	140	33	173	61	234
14.	94	6	100	18	118	23	141	34	175	69	244
15.	80	3	83	40	123	33	156	33	189	63	252
16.	90	6	96	28	124	51	175	61	236	70	306
17.	89	5	94	40	134	30	164	45	209	85	294

Таблица ПЗ. Приросты елей, высаженных в березняке (получень) осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.				Не удалось определить									
2.				Не удалось определить									
3.				Не удалось определить									
4.	26	3	29	5	34	9	43	8	51	13	64	15	79
5.	26	2	28	3	31	14	45	6	51	13	64	20	84
6.	27	2	29	5	34	12	46	8	54	10	64	19	83
7.	27	1	28	4	32	13	44	12	56	10	66	19	85
8.	28	3	32	8	40	11	51	6	57	13	70	20	90
9.	31	3	34	10	44	10	54	9	63	14	77	20	97
10.	32	1	33	14	47	15	62	7	69	15	84	16	100
11.	34	4	38	8	46	16	62	10	72	12	84	19	103
12.	34	5	39	9	48	14	62	17	79	20	99	23	122
13.	36	7	43	9	52	12	64	11	75	15	90	15	105
14.	36	8	44	10	54	18	72	14	86	9	95	23	118
15.	37	5	42	10	52	13	65	9	74	19	93	21	114
16.	52	5	57	12	66	17	83	21	104	10	110	34	144
17.	65	10	70	7	77	11	88	8	96	15	111	22	133
18.	75	9	84	15	99	16	115	16	131	23	154	26	180
19.	77	9	86	7	93	10	103	14	117	24	141	39	180
20.	86	11	97	12	109	15	124	20	144	18	162	20	182

Таблица П4. Приросты елей, высаженных на опушке ельника (тень) осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	16	4	20	6	26	6	31	5	36	2	38	8	40
2.	16	3	19	5	25	5	30	5	35	7	42	6	48
3.	17	3	20	5	25	6	31	7	38	8	46	6	52
4.	17	4	21	6	27	6	33	7	40	9	49	8	57
5.	26	1	27	5	32	7	39	6	45	11	55	4	59
6.	27	5	32	6	38	5	43	5	48	6	54	7	61
7.	30	2	32	3	35	4	39	5	44	4	48	4	52
8.	34	3	38	2	40	4	44	5	49	4	53	4	57
9.	35	2	37	8	45	5	50	7	57	13	70	8	78
10.	42	3	45	2	47	4	49	6	55	5	60	4	64
11.	44	9	53	9	62	7	69	11	80	12	92	13	105
12.	46	1	47	1	48	2	50	1	51	7	58	5	63
13.	47	7	54	3	57	4	61	1	62	2	64	2	66
14.	49	4	53	5	58	1	59	1	60	4	64	1	65
15.	50	6	56	5	61	2	63	2	65	5	70	8	78
16.	59	3	62	5	67	2	69	4	73	6	79	6	85
17.	62	6	68	7	85	5	90	6	96	9	105	15	120
18.	63	3	66	9	75	4	79	6	87	10	97	11	108
19.	65	4	69	8	77	4	81	7	88	9	97	10	107
20.	67	3	70	5	75	5	80	3	83	7	90	9	99

Таблица П5. Приросты елей, высаженных на лугу (условия полного освещения) осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) при посадке в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	17	3	21	4	25	5	30	10	40	19	59	43	102
2.	20	0	20	0	21	1	22	9	31	15	46	39	85
3.	22	2	24	1	25	8	33	4	37	14	51	51	102
4.	22	1	23	5	28	7	35	20	55	33	88	54	142
5.	35	1	36	4	40	4	44	5	49	18	67	45	112
6.	37	0	37	2	39	5	44	10	54	15	69	35	104
7.	21	1	22	2	24	28	52	24	76	14	90	51	141
8.	26	6	32	7	39	13	52	10	62	20	82	52	134
9.	49	2	51	3	54	3	57	5	62	11	73	46	119
10.	43	5	48	4	52	8	60	7	67	10	77	46	123
11.	49	1	50	6	56	9	65	14	79	22	101	49	150
12.	50	2	52	6	58	9	67	14	81	22	103	49	152
13.	43	2	45	14	59	10	69	6	75	11	86	33	119
14.	45	3	48	14	62	10	72	6	78	11	89	33	121
15.	52	4	56	6	62	10	72	13	85	15	100	60	160
16.	45	10	55	10	65	10	75	4	79	11	90	57	147
17.	17	3	20	12	32	48	80	35	115	37	152	59	211
18.	42	5	47	11	58	33	91	26	117	37	154	64	218
19.	17	2	19	18	37	55	92	51	143	26	169	60	229
20.	50	1	51	20	71	30	101	35	136	24	160	94	254
21.	56	2	58	20	78	30	108	33	141	26	167	61	228



Рис. П1. Панорама посадок ели в восточной и центральной частях луга в сплошных зарослях борщевика Сосновского. 28.04.2024 г.



Рис. П2. Посадки ели в западной части луга среди сплошных зарослей борщевика Сосновского, которые к 02.07.2023 г. стали изреживаться. Высота ближайшего цветочного побега борщевика составляет 127 см, высота ели — 165 см.

Литература

- Агроклиматические ресурсы Шаховского района Московской области. М.: Гидрометеиздат, 1976. 33 с.
- Арепьева Л.А. Сообщества с *Heracleum sosnowskyi* Manden. в Курской области // Растительность России. 2022. № 43. С. 5–22. DOI: 10.31111/vegus/2022.43.5.
- Гельтман Д.В., Бузунова И.О., Конечная Г.Ю. Состав и эколого-фитоценологические особенности сообществ с участием инвазионного вида *Heracleum sosnowskyi* (Ariaceae) на Северо-Западе европейской России // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45. вып. 3. С. 68–75.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Влияние глифосатсодержащего гербицида на рост, развитие и функциональные показатели борщевика Сосновского // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 4. С. 36–42.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 44–61.
- Егоров А.Б., Павлюченкова Л.Н. Проблемы борьбы с борщевиком Сосновского и пути их решения на землях разного назначения // Защита и карантин растений. 2021. № 3. С. 12–15.
- Егоров А.Б., Павлюченкова Л.Н., Хайруллина В.И. Гербициды для борьбы с борщевиком Сосновского в культурах ели европейской // Защита и карантин растений. 2012. № 11. С. 26–28.
- Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Петросян В.Г. Распространение семян борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в зимний период // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 3. С. 22–31.
- Куклина А.Г., Озерова Н.А., Швецов А.Н., Шайкина М.В., Ёлкина Е.С. Тенденции расселения инвазионных видов растений на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» (Московская область) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16. № 4. С. 74–85.
- Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2014. № 3. С. 12–18.
- Методические рекомендации по борьбе с неконтролируемым распространением борщевика Сосновского. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2008. 28 с.
- План организации лесного хозяйства Шаховского лесхоза Московского областного управления лесного хозяйства // . Архивный отдел м.о. Шаховская. Ф. 94. Оп. 1. Д. 9. 132 л., М., 1951.
- 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.
- Смольский Н.В., Чурилов А.К., Чекалинская И.И., Кудрявцева В.М. Новые перспективные для Белоруссии кормово-силосные растения. Минск: Наука и техника, 1970. 160 с.
- Федеральный закон от 31.07.2025 № 294-ФЗ «О внесении изменений в Земельный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты Российской Федерации».
- Шаповалов Д.А., Озерова Н.А., Кривошеина М.Г., Егоров А.Л., Широкова В.А., Хуторова А.О., Озерова

- А.А. Способ защиты земель от распространения борщевика Сосновского. Патент РФ № 2750754 С2, 02.07.2021.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // *IEEE Trans. Automat. Control*. 1974. Vol. 19. no. 6. P. 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // *J. Stat. Softw.* 2015. Vol. 67. no. 1. P. 1–48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01.
- Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J., Geange S.W., Poulsen J.R., Stevens M.H.H., White J.S.S. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution // *Trends Ecol. Evol.* 2009. Vol. 24. no. 3. P. 127–135. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Brisson J., Teasdale V., Boivin P., Lavoie C. Plant cover restoration to inhibit seedling emergence, growth or survival of an exotic invasive plant species // *Ecoscience*. 2020. Vol. 27. no. 3. P. 185–194. DOI: 10.1080/11956860.2020.1753313.
- Byun C., de Blois S., Brisson J. Management of invasive plants through ecological resistance // *Biol. Invasions*. 2018. Vol. 20. no. 1. P. 13–27. DOI: 10.1007/s10530-017-1529-7.
- de Chantal M., Leinonen K., Kuuluvainen T., Cescatti A. Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest // *For. Ecol. Manage.* 2003. Vol. 176. no. 1–3. P. 321–336. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00273-6.
- D'Antonio C., Meyerson L.A. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis // *Restoration Ecology*. 2002. Vol. 10. no. 4. P. 703–713. DOI: 10.1046/j.1526-100X.2002.01051.x.
- Gelman A., Hill J. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 625 p.
- Grime J.P. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester: Wiley, 2001. 417 p.
- Heiskanen J. Effects of pre- and post-planting shading on growth of container Norway spruce seedlings // *New Forests*. 2004. Vol. 27. no. 2. P. 101–114. DOI: 10.1023/A:1025089425761.
- Kuznetsova A., Brockhoff P.B., Christensen R.H.B. lmerTest package: tests in linear mixed effects models // *J. Stat. Softw.* 2017. Vol. 82. no. 13. P. 1–26. DOI: 10.18637/jss.v082.i13.
- Lenth R.V. emmeans: Estimated marginal means (R package version 1.8.9). 2023.
- Levine J.M., Adler P.B., Yelenik S.G. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7. no. 10. P. 975–989. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x.
- Ozerova N.A. Vectors of *Heracleum sosnowskyi* Manden. invasion on the territory of Moscow region: history and modernity // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2021. Vol. 867. P. 012074. DOI: 10.1088/1755-1315/867/1/012074
- Satterthwaite F.E. An approximate distribution of estimates of variance components // *Biometrics Bull.* 1946. Vol. 2. no. 6. P. 110–114. DOI: 10.2307/3002019.
- Schwarz G. Estimating the dimension of a model // *Ann. Stat.* 1978. Vol. 6. no. 2. P. 461–464. DOI: 10.1214/aos/1176344136.
- Schwinning S., Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 447–455. DOI: 10.1007/s004420050397.
- Tilman D. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982. 296 p.
- Valladares F., Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008. Vol. 39. P. 237–257. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506.
- Weiner J. Asymmetric competition in plant populations // *Trends Ecol. Evol.* 1990. Vol. 5. no. 11. P. 360–364. DOI: 10.1016/0169-5347(90)90095-U.
- Weidlich E.W.A., Flórido F.G., Sorrini T.B., Brancalion P.H.S. Controlling invasive plant species in ecological restoration: a global review // *J. Appl. Ecol.* 2020. Vol. 57. no. 9. P. 1806–1817. DOI: 10.1111/1365-2664.13656.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A., Smith G.M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer, 2009. 574 p.

GROWTH DYNAMICS OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) H. KARST., PINACEAE) IN STANDS OF SOSNOWSKY'S HOGWEED (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN., APIACEAE) IN THE MOSCOW REGION

© 2026 Ozerova N.A.^{1*}, Osipov F. A.², Petrosyan V. G.², Dergunova N.N.²
Krivosheina M.G.²

¹ S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology RAS, Moscow, 109012, Russia

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, 119071, Russia

e-mail: *ozerovalnad@yandex.ru

This study evaluated the potential use of Norway spruce (*Picea abies*) to limit the spread of the invasive species Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) in an old fallow meadow. The study was conducted from 2018 to 2024 on a 0.58 ha experimental site in the Moscow Region. Spruce saplings aged 5–10 years were planted both within hogweed stands and in control habitats differing in light conditions (birch stand, spruce stand, and open meadow). Throughout the study, plant survival was regularly assessed, and tree height and annual height increment were measured. The effects of initial sapling height and habitat conditions on spruce growth were analyzed using a generalized linear mixed-effects model (GLMM) with repeated measurements taken into account. Spruce growth was shown to depend significantly on both the initial size of planting material and light conditions. Under shading beneath the hogweed canopy, growth suppression and increased variation in annual increment were observed; however, some individuals retained the capacity for sustained development. These results support the potential use of woody vegetation as a biological control factor against invasive plant species through modification of the light regime and formation of a closed canopy.

Keywords: invasive species, biological control, plant competition, *Picea abies*, forest regeneration, shading, plant growth, GLMM, Moscow Region.

ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД – *SETARIA FABERI* R.A.W. HERRM. (POACEAE) В ДОНБАССЕ

©2026 Остапко В.М.*, Муленкова Е.Г.***, Гнатюк Н.Ю.***

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Донецкий ботанический сад»,
Донецк, 283023, Россия
e-mail: *ostapko.dbs@mail.ru, **elena-mulienkova@mail.ru, ***gnatiuk.n.j@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.01.2026. После доработки 29.04.2026. Принята к публикации 13.05.2026

Приведены данные о непреднамеренной интродукции и распространении в Донбассе чужеродного вида восточноазиатского происхождения – *Setaria faberi* R.A.W. Herrm., который оценивается как потенциально инвазионный.

Ключевые слова: *Setaria faberi* R.A.W. Herrm., чужеродный вид, потенциально инвазионный, сорно-рудеральный, эпёкофит, ксенофит, Донбасс.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-137-142

Введение

Чужеродные виды растений во вторичном ареале, в новой для них среде по-разному проявляют свои адаптивные способности во времени и пространстве. Некоторые из них периодически проникают в местные флоры, повышая их синантропизацию, «закрепляют» лишь на некоторое время, а затем исчезают, другие же становятся их постоянными компонентами. Одним из таких видов во флоре Донбасса (в границах Донецкой и Луганской Народных Республик) является *Setaria faberi* R.A.W. Herrm., впервые отмеченный как непреднамеренно интродуцированный вид в 1993 г. [Тохтарь, 1993]. Учитывая активное расселение этого вида по земному шару, актуальной является оценка его инвазионной опасности на территории Донбасса.

Цель данной работы – изучить современное распространение и оценить инвазионную опасность *Setaria faberi* Herrm. в Донбассе.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили гербарные образцы *Setaria faberi*, хранящиеся в фондах Гербария Донецкого ботанического сада (DNZ) и Гербария им. А.К. Скворцова Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук (МНА), и материалы полевых обследований.

Ботаническое обследование проводилось общепринятым маршрутным методом со сбором гербария и фотофиксацией объектов исследований.

Морфометрическое изучение растений проводилось в фазе плодоношения по методике В.Н. Голубева [Голубев, 1962].

Результаты и обсуждение

Род *Setaria* P. Beauv. относится к трибе Paniceae подсемейства Panicoideae семейства Poaceae, от 115 до 160 видов которого распространено в субтропических, тропических и умеренных областях. Для Старого Света приводится 66 видов, а для Европы – 14 [Maslo, Šarić, 2018]. На территории Донбасса встречаются 5 видов, все являются чужеродными, антропофитами, сорно-рудеральными; некоторые из них массовые, встречаются на полях и плантациях различных культур, у дорог, в населённых пунктах [Остапко и др., 2010].

Setaria faberi R.A.W. Herrm. 1910, Beitr. Pflanz. 10: 51; Keng, 1959, Fl. III Pl. Prim. Sin., Gram.: 710; Цвел. 1968, Новости сист. высш. раст.: 19; Маевский, 2006: 119; Власова, 2012, Консп. фл. Аз. России: 575. – *S. macrocarpa* Lucznik, 1937, Тр. Дальневост. фил. АН СССР, Сер. бот. Т. 2: 879. – Щетинник Фабера описан по единственному образцу из провинции Сычуань (Китай) [Herrmann, 1910; Nurse et al., 2009; Layton, Kellogg, 2014]. Это однолетнее растение. Стебель на узлах изогнутый, редко

ветвистый, кустистый, голый. Листья длиной 7–35 см, шириной до 2 см, сверху длинново-лосистые, край листового влагалища с воло-систой каймой. Язычок представляет собой кольцо из жёстких белых волосков длиной 1–3 мм. Соцветие – цилиндрическая, толстая, колосовидная, щетинистая метёлка длиной от 2,5 до 12,5 (по [Ворошилов, 1982] – до 25 см), часто поникающая у основания, иногда прерывистая; ось её покрыта беловатыми во-лосками и шипиками. Веточки метёлки с не-сколькими развитыми колосками; их щетинки зеленоватые или с фиолетовым оттенком. Ко-лоски эллипсоидные, острые, длиной 2,5–3,2 мм, шириной 1,2–1,5 мм, сидячие, с 3–6 ще-тинками под каждым колоском; щетинки длиной до 1 см. Цветковые чешуи неясно по-перёк морщинистые, на 1/3–1/4 длиннее коло-сковых. Плоды – зерновки длиной 1,8–2 мм, эллипсоидной формы, опадают вместе с цвет-ковыми и колосковыми чешуйками [Вороши-лов, 1982; Никитин, 1983; Пробатова, 1985; Сорняки..., 2013; Maslo, Šarić, 2018].

По сообщениям некоторых исследова-телей, высота растений *S. faberi* может до-стигать 200 (250) см [Nurse et al., 2009]. Ос-новной период прорастания на территории Донбасса: конец мая – начало-середина июня. Первый настоящий лист сложенный. Семя-дольный лист нежный, немного крепче, чем у *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. Период цве-тения: июль – сентябрь. Размножение семе-нами – 400–800 шт. с одного растения. Жиз-неспособность семян в почве пока не изучена [Сорняки..., 2013]. Способы расселения ди-аспор щетинника Фабера весьма разнообраз-ны: барохор, анемохор, зоохор, мирмекохор, антропохор, эргазиохор, спейрохор (сорные растения, зачатки которых засоряют почву и семена) [Новосад и др., 2013]. Это способ-ствует активному расселению вида по экото-пам различных типов.

Морфологически *S. faberi*, по мнению В.Н. Ворошилова, напоминает западный вид *Setaria verticillata* (L.) P. Beauv., отличаясь от него вверх направленными зазубринами на щетинках. В сводке «Злаки России» отмеча-ется сходство с *S. puspocoma* (Steud.) Henrard ex Nakai, в отличие от которого верхние коло-сковые чешуи *S. faberi* на 0,4–0,8 мм короче

всего колоска, цветковые чешуи плодущего цветка с заметными поперечными морщинка-ми, а листья сверху рассеянно-опушённые, а не голые [Цвелёв, Пробатова, 2019]. Другие авторы считают этот вид наиболее похожим на *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., у которого, в отличие от *S. faberi*, листовые пластинки го-лые с обеих сторон, более мелкие колоски (длиной 2–2,5 мм), верхняя чешуя той же длины, что и колосок, а метёлка прямостоя-чая, редко слегка поникающая [Maslo, Šarić, 2018]. Согласно исследованиям D.J. Layton и E.A. Kellogg, тетраплоидный *S. faberi* про-изошёл при скрещивании диплоидного *S. viridis* с неизвестным близким видом [Layton, Kellogg, 2014]. Есть мнение, что это может быть гибрид *S. viridis* × *S. pumila* (Poir.) Roem. & Schult. [Цвелёв, Пробатова, 2019]. В объ-ёме *Setaria faberi* был также описан эндемич-ный вид *Setaria macrocarpa* [Лучник, 1937], который в настоящее время не признаётся са-мостоятельным видом.

Природный ареал *S. faberi* находится в Восточной Азии. Как чужеродное сорное растение известен во многих других вне-тропических странах. Указан для Передней и Центральной Азии [Маевский, 2006]. В Северную Америку был завезён в начале XX века из Восточной Азии [Layton, Kellogg, 2014]; встречается преимущественно на вос-токе материка и расширяется на запад [Nurse et al., 2009]. В Европу попал уже из вторично-го ареала – из Северной Америки – и в насто-ящее время известен во многих европейских странах: Австрии, Азербайджане, Бельгии, Чехии, Дании, Финляндии, Франции, Грузии, Германии, Великобритании, Венгрии, Ита-лии, Нидерландах, Норвегии, Польше, Румы-нии, Словакии, Словении, Испании, Швеции, Швейцарии и на Украине [Maslo, Šarić, 2018]. Например, во Фландрии *S. faberi* впервые вы-явлен в 1977 г.; встречается главным образом в портовых районах – рядом с зернохрани-лищами, разгрузочными причалами, а также по железнодорожным путям и вдоль шоссе; активно натурализуется как сорняк на куку-рузных полях во многих частях Фландрии [Vanderhoeven et al., 2006].

В монографическом исследовании «Злаки СССР» Н.Н. Цвелёв приводит этот вид для

флоры Кавказа – в Талышском районе, Западном и Восточном Закавказье, а также для Дальнего Востока – в Уссурийском районе и на Сахалине – как чужеродный [Цвелёв, 1976]. В.Н. Ворошилов указывает щетинник Фабера для Приморья, южного и восточного Амура, Сахалина, Курил [Ворошилов, 1982]. В Сибири этот вид впервые был выявлен в 1995 г. в Алтайском крае, изредка был отмечен во многих её регионах. Он включён в состав флоры Кемеровской области, где известен с 2009 г., является очень редким, с 1–2 местонахождениями в Кузнецкой котловине [Флора..., 2023]. Предположительно распространён в Сибири гораздо шире, чем известно, однако просматривается коллекторами вследствие морфологического сходства с *Setaria viridis*. Здесь *S. faberi* выявлен в посевах и посадках различных сельскохозяйственных культур, в рудеральных экотопах, редко – на залежах, засорённых лугах и по берегам водоёмов [Эбель и др., 2023]. Он также был указан как редкий чужеродный в Республике Алтай [Зыкова и др., 2019], однако к настоящему времени в этом субъекте Федерации уже выявлены многочисленные местонахождения этого вида [Эбель и др., 2023]. В европейской части РФ данный вид встречается спорадически. *Setaria faberi* как редкое адвентивное растение отмечен в Средней России: г. Москва и Московская область, г. Иваново, г. Саранск (Республика Мордовия) [Маевский, 2006]. Для центра Русской равнины – Верхневолжья – приведён впервые в 2008 г. [Борисова, 2008]. Включён в состав флоры Ульяновской области [Раков и др., 2014]. Редким щетинник является и на Кавказе; для Кабардино-Балкарской Республики и Республики Северная Осетия – Алания впервые был приведён в 2025 г. (находки 2024 г.). Сообщается о его находках в Западном Закавказье, а также в приморской части Краснодарского края и в г. Краснодар [Эбель, Эбель, 2025]. Его хориономическая активность оценивается как прогрессирующая [Новосад и др., 2013].

На Украине *S. faberi*, в частности, отмечен в Кодымо-Еланецком Побужье, которое находится, как и Донбасс, в степной зоне, в составе северной степной подзоны; экологическая приуроченность вида в этом

регионе: Granitopetrophyton (на осыпях), Psammophyton, Steppophyton (гранитно-петрофитные степи), Antropogenophyton (эродированные земли, перемещённые грунты, агрофитосистемы, рудеральные местонахождения, технологические отвалы); распространён спорадически, эугемероб (растёт в антропофильных флорокомплексах с уничтоженным природным растительным покровом и чрезмерным антропогенным влиянием), урбанонейтрал (выявлен не только в границах населённых пунктов, но и в природных флорокомплексах), антропофил, кенофит (проник на Украину в период с XV по XX век), эпёкофит [Новосад и др., 2013]. *S. faberi* включён также в состав флоры Беларуси как чужеродный вид [Бокей, 2025]. Вид предпочитает низинные и долинные участки [Сорняки..., 2013]. *Setaria faberi* гораздо более чувствителен к засухе с точки зрения жизнеспособности и морфологического отставания в росте, чем *S. viridis* или *S. pumila* [Layton, Kellogg, 2014]. Кроме указанных выше мест произрастания, *S. faberi* был выявлен по обочинам дорог, на насыпях железных дорог, на пустырях, возле складов; это сорняк разнообразных культур, но вызывает наибольшие потери кукурузы и сои [Nurse et al., 2009].

В базе данных Plants of the World Online (POWO) [*Setaria* ..., 2026] для территории Донбасса *S. faberi* не указан, хотя он был здесь отмечен впервые в 1993 г. [Тохтарь, 1993]. Позднее (под названием *S. macrocarpa* Lucznik) о его произрастании в Донбассе сообщалось без указаний на конкретные местонахождения и гербарный материал [Тохтарь, 1994; Бурда и др., 1995]. Относительно региональной флоры Донбасса вид был оценен как эунеофит (появившийся на территории в XX веке), ксенофит, эфемерофит [Бурда, 1997].

Очевидно, основанием для этого послужили находки данного вида, гербарные образцы которого хранятся в МНА и DNZ: Украина, Юго-Восток, г. Донецк, по полотну железной дороги около мелькомбината (неподалёку от бот. сада), колония, собр. и опр. В.Д. Бочкин, В.К. Тохтарь 19.09.92 (МНА 0004847) [Серёгин, 2026]; Донецкая обл., участок железной дороги, железнодорожная станция Донецк – остановочный пункт Кварцитный, зарос-

ли вдоль рельсов, собр. и опр. В.К. Тохтарь 21.09.1993 (DNZ); Донецкая обл., участок железной дороги железнодорожная станция Донецк – остановочный пункт Кварцитный, одиночные, цветущие растения по всему полотну, собр. и опр. В.К. Тохтарь 22.09.1993 (DNZ); Донецкая обл., железнодорожная станция Донецк, заросли вдоль рельсов, собр. и опр. В.К. Тохтарь 10.09.1994 (DNZ); Донецкая обл., участок железной дороги между станциями Донецк – Ясиноватая, собр. и опр. В.К. Тохтарь 13.10.1994 (DNZ).

Несмотря на постоянно проводимые флористические исследования на всей территории Донбасса, *Setaria faberi* долгое время не попадал в поле зрения ботаников. Но в 2025 г. было сделано несколько находок этого вида в пределах Донецко-Макеевской городской агломерации, свидетельствующих об активизации распространения этого вида в регионе: ДНР, Донецк, Ворошиловский р-н, там же, ул. 50-летия СССР, возле дома 151, небольшая группа особей, 48°00'37,41" с.ш., 37°48'46,03" в.д., 173 м н.у.м., собр. и опр. В.М. Остапко 08.08.2025 (DNZ); там же, до-

рога вдоль левого берега р. Кальмиус, на газоне, часто, собр. и опр. Е.Г. Муленкова, Н.Ю. Гнатюк 22.08.2025 (DNZ); там же, автобусная остановка «Крытый рынок», за остановкой, собр. и опр. Н.Ю. Гнатюк 04.09.2025 (DNZ); там же, на пересечении ул. 50летия СССР и бул. Шевченко возле остановки «Крытый рынок», группа особей на газоне, 48°00'33,46" с.ш., 37°48'40,39" в.д., 176 м н.у.м., собр. и опр. В.М. Остапко 21.09.2025 (DNZ); там же, район Крытого рынка, на газоне вдоль дороги рядом со зданием Верховного суда ДНР, собр. и опр. Н.Ю. Гнатюк 06.10.2025 (DNZ); там же, Пролетарский р-н, автобусная остановка «ЦОФ», вдоль дороги, в сторону многоэтажных домов, собр. и опр. Н.Ю. Гнатюк 04.09.2025 (DNZ); там же, Будённовский р-н, автобусная остановка «Завод металлоконструкций», за остановкой и вдоль дороги возле балки по направлению к МРЭО, собр. и опр. Н.Ю. Гнатюк 10.09.2025 (DNZ); ДНР, Макеевка, Горняцкий р-н, окраина п. Макеевка-Западная, ул. Магистральная, вдоль трассы, на газоне, много, собр. и опр. Е.Г. Муленкова 13.08.2025 (DNZ); там же, ул.

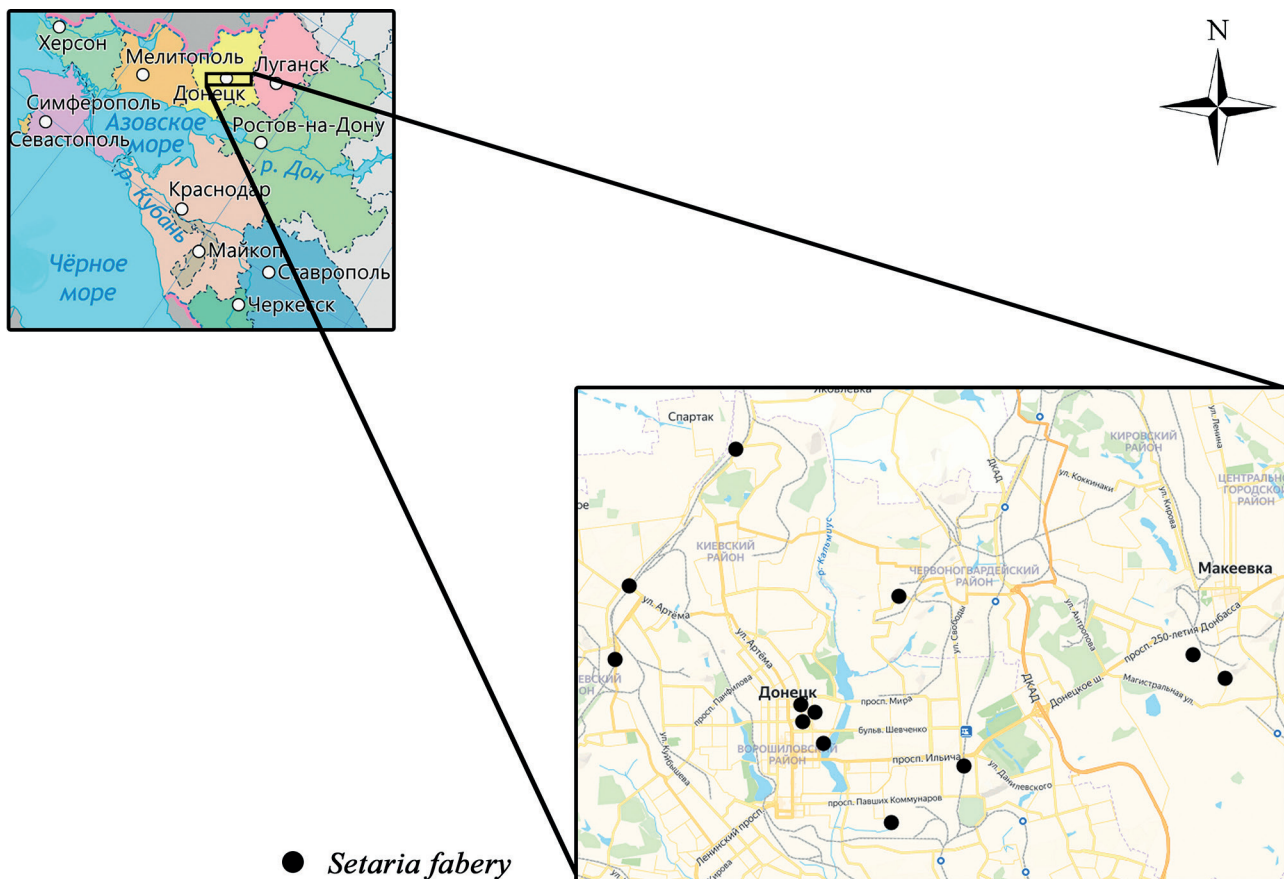


Рис. Картограмма местонахождений *Setaria faberi* R.A.W. Herrm. в Донбассе.

Автотранспортная, возле магазина «Молоко», на газоне, собр. и опр. Е.Г. Муленкова 29.08.2025 (DNZ); там же, Червоногвардейский р-н, пос. Гвардейка, ул. Свободы, возле мусорника и вдоль проезжей части, собр. и опр. Е.Г. Муленкова, Н.Ю. Гнатюк 04.09.2025 (DNZ) (см. рис.).

Проведённые измерения 32 гербаризированных особей по 6 основным морфометрическим параметрам показали следующие результаты: высота стебля 17,0–96,0 см; длина листовой пластинки 5,5–29,7 см; ширина листовой пластинки 0,4–1,4 см; длина колосовидной метелки 2,6–14,0 см; ширина колосовидной метелки 0,6–1,5 см; колоски длиной 2,0–3,0 мм, шириной 1,0–1,8 мм; щетинки длиной 1,2–7,0 мм. Измерения позволили установить, что растения, выявленные на территории Донбасса, характеризуются меньшими размерами большинства исследованных параметров по сравнению с данными других исследователей.

Обсуждение результатов

Многолетние исследования распространения чужеродных видов на территории Донбасса в отношении *Setaria faberi* R.A.W. Herrm. показали, что после единичной находки в 1992 г. длительное время этот вид считался исчезнувшим. Однако спустя более трёх десятилетий он вновь появился в городской агломерации Донецк – Макеевка, но уже в виде многочисленных хорошо развитых растений. Основной вектор их распространения – автодороги, ремонт которых сопровождался созданием газонов на привозном грунте, т.е. как следствие спейрохории: вероятно, семена *S. faberi* содержались в грунте или же среди семян газонных трав. Прочие находки этого вида могут быть связаны со случайной интродукцией семян иными способами. По-видимому, вторичный ареал *Setaria faberi* R.A.W. Herrm. на Юге России формируется в двух встречных направлениях: из Западной Европы – на восток и из Восточной Азии – на запад, охватывая новые территории.

Выводы (заключение)

Первичное проникновение *Setaria faberi* R.A.W. Herrm. в Донбасс связано с железно-

дорожными перевозками. Повторные появления *Setaria faberi* R.A.W. Herrm., судя по местам его находок, обусловлены непреднамеренной интродукцией его диаспор путём зоохории, антропохории и спейрохории. Все выявленные растения были хорошо развиты, достигли фазы полного созревания многочисленных плодов, что может быть предвестником дальнейшего активного распространения этого вида в регионе с высоко развитым растениеводством. *Setaria faberi* в Донбассе следует оценивать как потенциально инвазионный вид. Особую опасность как сорный элемент флоры щетинник Фабера будет представлять в посевах кукурузы и посадках поливных овощных культур.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках государственного задания ФГБНУ «Донецкий ботанический сад» по теме «Биоразнообразие естественных и антропогенно трансформированных экосистем Донбасса» (Регистрационный номер 126020616723-6).

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

- Бокей С. Флора Беларуси. Флористический список [Электронный ресурс]. <http://www.plantarium.ru> (дата обращения: 18.12.2025).
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Верхневолжского региона: современное состояние, динамические тенденции, направленность процессов формирования: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2008. 40 с.
- Бурда Р.І. Анотований список флори промислових міст на Південному сході України. Донецьк: Б.в., 1997. 49 с.
- Бурда Р.И., Остапко В.М., Тохтарь В.К. Дополнение к «Конспекту флоры юго-востока Украины» // Интродукция и акклиматизация растений. 1995. Вып. 24. С. 31–36.
- Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 49.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // В сб.: Труды

- Центрально-Чернозёмного государственного заповедника им. проф. В.В. Алёхина. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Ч. 1, вып. 7. 512 с.
- Зыкова Е.Ю., Эбель А.Л., Эбель Т.В., Шереметова С.А. Новые находки адвентивных видов растений в Республике Алтай // *Turczaninowia*. 2019. Т. 22, № 1. С. 111–121.
- Лучник З.И. К систематике дальневосточных щетинников (*Setaria* Р. В.) // В сб.: Труды Дальневосточного филиала АН СССР. Сер. Ботаническая. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 11. С. 879–885.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. С. 119.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. С. 88–89.
- Новосад В.В., Крицька Л.І., Щербакова О.Ф. Фіто- та флорорізноманіття Кодимо-Єланецького Побужжя. Анотований конспект спонтанної флори. Судинні рослини. Київ: Фітон, 2013. С. 184.
- Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. Сосудистые растения юго-востока Украины. Донецк: Ноулидж, 2010. 247 с.
- Пробатова Н.С. Семейство Poaceae (Gramineae) // В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. / под ред С.С. Харкевича. Л.: Наука, 1985. С. 89–382.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области // В кн.: Флора Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2014. С. 248.
- Серёгин А.П. Цифровой гербарий МГУ [Электронный ресурс]. М.: МГУ, 2026. <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 15.01.2026).
- Сорняки: злаковые и широколиственные / авт.-сост. Р.И. Бурда, Д.А. Стратиевский. Киев: BayerCropScience, 2013. С. 34.
- Тохтар В.К. До питання про антропохорну міграцію рослин залізними // Український ботанічний журнал. 1994. Т. 51, № 6. С. 145–147.
- Тохтар В.К. Флора железных дорог юго-востока Украины: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1993. 18 с.
- Флора Кемеровской области / под ред. С.А. Шереметова. Новосибирск: СО РАН, 2023. С. 450.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР / под ред. А.А. Фёдорова. Л.: Наука, 1976. С. 678.
- Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2019. С. 520.
- Эбель А.Л., Эбель Т.В. Новые находки чужеродных злаков (Poaceae, *Panicaceae*) на Северном Кавказе // *Turczaninowia*. 2025. Т. 28, № 2. С. 91–95.
- Эбель А.Л., Эбель Т.В., Михайлова С.И. Новые сведения о распространении синантропных злаков (Poaceae) в Азиатской России // В сб.: Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова при Томском государственном университете. Томск: Изд-во ТГУ, 2023. № 128. С. 3–15.
- Herrmann W. Ueber das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei *Setaria* // Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1910. Vol. 10, no. 1. P. 1–69.
- Layton D.J., Kellogg E.A. Morphological, phylogenetic, and ecological diversity of the new model species *Setaria viridis* (Poaceae: *Panicaceae*) and its close relatives // *American Journal of Botany*. 2014. Vol. 101, no. 3. P. 539–557.
- Maslo S., Šarić Š. Giant Foxtail (*Setaria faberi*, Poaceae): a new alien species in the flora of Bosnia and Herzegovina // *Phytologia balcanica*. 2018. Vol. 24, no. 1. P. 51–54.
- Nurse R.E., Darbyshire S.J., Bertin C., DiTomaso A. The Biology of Canadian Weeds. 141. *Setaria faberi* Herrm. // *Canadian Journal of Plant Science*. 2009. Vol. 89, no 2. P. 379–404. DOI: 10.4141/CJPS08042.
- Setaria faberi* R.A.W. Herrm. [Электронный ресурс]. <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:421548-1> (дата обращения 16.01.2026).
- Vanderhoeven S., Pieret N., Tiebre M-S., Dassonville N., Meerts P., Rossi E., Nijls I., Pairen M., Jacquemart A-L., Vanhecke L., Hoste I., Verloove F., Mahy G. Invasive plants in Belgium: patterns, processes and monitoring (inplanbel). Juillet, 2006. 104 p.

THE ALIEN SPECIES – *SETARIA FABERI* R.A.W. HERRM. (POACEAE) IN DONBASS

© 2026 Ostapko V.M.*, Mulenkova Ye.G.***, Gnatiuk N.Yu.***

Federal State Budgetary Scientific Institution Donetsk Botanical Garden,
Donetsk, 283023, Russia

e-mail: *ostapko.dbs@mail.ru, **elena-mulienkova@mail.ru, ***gnatiuk.n.j@yandex.ru

The paper presents information on the unintentional introduction and spread of the alien species of East Asian origin, namely *Setaria faberi* R.A.W. Herrm. in Donbass, which is assessed as potentially invasive.

Key words: *Setaria faberi* R.A.W. Herrm., alien species, potentially invasive, weed-ruderal, epiphyte, xenophyte, Donbass.

КОММУНИКАЦИЯ ВНУТРИ ИНВАЗИОННОГО ТАНДЕМА: УССУРИЙСКИЙ ПОЛИГРАФ *POLYGRAPHUS PROXIMUS* (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) – ФИТОПАТОГЕННЫЙ ГРИБ *GROSMANNIA AOSHIMAE* (ASCOMYCOTA: HYPOCREOMYCETIDAE)

© 2026 Пашенова Н.В.^{а,1}, Демидко Д.А.^{а,2}, Перцовая А.А.^{б,3}, Ефременко А.А.^{а,4},
Анискина А.А.^{а,5}, Баранчиков Ю.Н.^{а,6}

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН — обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, 660036, Россия

^бООО «Инсайт-Проект», Красноярск, 660036, Россия

e-mail: ¹pasnat@ksc.krasn.ru, ²sawer_betle@mail.ru, ³pertsovaya@mail.ru, ⁴efremenko2@mail.ru,
⁵aniskina_a@ksc.krasn.ru, ⁶baranchikov_yuri@yahoo.com

Поступила в редакцию 06.03.2026. После доработки 28.04.2026. Принято к публикации 01.05.2026

В лабораторных и полевых экспериментах исследовали участие гриба *Grosmannia aoshimae* – специфического ассоцианта уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) – в химической коммуникации жуков в популяциях переносчика. Получены свидетельства привлекательности летучих веществ, производимых мицелием *G. aoshimae*, для взрослых жуков переносчика как на стадии выбора деревьев для заселения, так и на стадии определения места втачивания при непосредственном контакте с растительными тканями. Кроме того, обнаружено, что при колонизации деревьев аттрактивность также проявили терпены пихты сибирской (*Abies sibirica*) и летучие вещества, произведённые ассоциированными грибами чёрного пихтового усача (*Monochamus urussovi*) из рода *Leptographium*, но воздействие этих веществ на жуков *P. proximus* было менее эффективным. Высказаны предположения о возможном подразделении химических сигнальных веществ, производимых *G. aoshimae*, на две группы: 1) химически модифицированные грибом монотерпены хозяина; 2) летучие продукты, продуцируемые *de novo* зрелым мицелием, достигшим фазы вторичного биосинтеза. Летучие вещества первого типа могут играть преобладающую роль на стадии первичного выбора и заселения новых деревьев во время массового лёта жуков *P. proximus*. Сигнальные вещества второго типа важны для потомства переносчика, особенно для молодых жуков, чтобы привлечь их для дополнительного питания на участки флоры, колонизированной мицелием, где повышено содержание азота и снижена концентрация защитных веществ хозяина. Отмечена важность исследования химических коммуникаций между короедами, симбионтными грибами и растением–хозяином, поскольку это необходимо для разработки способов мониторинга и контроля популяций вредителей–ксилофагов.

Ключевые слова: короеды, хвойные, офиостомовые грибы, химические сигнальные взаимодействия.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-143-157

Введение

Офиостомовые грибы – представители родов *Grosmannia* Goid., *Endoconidiophora* Munch. и *Ophiostoma* Syd. & P.Syd. – с высоким постоянством присутствуют в ходах короедов, повреждающих хвойные и лиственные породы. Для физиологически опасных короедов на хвойных известны примеры специфической связи с определёнными видами грибов, и это доказывает, что офиостомовые грибы являются важным компонентом микробных сообществ, обитающих в ходах

короедов, и выполняют определённую функцию в данной экологической нише [Frago et al., 2012; Zaman et al., 2023].

В течение некоторого периода офиостомовые грибы считались ключевым фактором, помогающим физиологически опасным видам короедов преодолевать защиту заселяемого растения-хозяина. Эта гипотеза, основанная на обнаружении у ряда офиостомовых грибов фитопатогенных свойств и адаптации к развитию в тканях живого хозяина, эволюционировала от полного признания [Paine et

al., 1997] до скепсиса [Six, Wingfield, 2011] и констатации необходимости новых экспериментальных проверок [Селиховкин и др., 2025]. Тем не менее общепризнана важность офиостомовых грибов для развития потомства короедов (улучшение питательного субстрата за счёт детоксикации защитных веществ хозяина и обогащения растительных тканей азотсодержащими соединениями) [Bleiker, Six, 2007; Wadke et al., 2016; Zhao et al., 2018; Tanin et al., 2021 и др.]. Исследования функционального значения офиостомовых грибов привели к рассмотрению других возможных биоценологических взаимодействий, в том числе участие грибов в химической коммуникации короедов-переносчиков за счёт способности продуцировать сигнальные биологически активные вещества. Показано, что фитопатогенные офиостомовые грибы способны использовать защитные вещества хозяина – фенолы, летучие соединения терпенового ряда – в качестве источников углерода, а в случае с терпенами, преобразовывая их в продукты, которые могут действовать на короедов как аттрактанты и репелленты. Кроме того, было выяснено, что сами грибы могут синтезировать летучие соединения, вызывающие определённые реакции короедов [Zhao et al., 2018; Kandasamy et al., 2021, 2023; Zaman et al., 2023; Koski et al., 2024].

Исследования «коммуникативной функции» офиостомовых грибов пока охватывают ограниченное количество ассоциаций агрессивных короедов и связанных с ними грибов-первопоселенцев, что недостаточно для формулирования общих закономерностей участия грибов в химической «сигнальной системе» переносчиков. Работы в этой области продолжаются. Особо следует отметить, что определённый интерес в этом отношении представляют инвазийные короедо-грибные ассоциации, не имевшие длительной коэволюции с новым кормовым растением.

Примером такой ассоциации является уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandford) и переносимый им фитопатогенный гриб-первопоселенец *Grosmania aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka. Данная агрессивная ассоциация, обнаруженная в Сибири в первую декаду

XXI века, быстро распространяется по территории Российской Федерации в западном направлении, повреждая пихту сибирскую (*Abies sibirica* Ledeb.) – нового и крайне восприимчивого хозяина [Пашенова и др., 2017; Ponomarev et al., 2024]. О лесохозяйственной важности этого инвазийного тандема говорит в частности впечатляющий рост публикаций между 2000 и 2024 гг. о разных сторонах этой проблемы: 395 авторов опубликовали более 450 работ [Кривец и др., 2025; Баранчиков, Кривец, 2025].

Оказавшись в новом местообитании многочисленный поначалу «десант» жука-пришельца заселяет ослабленные (как правило, угнетённые, с малым диаметром ствола) деревья пихты сибирской [Кривец и др., 2015]. Для наращивания численности популяции требуется обычно значительное время, порой до нескольких десятков лет [Баранчиков и др., 2014]. При эруптивной плотности популяции жуки начинают атаковать и здоровые деревья пихт. Первые атаки, как правило, пихты отражают, заливая жуков-первопоселенцев смолой. При этом, однако, жуки успевают внести во флоэму атакованного дерева споры фитопатогенного гриба. Расширяющийся во флоэме грибной некроз деревьев пихт также поначалу изолируют тканями перидермы [Астраханцева и др., 2014]. Однако возможно, что наличие грибного мицелия повышает привлекательность дерева для последующих атак короедов. Эксперименты с культурами гриба *G. aoshimae* показали связь между фитопатогенной активностью (т.е. толерантностью к защитным веществам хозяина и высокой скоростью распространения гриба во внутренней коре), с одной стороны, и интенсивностью тёмной окраски грибного мицелия, с другой [Пашенова и др., 2016]. Различия в пигментации отражают различия физиологии культур грибов и, как следствие, могут быть связаны со спектром продуктов грибного биосинтеза, в том числе продуктов, важных для коммуникации переносчика.

Офиостомовые грибы, ассоциированные со стволовыми вредителями, продолжают удерживать интерес исследователей, поскольку понимание характера их взаимодействия с переносчиком и хозяином может быть

важно для мониторинга и контроля вспышек численности стволовых вредителей [Davis et al., 2013, 2019; Kandasamy et al., 2016, 2019; Koski et al., 2024]. Цель нашей работы заключалась в проверке участия офиостомового гриба *G. aoshimae* в химическом сигнальном взаимодействии жуков его специфического переносчика – уссурийского полиграфа.

Материалы и методика

Объектами исследования служили жуки полиграфа из двух очагов его массового размножения в пихтовых древостоях Козульского и Емельяновского районов Красноярского края. Для работы использовали чистые культуры грибов *G. aoshimae*, *Leptographium* sp. и *L. sibiricum* K. Jacobs & M.J. Wingf., которые были изолированы согласно стандартным процедурам из поврежденных уссурийским полиграфом тканей пихты сибирской [Методы..., 1982]. Гриб *G. aoshimae* был представлен тёмноокрашенными культурами, быстро распространявшимися во флоэме пихты сибирской (A3, A4, A7), и светлоокрашенными, слабоагрессивными культурами (A2, A19). Условия хранения и подготовка культур для инокулирования деревьев и их фрагментов (чурбаков) описаны в работе [Пашенова и др. 2017]. В ходе исследования было выполнено 4 эксперимента в полевых и лабораторных условиях.

Полевой эксперимент с улавливанием жуков на ловчие пояса. Предварительные испытания были проведены во время массового лета уссурийского полиграфа в мае-июне 2011 г. В пихтаче разнотравном (Козульский район, 56°12' с.ш., 91°12' в.д.), граничившем с очагом вредителя, выбрали 12 деревьев с диаметром стволов 20–22 см, без признаков нападения короеда. В опытных вариантах деревья инокулировали чистыми культурами грибов *G. aoshimae* (A4) и *Leptographium* sp. (G02). Для этого в стволах на высоте около 1.5 м стерильным пробочным сверлом пробивали 8 лунок (диаметр – 6 мм). Лунки располагали в 2 ряда на расстоянии 4 см друг от друга, в шахматном порядке. В лунки поместили агаровые блоки с мицелием грибов. Контроль был представлен двумя вариантами: ствол без лунок (К) и ствол с лунками без инокулиро-

вания (МП, механическое поранение). Лунки закрывали пробками коры, образовавшимися при их пробивке, и на стволе над лунками на высоте 1–2 см установили ловчие пояса шириной 30 см из полиэтиленовой плёнки с нанесённым на неё энтомологическим клеем (аэрозоль производства Tanglefoot Co., USA). В контроле без механических повреждений коры (К) пояса установили на высоте 1.5 м. Каждый из четырёх вариантов был представлен тремя повторностями (деревьями). Инокулирование и установка ловчих поясов было проведено 20 мая 2011 г. Учёт жуков на ловчих поясах проводили еженедельно с 25 мая по 16 июня в течение четырёх недель.

Полевой эксперимент с улавливанием жуков в ловушки. Расширенный эксперимент был выполнен в 2019 г. в пихтаче разнотравном, поражённом уссурийским полиграфом (Емельяновский район, 56°11' с.ш., 92°12' в.д.). В этих экспериментах использовали 2 культуры гриба *G. aoshimae* (A3 и A19) и культуру гриба *L. sibiricum* (G13). Культуры *G. aoshimae* были изолированы в одно и то же время, но различались по агрессивности и интенсивности пигментации мицелия при росте на плотной питательной среде: A3 – тёмные, почти чёрные колонии, при инокулировании в ствол формировали некрозы флоэмы с длиной 40–60 мм; A19 – светло-серые колонии с тёмными пятнами и полосами, вызывали некрозы с длиной 20–40 мм. Культура *L. sibiricum* (G13) была отобрана потому, что по скорости распространения во флоэме пихты сибирской приближалась к агрессивной культуре *G. aoshimae* (A3).

Колонии грибов на агаровой среде использовали для инокулирования чурбаков размерами (8–11)×(10–15) см, напиленных из здоровых деревьев пихты сибирской. Для инокулирования на нижнем (по росту ствола) конце чурбака стерильным скальпелем прорезали и приподнимали все слои коры до древесины, формируя кольцевую канавку шириной 7–10 мм. Канавка располагалась на расстоянии 1 см от нижнего конца чурбака. Инокулом в виде полосок агаровой среды с мицелием соответствующего гриба закладывали в канавку по всей её длине, прикрывали вырезанной полоской коры и

сверху фиксировали скотчем. Контроль был представлен чурбаками с ненарушенной корой, без инокулирования грибами. Инокулирование выполняли 21 марта, после чего для распространения мицелия во флоэме чурбаки инкубировали при комнатной температуре в пластиковом боксе, поддерживая влажность около 80%, в течение 30 суток.

Затем чурбаки покрывали тонкой металлической сеткой (чтобы предотвратить их заселение жуками и соответственно вторичное заражение грибами) и вставляли в стандартные пластиковые крыловые ловушки для короедов (конструкция ВНИИХСЗР, г. Москва). В контрольные ловушки (К) помещали чурбаки без инокулирования. Кроме того, в эксперименте был представлен «пустой» контроль (Кч) – ловушки, не содержащие чурбаки. Повторности в вариантах были неравны: 6, 9, 9, 9 и 7 ловушек, соответственно для К, Кч, G13, A3 и A19. Ловушки вывесили 21 мая в пихтаче разнотравном, поражённом уссурийским полиграфом, и сняли 10 июня после прохождения пика лёта жуков полиграфа. За время экспонирования расположение ловушек дважды меняли местами случайным образом, чтобы исключить влияния на улов характеристик местообитания [Баранчиков и др., 2023]. Подсчитывали суммарное число попавших в ловушку жуков.

Лабораторный эксперимент по изучению привлекательности заражённой грибами флоэмы пихты сибирской для жуков уссурийского полиграфа. Для выполнения

работ были подготовлены чурбаки длиной 17–22 см и диаметром 5–7 см, напиленные из срубленного ранней весной (до начала вегетации) ствола молодой пихты сибирской. Торцы чурбаков покрыли слоем парафина для замедления усыхания тканей.

Инокулирование чурбаков выполняли чистыми культурами грибов *G. aoshimae* (A2 светлоокрашенная и A7 тёмноокрашенная) и *L. sibiricum* (G13). Инокулирование культурами грибов проводили, как описано выше (см. Полевой эксперимент с улавливанием жуков в ловушки). Контролем служили окольцованные чурбаки без инокулирования грибами. Каждый вариант инокулирования был представлен десятью повторностями (чурбаками). После инокулирования чурбаки в вертикальном положении помещали в пластиковый бокс (рис. 1), где поддерживалась влажность около 80%, и инкубировали при комнатной температуре 18 суток.

По окончании инкубирования чурбаки были использованы для подсадки жуков уссурийского полиграфа, отродившихся в лабораторных условиях из бревён пихты сибирской, заселённой короедом в природе. Для этого в тёмные боксы помещали по 2–5 самцов полиграфа, горизонтально располагая вокруг них на равном расстоянии 4 чурбака (3 варианта инокуляции и контроль, рис. 2). Расстояние от центра квадрата до каждого чурбачка составляло 10–12 см. Расположение контрольных и опытных чурбаков в боксах произвольно изменялось при каждой подсадке. Чурбаки



Рис. 1. Инкубирование чурбаков после заражения культурами грибов.

выдерживали в боксах при комнатной температуре в течение 10–12 часов, после чего осматривали, фиксируя наличие втачившихся жуков и расстояние мест втачивания от инокуляционной канавки. После завершения эксперимента чурбаки зачищали от внешнего слоя коры и, используя стандартный метод реинфекции грибов из растительных тканей на агаровую среду [Методы..., 1982], определяли локализацию жизнеспособного мицелия грибов в разных частях чурбаков.

Лабораторный эксперимент по оценке влияния офиостомовых грибов на состав летучих компонентов луба пихты сибирской. Оценку влияния грибов-ассоциантов полиграфа на состав летучих компонентов смолы выполняли в лабораторных условиях. Поздней осенью были заготовлены чурбаки из ствола незаселённой уссурийским полиграфом пихты сибирской. Чурбаки, доставленные в лабораторию, имели диаметр 18–23 см и длину 50–60 см. Три чурбака были подвергнуты механическому поранению (контроль) и инокулированию культурами грибов *G. aoshimae* (A7, тёмноокрашенная) и *Leptographium* sp. G08. Инокулюм (мицелий на агаровых блоках) вносили в лунки, диаметром 6 мм, пробитые в коре до поверхности ксилемы [Пашенова и др., 2017]. На каждом чурбаке было выполнено по три «инокуляционных ряда», состоящих из контрольной (пустой) лунки и двух лунок с инокулюмом разных грибов, расстояние между соседними лунками 5–7 см. «Инокуляционные ряды» были расположены на чурбаках сверху вниз на расстоянии 15–18 см и сдвинуты по спирали так, чтобы избежать перекрытия рядов. Чурбаки выдерживали в вертикальном положении в течение 30 суток при комнатной температуре для распространения мицелия во флоэме и образования некротических зон вокруг инокуляционных лунок. После этого осторожно зачищали внешнюю кору и рядом с границей некроза высекали диски луба (диаметр – 15 мм). Диски помещали в обжимные вials Agilent объёмом 20 мл.

Определение компонентного состава образцов выполняли на хромато-масс-спектрометре Agilent 5975C-7890A фирмы Agilent (США) с использованием парофазного про-

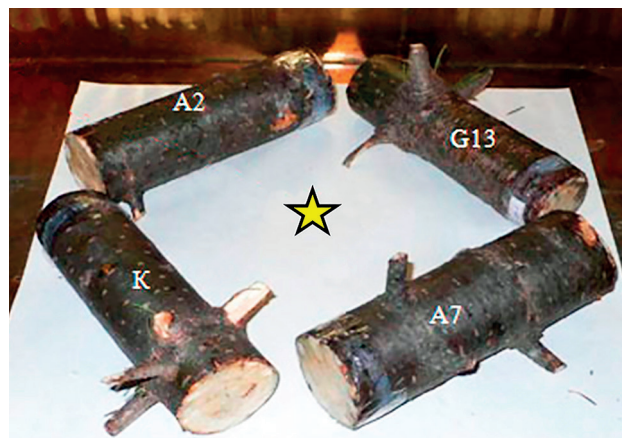


Рис. 2. Схема эксперимента по подселению жуков уссурийского полиграфа на пихтовые чурбаки, инокулированные офиостомовыми грибами: *Grosmannia aoshimae* (A2, A7), *Leptographium sibiricum* (G13), контроль без инокулирования (K); звездочкой отмечено место выпуска жуков.

боотборника HeadSpace Sampler G 1888. Применяли 30-метровую кварцевую колонку HP-5 (сополимер 5%-дифенил-95%-диметилсилоксан) с внутренним диаметром 0.25 мм. Газ-носитель – гелий с постоянным потоком 1.1 мл/мин. Температура колонки: начальный изотермический участок 50 °C (10 мин), подъём температуры со скоростью 4 °C /мин от 50 до 200 °C. Параметры парофазного пробоотборника: температура термостата – 100 °C, температура петли – 110 °C, температура HS-интерфейса – 115 °C, время выдержки образца в термостате пробоотборника – 7 мин. Температура испарителя – 280 °C, температура ионизационной камеры – 170 °C, энергия ионизации – 70 эВ. Идентификацию компонентов проводили методом сравнения полученных масс-спектров с соответствующими данными библиотеки масс-спектров NIST05a. L.

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакетов программ Excel 2007 и Statistica 8. Достоверность различия средних показателей оценивали по критерию Стьюдента и непараметрическому критерию Манна – Уитни, порог доверительной вероятности $P = 0.05$.

Результаты и их обсуждение

Данные учётов предварительного эксперимента с ловчими поясами приведены в табл. 1 и на рис. 3. Из-за малой повторности

Таблица 1. Результаты учёта жуков на ловчих поясах, расположенных на деревьях пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа

Вариант инокулирования деревьев пихты сибирской	Среднее количество жуков на одно дерево, $x \pm m^*$, (шт.)	Общее количество жуков по трем повторностям, шт.
Контроль: стволы без повреждений.	2.7±1.3	8
Стволы с механическим повреждением без инокуляции.	9.3±2.9	28
Механическое поранение с инокуляцией <i>G. aoshimae</i> .	13.3±7.7	40
Механическое поранение с инокуляцией <i>Leptographium</i> sp.	9.7±2.9**	29

*m – стандартная ошибка средней арифметической; **достоверные различия с контролем по критерию Манна – Уитни при $P \leq 0.05$.

($n = 3$) и большого варьирования различия средних показателей выглядели маловыразительными в отличие от общего количества жуков, уловленных в каждом варианте, табл. 1. Как можно видеть, наименьшее общее количество жуков было учтено за месяц на ловчих поясах, установленных на неповреждённых деревьях. На деревьях с механическим поранением, а также инокулированных грибом *Leptographium* sp. G02 количество жуков было примерно одинаково. Наибольшее число жуков (40 штук) было обнаружено на деревьях, инокулированных грибом *G. aoshimae* A4. Вследствие большого варьирования результатов между повторностями достоверность различий по непараметрическому критерию Манна – Уитни подтвердилась только для вариантов «контроль – инокуляция *Leptographium* sp. G02».

В ходе учёта было обнаружено, что на деревьях неповреждённых и с механическим поранением наибольшая часть отловленных жуков (60–80%) пришлось на 1-ю неделю учёта. В варианте с инокулированием деревьев культурой *Leptographium* sp. G02 около 50% от общего количества жуков также было учтено в 1-ю неделю (см. рис. 3). Иное наблюдали при инокулировании стволов культурой *G. aoshimae*: в 1-ю неделю на ловчих поясах трёх деревьев суммарно учли только 20% жуков, а наибольшее их количество (28 и 45%) пришлось на 2-ю и 3-ю неделю учёта (см. рис. 3).

То, что деревья с механическим поранением и свободным истечением смолы привлек-

ли 80% от суммарного количества отловленных в этом варианте жуков полиграфа всего лишь через 5 дней после начала эксперимента, указывает на вероятное наличие достаточно сильного аттрактанта (-ов) для этого короеда-инвайдера среди летучих терпеновых соединений раневой смолы пихты сибирской. (Особо следует пояснить результаты в варианте К, где поранения не было и свободное истечение смолы отсутствовало. Отмеченную здесь высокую долю уловленных в 1-ю неделю жуков (60%) следует объяснить случайностью, поскольку суммарное количество отловленных жуков в этом варианте было минимальным (8 шт.) и выглядит случайным само по себе).

В вариантах с инокулированием стволов культурами грибов логично предположить,

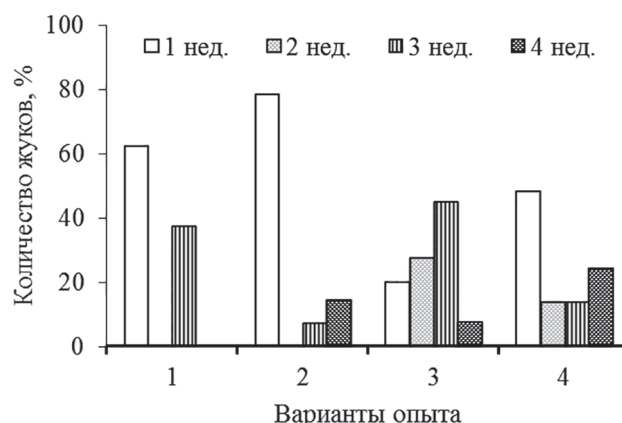


Рис. 3. Доля (%) жуков уссурийского полиграфа, обнаруженных на ловчих поясах в течение четырёх недель учёта: 1 – контроль, деревья без поранений; 2 – деревья с механическими поранениями; 3 и 4 – деревья, инокулированные культурами *G. aoshimae* и *Leptographium* sp. G02 соответственно.

что за 5 дней (время первого учёта) внесённый грибной мицелий не мог значительно распространиться в проводящих тканях ствола, хотя мог начать метаболизировать смолу, заполняющую лунки, пробитые в коре для инокулирования. Но даже в этом случае концентрация модифицированных грибами терпенов, вероятно, оставалась достаточно низкой, и в качестве основных сигнальных веществ для жуков на этом этапе продолжали оставаться терпены раневой смолы хозяина. Полученные данные позволяют предположить, что во 2-ю и 3-ю недели после инокулирования стволов культура *G. aoshimae* A4 достаточно распространилась в проводящих тканях ствола и начала продуцировать летучие соединения, привлекающие жуков полиграфа, и/или производить такие соединения, метаболизируя защитные вещества хозяина. Сравнительно меньшее суммарное количество жуков и характер недельного распределения их улова в варианте инокулирования стволов культурой *Leptographium* sp. G02 могут быть связаны с тем, что концентрация или тип аттрактивных соединений (синтезируемых *de novo* и/или произведённых грибом из защитных веществ хозяина), хотя и оказывали некоторое воздействие, но были недостаточно эффективными для массового привлечения жуков полиграфа.

Скорость химического преобразования компонентов смолы и спектр продуктов могли различаться у использованных грибов, с

чем, возможно, и связаны различия как в суммарном количестве отловленных жуков, так и в распределении отловленных жуков по неделям учёта. В этой связи следует отметить, что грибы рода *Leptographium* Lagerb. & Mell. не были известны ранее в качестве специфических микоассоциантов полиграфа, а используемая культура *Leptographium* sp. G02 могла случайно попасть в гнезда этого вредителя в результате его колонизации деревьев пихты совместно с другими ксилофагами, например чёрным пихтовым усачом (*Monochamus urussovi* Fisch.).

Несомненно, что неоднозначность описанных выше результатов связана с ограниченной повторностью и невозможностью в полевых условиях учесть все факторы, влияющие на течение эксперимента. Поэтому в 2019 г. эксперимент был повторен в изменённом виде: с использованием ловушек, куда в качестве приманки помещали чурбаки, в которых развивались грибные культуры в течение 30 суток. В данном варианте был значительно снижен эффект летучих терпеновых соединений из свежей раневой смолы, выделяющейся при распиловке и поранении чурбаков во время инокулирования. В эксперименте, кроме того, была увеличена повторность в каждом варианте. Результаты приведены в табл. 2.

В этом эксперименте также наблюдали значительное варьирование количества жуков между повторностями (ловушками) одного

Таблица 2. Средний суммарный улов жуков уссурийского полиграфа в ловушках, содержащих чурбаки пихты, инокулированные офиостомовыми грибами

Вариант инокулирования	Число ловушек	Среднее число жуков/ловушку ($\bar{x} \pm m$)*, шт.
<i>Grosmannia aoshimae</i> , (A3) (тёмная культура)	9	138.8 ± 121.2 a
<i>Grosmannia aoshimae</i> , (A19) (светлая культура)	7	43.4 ± 23.6 a
<i>Leptographium sibiricum</i> , (G13)	9	51.6 ± 20.2 a
Контроль, с чурбаком без инокулирования (Кч)	9	7.9 ± 3.8 б
Контроль, пустой (К)	6	5.1 ± 0.9 б

* Отсутствие достоверных различий средних ($P \geq 0.05$; критерий Стьюдента) при попарном сравнении показано одинаковыми буквами, в остальных случаях $P < 0.05$.

варианта. Поэтому достоверность различий подтвердилась только между контрольными (К и Кч) и опытными – содержащими культуры грибов – вариантами (А3, А19 и G13). Различия внутри двух этих групп были недостоверными. Однако, как и в первом эксперименте, ловушки с неповреждёнными чурбаками были наименее привлекательны для жуков полиграфа, и суммарное количество жуков не отличалось от «пустых» ловушек. Это подтверждает предположение, что здоровые деревья пихты сибирской без механических повреждений слабо привлекают имаго вредителя.

Несмотря на отсутствие достоверных различий между средними показателями в опытных вариантах с грибной инокуляцией, результаты позволяют констатировать на уровне тенденции, что чурбаки, колонизированные тёмноокрашенной культурой *G. aoshimae* А7, обладали наибольшей привлекательностью для жуков полиграфа: количество отловленных жуков в расчёте на ловушку было примерно в три раза больше, чем в вариантах со светлоокрашенной культурой того же вида и культурой *L. sibirica* G13 (см. табл. 2). Два последних варианта были близки по показателю среднего количества жуков на одну ловушку. Однако причины пониженного аттрактивного эффекта этих культур могут иметь различную природу.

Поскольку в данном эксперименте поставались исключить аттрактивность летучих компонентов смолы хозяина, то эту роль могли исполнять либо летучие продукты преобразования грибами защитных веществ хозяина, либо летучие соединения, синтезируемые грибами *de novo*. Есть основания полагать, что аттрактивность при первичном выборе уссурийским полиграфом стволов для заселения в большей мере связана именно с трансформацией грибными культурами защитных веществ хозяина.

Агрессивность тёмноокрашенных культур *G. aoshimae* выражается в повышенной скорости её распространения в тканях ствола [Пашенова и др., 2016]. А это предполагает как более высокую толерантность фитопатогена к защитным веществам хозяина, так и способность химической модификации по-

следних для снижения токсического эффекта [Zhao et al., 2018; Kandasamy et al., 2023]. Нельзя исключать, что интенсивно пигментированные культуры *G. aoshimae* способны химически преобразовывать защитные вещества терпенового ряда с образованием продуктов аттрактивного действия, а у светлоокрашенных культур эта способность может быть снижена или утрачена. Косвенно это подтверждает положительная корреляция между размерами некрозов флоэмы и эффективностью разложения терпеновых метаболитов, которая была показана в ранних работах [Hammerbacher et al., 2013].

В варианте G13, где в ловушки помещали чурбаки, инокулированные культурой *L. sibiricum*, средний показатель отловленных жуков был близок к варианту А19 со светлоокрашенной культурой *G. aoshimae*, но заметно ниже варианта А3 (тёмноокрашенная культура). В отличие от эксперимента с ловушками в 2011 г., где предполагалось, что использованный гриб *Leptographium* sp. G02 не является ассоциантом уссурийского полиграфа, вид *L. sibirica* известен как специфический ассоциант чёрного пихтового усача, который, вероятно, попал в ходы уссурийского полиграфа случайно при совместном поселении вредителей на одних и тех же деревьях. Хотя представители родов *Grosmannia* и *Leptographium* связаны онтогенетически – многие виды рода *Leptographium* являются анаморфами видов из рода *Grosmannia* [Jacobs, Wingfield, 2013], – это не исключает физиологических различий культур, относящихся к разным видам, в том числе различий спектра летучих веществ, синтезируемых или появляющихся при преобразовании грибами защитных веществ хозяина.

В табл. 3 приведены данные, демонстрирующие изменения состава летучих терпеновых соединений пихты сибирской при колонизации чурбаков культурами *G. aoshimae* А4 и *Leptographium* sp. G08. Можно видеть, что при механическом поранении состав различных групп терпенов в участках прилегающей флоэмы продолжает оставаться достаточно разнообразным даже спустя 30 суток выдержки чурбаков при комнатной температуре. Но в образцах флоэмы, колонизированной гри-

бами, относительное содержание идентифицированных монотерпенов снизилось в 4–5 раз по сравнению с вариантом механического поранения, что доказывает их утилизацию и/или химическую модификацию грибами.

Допуская большое количество факторов, обуславливающих случайное варьирование представленных в табл. 3 показателей, тем не менее можно видеть, что *G. aoshimae* A4 и *Leptographium* sp. G08 различались при утилизации терпенов пихты сибирской. Общим для обеих культур было то, что они понижали относительное содержание подавляющего большинства идентифицированных компонентов. Исключение представляли только сесквитерпены кадинен и α -фарнезен, чье относительное содержание увеличивалось в вариантах с обоими грибами. Оба гриба метаболизировали монотерпены, снижая их разнообразие, но *Leptographium* sp. G08 был, как можно видеть, более эффективен в этом отношении: после 30 суток экспонирования чурбаков: из 6 компонентов, обнаруженных

вблизи механического поранения, в варианте *G. aoshimae* A4 идентифицировали 4, а в варианте *Leptographium* sp. G08 только 2 компонента. Однако культура *G. aoshimae* A4 превосходила *Leptographium* sp. G08 по активности утилизации α -пинена: падение относительного содержания в 4 раза против 2 раз соответственно. Похожие изменения можно видеть и в отношении сесквитерпенов пихты сибирской (см. табл. 3).

По мнению некоторых авторов, короеды и их микросимбионты в процессе совместной эволюции должны были выработать «понятную» для обоих партнёров систему химических сигналов [Zhao et al., 2019]. С этой точки зрения жуки уссурийского полиграфа могли не реагировать на летучие вещества, синтезируемые грибами из рода *Leptographium*, поскольку те не являлись специфическими симбионтами этого вредителя и не эволюционировали вместе с ним. Однако из данных, приведённых в табл. 2, видно, что в варианте с культурой *L. sibiricum* G13 всё-таки имел

Таблица 3. Относительное содержание (%) идентифицированных летучих компонентов в участках луба вблизи некрозов, образовавшихся в течение 30 суток после инокулирования грибами чурбаков пихты сибирской

Компонент	Вариант инокулирования		
	Механическое поранение	<i>G. aoshimae</i> A4	<i>Leptographium</i> sp. G08
Монотерпены			
Camphene	6.47	–	–
Δ -3-Carene	3.92	0.9	–
β -Phellandrene	5.64	1.17	–
α -Pinene	11.22	2.58	5.30
β -Pinene	4.09	1.38	1.28
Tricyclene	1.07	–	–
Сесквитерпены			
β -Bisabolene	1.11	–	–
Cadinene	0.57	5.80	1.77
α -Caryophyllene	2.62	–	0.63
Caryophyllene	5.54	–	1.39
α -Farnesene	0.31	0.89	0.73
Humulen	–	–	1.26
Longifolene	0.71	0.99	–
α -Muurolene	–	0.95	–
Эфиры			
Isobornyl formate Methyl thymyl ether	4.78	–	1.52
	0.60	–	–
Кетоны			
Camphor	6.44	0.73	–
Минорные компоненты	14.44	1.59	–
Всего	69.54	16.98	13.88

место некоторый аттрактивный эффект, сходный с вариантом светлоокрашенной культуры *G. aoshimae* (A19). В это связи следует отметить, что для жуков короеда-типографа *Ips typographus* L. оказались привлекательными продукты деструкции защитных летучих веществ нескольких видов хвойных, произведённые как специфическими микросимбионтами данного вида, так и микросимбионтами американского короеда *Dendroctonus rufipennis* Kirby [Tanin et al., 2021]. Это позволяет предположить, что продукты деструкции терпенов пихты сибирской культурой *L. sibiricum* G13 могли обладать частичной привлекательностью для уссурийского полиграфа. Таким образом, продемонстрированные выше качественные и количественные отличия в спектрах терпеновых соединений хозяина, происходящие при развитии грибов в чурбаках пихты сибирской, позволяют выдвинуть несколько объяснений варьирования привлекательности чурбаков, инокулированных разными видами грибов, но очевидно, что проверка этих предположений нуждается в дополнительных исследованиях.

В отличие от экспериментов с ловушками, выбор чурбаков жуками полиграфа в лабораторных условиях не показал отчётливой аттрактивности агрессивной культуры *G. aoshimae* (A7). Из 62 жуков-самцов, использованных для подсадки, вточились только 30. При этом на первый взгляд можно даже

предположить, что в этом случае жуки избегали чурбаков, инокулированных культурами *G. aoshimae*. На это указывает распределение количества «заселённых» чурбаков (9, 8, 4 и 6) и вточившихся жуков (9, 8, 6, 7) для вариантов К, G13, A2, A7 соответственно (табл. 4).

Вместе с тем было обнаружено, что, достигнув чурбаков, инокулированных культурами *G. aoshimae*, жуки предпочитали втачиваться в зоны, содержащие активный мицелий этого гриба. Так, жизнеспособный мицелий тёмноокрашенной культуры (A7) был обнаружен в центральной и верхней части чурбаков, а в нижней части, вблизи инокуляционной канавки, он уже был замещён сапротрофными грибами. Светлоокрашенная культура (A2) продвигалась в чурбаках медленно и ко времени проведения теста с жуками достигла только середины чурбаков. В соответствии с локализацией в чурбаках активного мицелия *G. aoshimae* располагались и места втачивания жуков: расстояние точек втачивания от инокуляционной канавки в среднем составляло 11.6 ± 1.2 (A7) и 2.2 ± 0.4 см (A2) (см. табл. 4, рис. 4).

В контроле преобладающее место втачивания приходилось на середину чурбаков – 7.2 ± 1.0 см от инокулюма. Микологический анализ показал, что в отсутствие офиостомовых грибов по флоэме контрольных чурбаков от торцов к центру начали продвижение сапротрофные грибы – представители родов

Таблица 4. Распространение мицелия и расположение мест втачивания жуков полиграфа в инокулированных офиостомовыми грибами чурбаках пихты сибирской

Вариант инокулирования чурбаков	Заселённых чурбаков, шт.	Встречаемость (%) * мицелия грибов на расстоянии от инокулюма:			Среднее расстояние точки втачивания жуков от места поранения / инокуляции ($x \pm m$, см)
		0–5 см	6–11 см	12–18 см	
Контроль (поранение без инокуляции)	9	–	–	–	7.2 ± 1.0 (9)**
<i>Grosmannia aoshimae</i> (A2)	4	56	33	0	2.2 ± 0.4 *** (6)
<i>G. aoshimae</i> (A7)	6	10	60	50	11.6 ± 1.2 *** (7)
<i>Leptographium sibiricum</i> (G13)	8	100	100	33	5.8 ± 2.2 (8)

* Доля образцов флоэмы из исследуемой зоны, показавшая при реизоляции присутствие живого гриба.

** Здесь и ниже в скобках указано общее число вточившихся жуков.

*** Достоверные различия с контролем по непараметрическому критерию Манна – Уитни при $P \leq 0,05$.

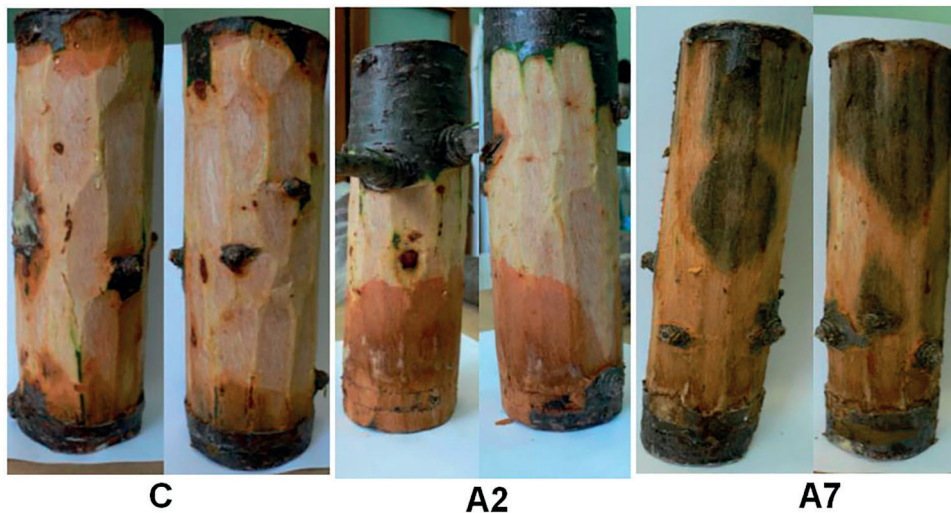


Рис. 4. Продвижение мицелия гриба *G. aoshimae* (тёмные участки луба) во флоэме чурбаков пихты сибирской через четырёх недели после инокулирования (инокулюм помещали в нижней части чурбаков): С – контроль, механическое поранение без инокуляции; А2 – неагрессивная и А7 – агрессивная культуры гриба.

Trichoderma Pers., *Sydowia* Bres., *Penicillium* Link. и проч. При этом центральная часть контрольных чурбаков, где отмечено основное количество втачиваний, представляла собой зону, свободную от заселения сапротрофами (см. рис. 4).

Тенденция расположения мест втачиваний в варианте G13 была близка к контролю, но в этом варианте отмечен и самый большой разброс значений (в среднем 5.8 ± 2.2 см от инокуляционной канавки). Реизоляция показала, что мицелий *L. sibiricum* G13 продвигался в чурбаках очень неравномерно: ко времени тестирования он в среднем достигал середины чурбаков, но не «окольцовывал» равномерно чурбак, а тянулся в виде «язычков», в некоторых случаях достигая даже верхнего края. При этом из нижней части чурбаков, возле инокуляционной канавки, также изолировали жизнеспособный мицелий гриба, а в центральных областях чурбака оставались зоны, где этот гриб отсутствовал. Такая диффузная локализация активного мицелия *L. sibiricum* G13 отвечала большому разбросу точек втачивания жуков по поверхности чурбаков и позволила предположить, что жуки при прямом контакте с чурбаками могли выбирать для втачивания либо зоны, колонизированные грибом, либо подобно контрольному варианту зоны, чистые от распространения мицелия. Выполненная реизоляция *L. sibiricum* из мест вта-

чивания жуков не дала однозначного ответа на этот вопрос, и предположение об одинаковой аттрактивности «при близком контакте» грибов *L. sibiricum* и *G. aoshimae* для уссурийского полиграфа требует дальнейших исследований.

Объяснение результатов данного эксперимента возможно, если исходить из высказанного ранее предположения о том, что у специфического микросимбионта уссурийского полиграфа гриба *G. aoshimae* есть по крайней мере 2 типа летучих продуктов, играющих роль аттрактантов для переносчика на разных этапах его жизненного цикла на пихте сибирской. Следует подчеркнуть, что речь идёт не о двух конкретных веществах, а о двух спектрах летучих компонентов, различие которых может быть связано как с качественным составом, так и с количественными соотношениями компонентов [Zhao et al., 2019].

Первый тип веществ – это химически модифицированные грибом терпены раневой смолы пихты; производятся фитопатогеном во время колонизации им тканей хозяина (трофофаза). Они действуют на стадии выбора жуками деревьев для колонизации. Второй тип веществ – летучие метаболиты самого гриба, продуцируемые зрелым мицелием, захватившим определённый участок субстрата и перешедшим в фазу несбалансированного роста (идиофаза). Действуют эти метаболиты на стадии развития потомства, привлекая от-

родившихся жуков переносчика к оптимальному для дополнительного питания субстрату – тканям ствола, где вследствие развития гриба снижен уровень защитных веществ хозяина и увеличено содержание азотистых соединений. Эти предположения основаны на опубликованных результатах. Показано многообразие функций оксигенированных монотерпенов хозяина в жизнедеятельности короедов [Francke, Vité, 1983; Pettersson, Boland, 2003; Kandasamy et al., 2021], в том числе в коммуникации переносчика на стадии выбора деревьев [Kandasamy et al., 2023; Zaman et al., 2023]. Имеются сведения о продуцировании *de novo* мицелием офиостомовых грибов летучих сигнальных веществ (бициклические кетали и другие алифатические и ароматические компоненты) [Francke, Schröder, 1999; Kandasamy et al., 2019, 2023; Zhao et al., 2019]. Описаны способность молодых жуков различать офиостомовые грибы разных видов, а также случаи выбора потомством переносчика для питания более старых участков семейных гнезд, потому что там развитие специфических микоассоциантов достигало стадии идиофазы, сопровождающейся синтезом летучих сигнальных веществ *de novo* [Bleiker, Six, 2007; Zhao et al., 2019].

Возвращаясь к лабораторному эксперименту с посадкой жуков, можно предположить, что чурбаки, инокулированные *G. aoshimae*, продуцировали мало сигнальных веществ первого типа для привлечения жуков. Слабо агрессивная культура (A2) недостаточно активно метаболизировала терпены хозяина, а агрессивная тёмноокрашенная культура (A7), наоборот, проявила очень высокую активность так, что в течение трёх недель колонизировала флоэму и истощила остаточный защитный потенциал чурбаков, в том числе терпены раневой смолы. (Следует учесть, что пихтовый тонкомер (5–7 см в диаметре), из которого готовили чурбаки для эксперимента, уступал по потенциалу остаточных защитных реакций чурбакам большего диаметра, подготовленным для ловушек.) Но также нельзя исключать, что из-за близкого расположения в закрытом объёме чурбаков с разными вариантами инокулирования (см. рис. 2) была высокая вероятность того,

что все продуцируемые летучие компоненты смешивались, что могло просто дезориентировать жуков и кажущееся предпочтение чурбаков из вариантов K и G13 могло быть случайностью.

После достижения непосредственного контакта с поверхностью чурбаков стимуляция жуков могла происходить за счёт сигнальных веществ второго типа. В случае агрессивной культуры A7 жуки предпочитали втачиваться в той части чурбака, где во флоэме присутствовал живой мицелий, который ко времени посадки жуков уже завершал колонизацию доступного в чурбаке субстрата и переходил к фазе несбалансированного роста и вторичного биосинтеза. В случае неагрессивной культуры (A2) после трёх недель роста во флоэме субстратный ресурс ещё не был исчерпан (передний край колонии находился в середине чурбаков), но преобладающее расположение места втачивания было приурочено к более старой части колонии (2.2 см от инокулюма), где физиологические процессы были снижены по сравнению с активно растущим краем, а мицелий также вступил в идеофазу. В контрольных чурбаках выбор жуками для втачивания участков коры, свободных от сапротрофных микромицетов, соответствует опубликованным данным о том, что сапротрофные виды офиостомовых грибов и микромицеты, в частности представители р. *Trichoderma*, не продуцировали летучие вещества, привлекающие короёда-типографа [Kandasamy et al., 2023]. Остаётся неясным отношение уссурийского полиграфа к сигнальным веществам культуры *L. sibiricum* G13, и этот вопрос нуждается в дополнительных исследованиях.

Заключение

Выполненные исследования показали, что специфический фитопатогенный гриб-симбионт уссурийского полиграфа – гриб *G. aoshimae* обладает аттрактивным действием в отношении своего переносчика. Полученные результаты позволили предположить существование летучих сигналов двух типов, действующих на разных этапах жизненного цикла переносчика. Получено подтверждение, что на этапе поиска деревьев для засе-

ления *G. aoshimae* способен усиливать их привлекательность. Но, начиная развиваться в проводящих тканях после переноса его короедом в ствол, мицелий гриба ещё не имеет достаточных энергетических и пластических ресурсов для синтеза сигнальных веществ *de novo*, и продуцирование веществ с аттрактивным эффектом, скорее всего, он производит за счёт трансформации летучих терпенов хозяина. Следует подчеркнуть, что, согласно полученным данным, кроме «преобразованных» грибом веществ, аттрактивными свойствами обладают компоненты раневой смолы пихты сибирской и даже продукты их модификации другими видами грибов, не являющихся специфическими симбионтами полиграфа, однако их воздействие на жуков заметно слабее.

При близком контакте с пихтовыми чурбаками жуки уссурийского полиграфа при втачивании показали предпочтение участков флоремы, колонизированной мицелием *G. aoshimae*. При этом жуки выбирали зоны, где располагался зрелый мицелий, вступивший в фазу вторичного биосинтеза и продуцирования разнообразных метаболитов. Это предполагает, что на близком расстоянии важную коммуникационную роль играют синтезированные *de novo* вторичные метаболиты гриба. Вместе с тем нельзя исключать, что обе группы сигнальных веществ могут действовать совместно, различаясь на определённых стадиях развития переносчика и связанного с ним микробоценоза по спектру летучих веществ и соотношению их долей.

Очевидно, что исследования коммуникационной роли офиостомовых грибов необходимо продолжить из-за многообещающей перспективы контроля популяций стволовых вредителей через манипулирование связанными с ними грибами и/или микробиомами в целом. Но необходимо учитывать сложность этой тематики и многообразие короедо-грибных ассоциаций на хвойных. В подобных ассоциациях, различающихся по особенностям жизненных циклов переносчиков, условиям окружающей среды, кругу растений-хозяев и по видовому составу связанных с ними грибов, коммуникационная роль офиостомовых грибов не обязательно должна подчиняться

единому универсальному алгоритму. В разных ассоциациях возможны вариации спектра продуцируемых «сигнальных» веществ, их происхождения и специфичности, времени их максимального продуцирования и проявления активности на той или иной стадиях развития переносчика.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В.М. Петько и Н.С. Бабичеву за помощь при выполнении работ на первых этапах исследования.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания № FWES-2024-0029 «Болезни и вредители основных лесобразующих пород и экономически значимых сельскохозяйственных растений России в условиях глобальных изменений окружающей среды».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

- Астраханцева Н.В., Пашенова Н.В., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka – ассоциантом уссурийского полиграфа // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2014. Вып. 207. С. 142–153
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Ефременко А.А. Самцы инвазийного короеда *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) как источник агрегационного феромона: результат полевого эксперимента // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023. Вып. 244. С. 200–212 (<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2023.244.200-212>). Проверено 10.11.2025.
- Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Вестник Московского университета леса. Лесной Вестник. 2014. Т. 18, № 6. С.132–138.
- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. Указатель и онлайн библиотека публикаций об инвазии уссурийского полиграфа в леса Евразии // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы 4-й Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 7–11 апреля 2025 г. / ред. Ю.Н. Баранчиков. М.; Красноярск: ИЛ СО РАН, 2025. С. 29–30.

- Кривец С.А., Ефременко А.А., Баранчиков Ю.Н. Инвазия уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford в пихтовые леса Евразии. Русско-английский указатель публикаций 2000–2024 гг. 2-е изд., исправленное и дополненное. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2025. 116 с.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пашенова Н.В., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Уссурийский полиграф в лесах Сибири. Распространение, биология, экология, выявление и обследование повреждённых насаждений: метод. пособие / под ред. С.А. Кривец и Ю.Н. Баранчикова. Томск; Красноярск: УМИУМ, 2015. 48 с.
- Методы экспериментальной микологии / И.А. Дудка, С.П., Вассер, И.А. Элланская и др. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
- Пашенова Н.В., Перцовая А.А., Баранчиков Ю.Н. Связь пигментации и фитопатогенной агрессивности *Grosmannia aoshimae* – грибного ассоцианта уссурийского полиграфа // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: мат. Всероссийской конференции, Москва, 2016. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. С. 178–179.
- Пашенова Н.В., Кононов А.В., Устьянцев К.В., Блинов А.Г., Перцовая А.А., Баранчиков Ю.Н. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 80–95.
- Селиховкин А.В., Рысс А.Ю., Шабунин Д.А., Антонь В.В., Мартирова М.Б., Мандельштам М.Ю. Взаимосвязи дендрофильных насекомых, грибов, нематод и их роль в ослаблении и гибели растений-хозяев // Сибирский лесной журнал. 2025. № 1. С. 3–15. DOI: 10.15372/SJFS20250101. Проверено 10.11.2025.
- Bleiker K.P., and Six D.L. Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: potential implications of multiple associates on host population dynamics // *Environ. Entomol.* 2007. Vol. 36. P. 1384–1396. ([https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1384:DBOFAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1384:DBOFAT]2.0.CO;2)). Accessed 10.11.2025.
- Davis T.S., Crippen T.L., Hofstetter R.W., Tomberlin J.K. Microbial volatile emissions as insect semiochemicals // *J. Chem. Ecol.* 2013. No. 39. P. 840–859.
- Davis T.S., Stewart J.E., Mann A., Bradley Cl., Hofstetter R.W. Evidence for multiple ecological roles of *Leptographium abietinum*, a symbiotic fungus associated with the North American spruce beetle // *Fungal Ecology*. 2019. No. 38. P. 62–70. (<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.04.008>). Accessed 10.11.2025.
- Frago E., Dicke, Godfray H.C.J. Insect symbionts as hidden players in insect-plant interactions // *Trends Ecol. Evol.* 2012. No. 27. P. 705–711.
- Francke W., Schröder W. Bicyclic acetals in systems of chemical communication // *Curr. Org. Chem.* 1999. No. 3. P. 407–43.
- Francke W. P., Vité J. Oxygenated terpenes in pheromone systems of bark beetles // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1983. No. 96. P. 146–156. (<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1983.tb03655.x>). Accessed 10.11.2025.
- Hammerbacher A., Schmidt A., Wadke N., Wright L.P., Schneider B., Bohlmann J., Brand W.A., Fenning T.M., Gershenzon J., Paetz C. A common fungal associate of the spruce bark beetle metabolizes the stilbene defenses of Norway spruce // *Plant Physiol.* 2013. No. 162. P. 1324–1336.
- Jacobs K., Wingfield M.J. An overview of *Leptographium* and *Grosmannia* // *The Ophiostomatoid fungi: expanding frontiers*, CBS Biodiversity Series 12 /K.A. Seifert, Z.W. de Beer, M.J. Wingfield eds. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, The Netherlands, 2013. P. 47–56.
- Kandasamy D.K., Gershenzon J., Andersson M.N., Hammerbacher A. Volatile organic compounds influence the interaction of the Eurasian spruce bark beetle (*Ips typographus*) with its fungal symbionts // *The ISME Journal*. 2019. No. 13 (7). P. 1788–1800.
- Kandasamy D., Gershenzon J., Hammerbacher A. Volatile organic compounds emitted by fungal associates of conifer bark beetles and their potential in bark beetle control // *J. Chem. Ecol.* 2016. No. 42. P. 952–969.
- Kandasamy D.K., Zaman R., Nakamura Y., Zhao T., Hartmann H., Andersson M.N., Hammerbacher A. and Gershenzon J. Bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes. *bioRxiv preprint*. 2021. 58 p. (<https://doi.org/10.1101/2021.07.03.450988>). Accessed 10.11.2025.
- Kandasamy D.K., Zaman R., Nakamura Y., Zhao T., Hartmann H., Andersson M.N. et al. Conifer-killing bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes // *PLoS Biol.* 2023. No. 21(2): e3001887. (<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001887>). Accessed 10.11.2025.
- Koski T.M., Zhang B., Wickham J.D., Bushley K.E., Blanchette R.A., Kang L., Sun J. Chemical interactions under the bark: bark-, ambrosia- and wood-boring beetles and their microbial associates // *Rev Environ Sci Biotechnol.* 2024. No. 23. P. 923–948. (<https://doi.org/10.1007/s11157-024-09709-z>). Accessed 10.11.2025.
- Paine T.D., Raffa K.F., Harrington T.C. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungus, and live host conifers // *Ann. Rev. Entomol.* 1997. Vol. 42. P. 179–206.
- Pettersson E.M., Boland W. Potential parasitoid attractants, volatile composition throughout a bark beetle attack // *Chemoecology*. 2003. No. 13. P. 27–37. (<https://doi.org/10.1007/s000490300003>). Accessed 10.11.2025.
- Ponomarev V.I., Tolkach O.V., Klobukov G.I., Efremenko A.A., Pashenova N.V., Demidko D.A., Kirichenko N.I., Baranchikov Yu.N. The potential threats posed by the invasive bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) to a natural park in the Middle Urals (Russia) // *Acta Biologica Sibirica*. 2024. No. 10. P. 661–675. (<https://doi.org/10.5281/zenodo.12672511>). Accessed 10.11.2025.
- Six D.L., Wingfield M.J. The role of phytopathogenicity in bark beetle – fungus symbiosis: a challenge to the classic paradigm // *Ann. Rev. Entomol.* 2011. Vol. 56. P. 255–272.

- Tanin S.M., Kandasamy D.K., and Krokene P. Fungal interactions and host tree preferences in the spruce bark beetle *Ips typographus* // *Front. Microbiol.* 2021. No. 12:695167. (<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.695167>). Accessed 10.11.2025.
- Wadke N., Kandasamy D.K., Vogel H., Lah L., Wingfield B. D., Paetz C. et al. The bark-beetle-associated fungus, *Endoconidiophora polonica*, utilizes the phenolic defense compounds of its host as a carbon source // *Plant Physiol.* 2016. No. 171. P. 914–931. (<https://doi.org/10.1104/pp.15.01916>). Accessed 10.11.2025.
- Zaman R., May C., Ullah A., Erbilgin N. Bark beetles utilize ophiostomatoid fungi to circumvent host tree defenses // *Metabolites.* 2023. Vol. 13, no. 239. P. 1–18. (<https://doi.org/10.3390/metabo13020239>). Accessed 10.11.2025.
- Zhao T., Ganji S., Schiebe Ch., Bohman B., Weinstein Ph., Krokene P., Borg-Karlson A.-K., Unelius C. R. Convergent evolution of semiochemicals across Kingdoms: bark beetles and their fungal symbionts // *The ISME Journal.* 2019. Vol. 13, no. 6. P. 1535–1545.
- Zhao T., Kandasamy D.K., Krokene P., Chen J., Gershenzon J., Hammerbacher A. // Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior // *Fungal Ecology.* 2018. No. 38. P. 71–79. (<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.06.003>). Accessed 10.11.2025.

COMMUNICATION WITHIN AN INVASIVE TANDEM: FOUR-EYED FIR BARK BEETLE *POLYGRAPHUS PROXIMUS* (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) – PHYTOPATHOGENIC FUNGUS *GROSMANNIA AOSHIMAE* (ASCOMYCOTA: HYPOCREOMYCETIDAE)

©2026 Pashenova N.V.^{a1} Demidko D.A.^{a2}, Pertsovaya A.A.^{b3}, Efremenko A.A.^{a4},
Aniskina A.A.^{a5}, Baranchikov Yu.N.^{a6}

^a V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk 660036, Russia

^b “Inside-Proekt”, Krasnoyarsk 660036, Russia

e-mail: ¹pasnat@ksc.krasn.ru, ²sawer_bettle@mail.ru, ³pertsovaya@mail.ru, ⁴efremenko2@mail.ru,

⁵aniskina_a@ksc.krasn.ru, ⁶baranchikov_yuri@yahoo.com

In laboratory and field experiments, the role of the fungus *Grosmannia aoshimae* – the specific fungal symbionts of the four eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* – in chemical communication of beetles within vector populations was investigated. The evidences of the attractiveness of volatiles produced by the *G. aoshimae* mycelium were obtained that affected adult vector beetles both at the stage of choosing trees for colonization and at the stage of determining the boring site during a direct contact with plant tissues. In addition, it was found that terpenes of Siberian fir (*Abies sibirica*) and volatiles produced by *Leptographium* mycoassociates of the black fir longhorn beetle (*Monochamus urussovii*) also demonstrated attractiveness during tree colonization by bark beetles. However, the influence of these substances on *P. proximus* beetles was less effective. It was supposed that semiochemicals produced by the *G. aoshimae* may be subdivided into two groups: 1) host monoterpenes chemically modified by the fungus; 2) volatiles produced *de novo* by mature mycelium that has reached the secondary biosynthesis phase. Volatiles of the first type may play a predominant role at the stage of primary selection and colonization of new trees during the mass flight of *P. proximus* beetles. Semiochemicals of the second type are important for the vector offspring, especially for young beetles to attract them for maturation feeding to the phloem areas colonized by the fungus, where the nitrogen content has increased and the concentration of host defensive substances has reduced. The importance of studying chemical communications between bark beetles, their fungal symbionts, and the host plant is noted, since this is necessary for developing methods for monitoring and control of xylophagous pest populations.

Key words: bark beetles, conifers, ophiostomatoid fungi, chemical signaling interactions.

ОБНАРУЖЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* (АСТИНОПТЕРЫГИИ: СУПРИНИДАЕ) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ, РОССИЯ

© 2026 Решетников А.Н.^{1,*}, Пикель К.В.¹, Петровский А.Б.¹, Карабанов Д.П.²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742, Россия
e-mail: *anreshetnikov@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.02.2026; После доработки 30.04.2025; Принята к публикации 20.05.2026

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* внесён в список Топ-100 самых опасных видов для природных экосистем России. Этот вид рыб был недавно обнаружен в одном из водоёмов Московской области (Россия), то есть в районе, расположенном значительно севернее его основной части современного ареала. Видовая идентификация обнаруженных рыб была подтверждена по морфологическим и молекулярно-генетическим признакам. Присутствие разновозрастных особей, включая многочисленных сеголетков, доказывает успешное размножение и натурализацию вида в данном водоёме. Однако долгосрочная устойчивость обнаруженной популяции, вероятность образования нового очага инвазии и соответственно перспективы динамики северной границы ареала до конца не ясны.

Ключевые слова: амурский чебачок, биологические инвазии, ДНК-баркодинг, инвазионный вид, потенциальный ареал, *COXI*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-158-170

Введение

Для европейской части России характерно наибольшее таксономическое разнообразие инвазионных чужеродных видов, что связано с более интенсивной антропогенной трансформацией этой территории по сравнению с другими районами страны [Petrosyan et al., 2018; 2023]. При этом непрерывно поступают сообщения о находках в европейской части России новых чужеродных видов самых разнообразных таксономических групп [Nekhaev, Palatov, 2016; Sokolov et al., 2017; Lebedeva et al., 2024; Petrovskiy et al., 2024] или даже о появлении здесь видов, которые впервые обнаружены на территории России [Selifonova, 2012; Reshetnikov et al., 2014; Kovalev et al., 2017; Reshetnikov, Akhatov, 2025]. В числе разнообразных таксономических групп выделяются многочисленные чужеродные виды лучеперых рыб, активно осваивающие водоёмы европейской части России [Ilmast, Sterligova, 2016; Reshetnikov et al., 2017; Makhrov et al., 2023; Artamonova et al., 2025; Bardukov et al., 2025].

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (отряд

Cypriniformes, сем. Cyprinidae) является одним из самых «агрессивных» чужеродных видов рыб в европейской части России [Ivancheva et al., 2014; Karabanov et al., 2021; Barkhalov et al., 2023; Болдырев и др., 2024] и относится к видам-эксплорентам, активно занимающим свободные или нарушенные местообитания [Makhrov et al., 2026]. Этот вид представляет угрозу для нативных пресноводных экосистем и был включён в список Топ-100 самых опасных для природы России [Решетников и др., 2018]. В последнее время появились сообщения об отдельных находках в бассейне Волги: одна особь была поймана в 2024 г. в дельте Волги и ещё одна особь – в 2024 г. в р. Вершаут на территории Пензенской области [Великоцкая и др., 2024; Levin et al., 2026]. Однако исторически этот вид происходит из районов южных широт, поэтому его продвижение в северные районы европейской части России предположительно должно иметь климатические ограничения [Vidal Ferrández et al., 2022; Tabasinezhad et al., 2023], как это было убедительно показано для многих других

видов южного происхождения [Adamova et al., 2022; Reshetnikov et al., 2023].

Обнаружение случаев инвазии чужеродных видов в новые для них районы является нетривиальной задачей. Для этой цели используют разнообразные методические подходы, включая усилия для получения прямых доказательств, например визуальные наблюдения или сбор образцов с использованием активных (например, применение собак-детекторов) [Fukuhara et al., 2010] или пассивных [Marchiogo et al., 2020] средств отлова, а также косвенные, такие как использование фотоловушек [Mihelič, Krofel, 2012], анкетирование населения и анализ баз данных в сети «Интернет» [Cerri et al., 2022], тестирование образцов среды ДНК [Yu et al., 2025] или паразитологический анализ синтопичных видов [Reshetnikov, Sokolov, 2020]. Однако появление чужеродных видов в новых для них районах зачастую имеет непредсказуемый

характер, поэтому нередко их обнаружение происходит случайно [Зуев, Яблоков, 2013].

Цель сообщения – представить сведения об обнаружении популяции амурского чебачка в Московской области, то есть в северных широтах со сравнительно суровыми климатическими условиями, в которых обитание этого чужеродного вида рыб ранее не было известно.

Материалы и методы

Карьер Нажицы (55.7843 с.ш., 38.8427 в.д.) находится в Орехово-Зуевском городском округе Московской области поблизости от деревни Нажицы. Данный песчаный карьер заполнен водой не менее 20 лет назад, гидрологической связи с речной сетью нет. Местоположение водоёма представлено на рис. 1. Карта подготовлена с использованием QGIS 3.40.0 [QGIS Development Team, 2024], инвазионный ареал амурского чебачка дан

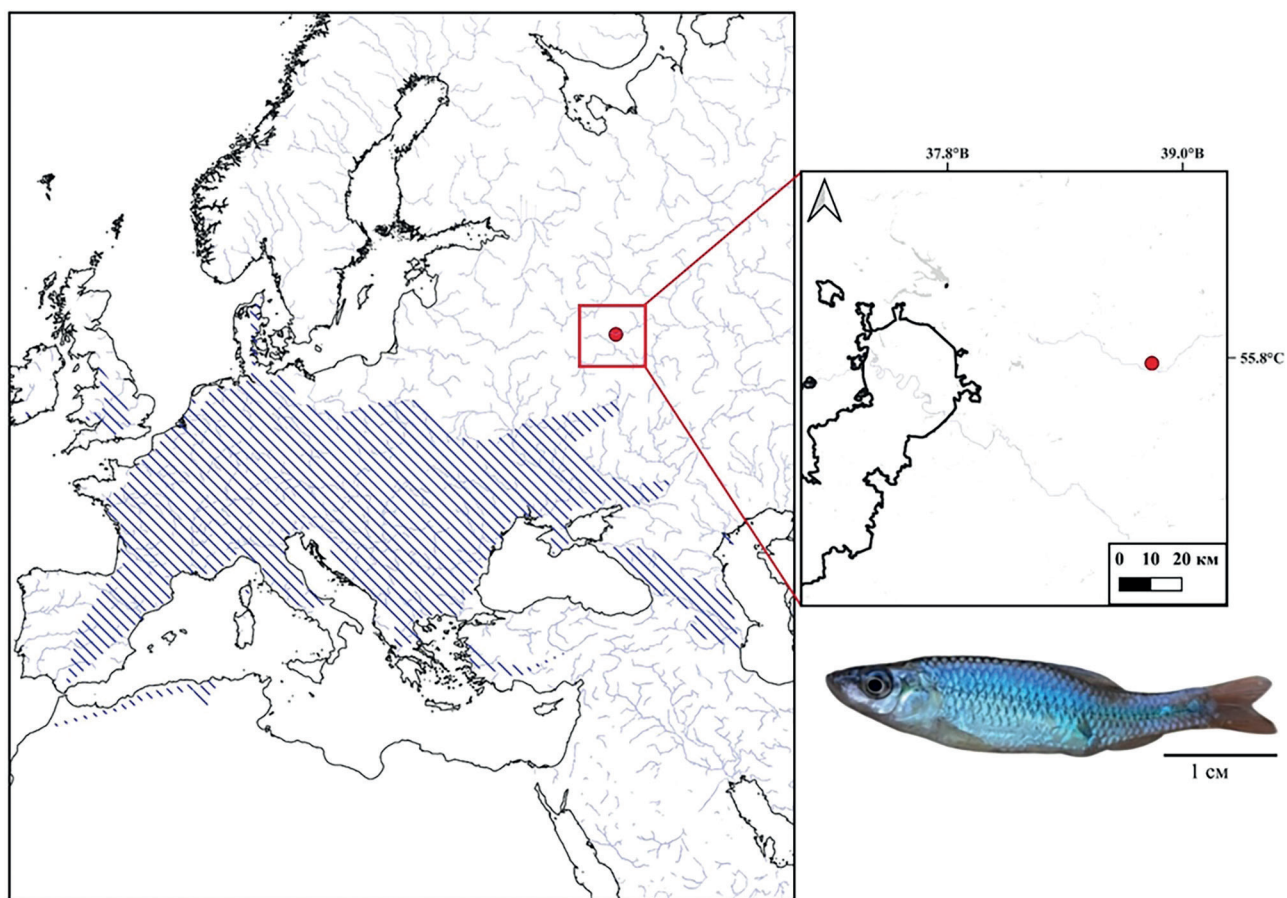


Рис. 1. Местоположение находки популяции амурского чебачка *Pseudorasbora parva* на территории Московской области: красный кружок – нахождение его популяции в карьере Нажицы; синяя штриховка – современный инвазионный ареал, по данным GBIF [2026]; чёрный контур на правой карте – современные границы г. Москва; фото амурского чебачка (из карьера Нажицы) сделано К.В. Пикелем.

по базе данных GBIF [2026]. Площадь водоёма составляет приблизительно 0.3 км². Дно песчаное, местами покрыто большим количеством коряг. Детритовые отложения слабо выражены.

Отлов материала проводили при помощи постановки трёх ихтиологических ловушек с 2 входами и размерами основной части 50×80 см и каждого входа 7×15 см, а также 12 ловушек с размерами основной части 20×40 см и входов 5×10 см. Снасти были установлены 12 сентября 2025 г. Ловушки были размещены в прибрежной зоне на глубине 50–70 см среди коряг, макрофитов и свисающих в воду ветвей кустарника. Время экспозиции составило 4 суток. Дополнительно использовали ихтиологический сачок с диаметром обода 40 см и ячеей 1 мм, которым облавливали прибрежные мелководные участки.

Для первичной морфологической диагностики признаки взяты из монографии Г.В. Никольского [1956]. Морфологический анализ проводили по количественным (меристическим), пластическим и альтернативным неметрическим (формула глоточных зубов) признакам [Правдин, 1966], ранее успешно использованным для идентификации чебачков р. *Pseudorasbora* [Makhrov et al., 2013]. ДНК-идентификация проведена для 10 особей из карьера Нажицы по локусу 5'-фрагмента митохондриального гена цитохромоксидазы-с (*COXI*) с использованием универсальных праймеров “Fish-1” [Ward et al., 2005] по описанной ранее методике [Makhrov et al., 2013]. Первичный анализ хроматограмм, сборка контигов и редактирование последовательностей проводили в приложении Sanger Reads Editor пакета Unipro UGENE v.53 [Okonechnikov et al., 2012]. Полученные последовательности были зарегистрированы в международной базе генетических данных GenBank (NCBI) под номерами PX931681–PX931685, PX981768–PX981772 (Московская обл.) и PX982847–PX982864 (другие выборки из нативной и новой частей ареала для более точного определения филогеографической структуры). Подробная информация о сиквенсах представлена в Приложении, табл. П1 (<https://osf.io/ny5vg/files/5t9yu>). Для определения филогеогра-

фических связей между полученными последовательностями из GenBank (NCBI) было сформировано глобальное выравнивание [табл. S1 в Приложении 1: <https://osf.io/ny5vg/files/5t9yu>], включающее представителей всех четырёх больших филогенетических линий *P. parva* [по: Karabanov et al., 2021]. Построение сетей гаплотипов выполнено по прогрессивному алгоритму Integer NJ net в программе PopART v.1.7 [Leigh et al., 2015].

Результаты

Особь амурского чебачка обнаружены 16.09.2025 в карьере Нажицы. Всего отловлены 12 взрослых особей с абсолютной длиной (TL) = 5–10 см и 80 ювенильных особей длиной приблизительно 20 мм. На момент обследования (14:00) параметры окружающей среды были следующими: t воздуха = 23 °С, t воды = 20 °С, pH воды = 7. В ловушках помимо семи взрослых особей были обнаружены особи ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) и серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Cyprinidae), относящегося к таксономически сложной группе *C. auratus* complex. При облове сачком в зоне прибрежных макрофитов в течение полудня были отловлены ещё 85 особей амурского чебачка (5 взрослых особей, остальные были сеголетками).

Тело пойманных рыб вальковатое, удлинённое. Рот верхний, очень маленький. Усики нет. Чешуя крупная, плотно прилегающая, по наружному краю с пигментной окантовкой. На боку тела у молодых особей имеется чёткая тёмная полоска, менее выраженная у взрослых рыб. Глоточные зубы однорядные. Диагностические признаки обнаруженных особей амурского чебачка приведены в таблице.

Дополнительно видовая идентификация амурского чебачка была подтверждена при помощи секвенирования последовательности *COXI*, успешно применяемой для штрих-кодирования рыб-вселенцев [Karabanov et al., 2022]. От десяти особей нами получены последовательности *COXI* длиной 656 п.н., относящихся к двум гаплотипам, различающимся 5 нуклеотидными заменами (все замены синонимичные). Положение обнару-

Таблица. Диагностические признаки рыб рода *Pseudorasbora*

Признак	Популяция, №					
	1 (ad.)	1 (juv.)	2	3	4	5
N, экз.	1	22	85	33	36	8
SL, мм	47.7	12.7	65.6	47.7	98.0	39.0
c/SL, %	26.6	27.1	23.4	25.4	15.6	25.1
do/c, %	26.7	26.1	23.4	24.9	27.5	30.8
ao/c, %	29.1	30.3	33.3	32.6	33.3	25.3
io/c, %	37.1	39.7	49.5	43.5		36.9
aD/SL, %	51.7	50.1	48.8	48.2	47.4	
H/SL, %	24.1	22.1	21.7	22.1	19.2	20.0
D	III 7	III 7	(II) III 7	(II) III 7	III 7	II 7
A	III 6	III 6	(II) III 6	(II) III 6	III 6	III 6
P	I 12	I 12	I 12–13	I 12–13	I 11–13	I 15
V	I 7	I 7	I 7	I 6–7	I 7	I 8
ll	40	38–41	35–39	35–38	43–45	7–15* (35–36)
sD	6	6	5–6	5–6	5–6	6–7
sA	5	4–5	3–4	4	4–5	5
Vert.	37	36–38	35–38	35–38	42–44	
d.ph.	5–5	5–5	5–5. 5–4.4–5	5–5	5–5	5–5

Примечание. Популяции *P. parva*: 1 – Россия, Московская обл., карьер Нажицы, ad – половозрелый самец (2+), juv. – неполовозрелые рыбы; 2 – Россия, бассейн р. Амур, оз. Петропавловское [Makhrov et al., 2013]; 3 – Россия, бассейн р. Усури, оз. Орловское [Makhrov et al., 2013]. Другие родственные виды: 4 – *P. elongata* [Yue, 1998; Kong et al., 2006]; 5 – *P. interrupta* [Xiao et al., 2007], * – боковая линия неполная, указано число прободённых чешуй. Обозначения признаков: SL – стандартная длина, c – длина головы; H – наибольшая высота тела; do – диаметр глаза, ao – длина рыла, io – межглазничное расстояние; D, A, P, V – число каких лучей соответственно в хвостовом, спинном, анальном, грудном и брюшном плавнике; ll – число чешуй в боковой линии; sD, sA – число рядов чешуй над и под боковой линией; Vert. – общее число позвонков; d.ph. – формула глоточных зубов.

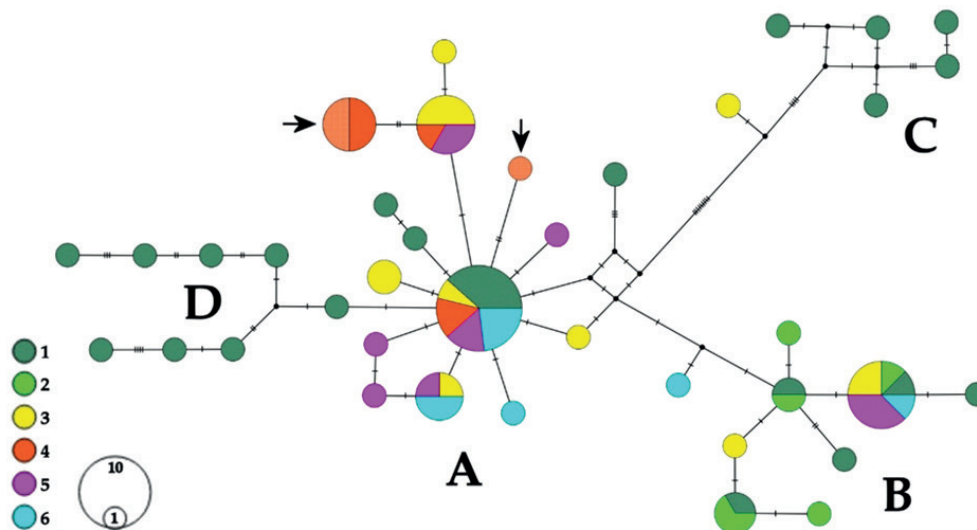


Рис. 2. Сеть гаплотипов для фрагмента гена *COXI* мтДНК амурского чебачка из разных регионов: алгоритм Integer NJ net [Leigh et al., 2015]; число нуклеотидных замен показано отрезками на рёбрах сети; площади кругов пропорциональны числу изученных последовательностей с данным гаплотипом; буквы обозначают основные филогенетические линии [по: Karabanov et al., 2021]; стрелки и частичная цветовая заливка указывают положение гаплотипов изученных образцов из карьера Нажицы. Цветовое обозначение регионов: 1 – Азия, нативная часть ареала; 2 – Азия, инвазионная часть ареала; 3 – Ближний Восток и Южная Европа; 4 – Россия, инвазионная часть ареала; 5 – Восточная Европа; 6 – Западная Европа.

женных вариантов *COXI* на сети гаплотипов относительно других известных филогенетических линий *P. parva* представлено на рис. 2.

Обсуждение

По диагностическим признакам (см. табл.) особи из Московской области были идентифицированы как амурский чебачок *P. parva*. Незначительные морфометрические отличия от выборки из типового местобитания (Дальний Восток), вероятно, связаны с локальными экологическими условиями. Результаты секвенирования *COXI* также позволяют с уверенностью диагностировать выловленных рыб как *P. parva* (см. рис. 2). Все изученные особи относятся к филогенетической линии «А» [по: Karabanov et al., 2021], широко распространённой на территории России и сопредельных стран. Вероятнее всего, распространение линии «А» является результатом случайной интродукции с экономически ценными видами дальневосточных растительноядных рыб в процессе их преднамеренной интродукции в западные районы СССР. Посадочный материал дальневосточных карповых рыб для водоёмов СССР имеет происхождение преимущественно из Амурского бассейна [Карпевич и др., 1975], тогда как интродукция в водоёмы Европы осуществлялась в том числе и из водоёмов Китая [Karabanov et al., 2010, 2021]. Данная географическая дифференциация нашла отражение в генетической структуре амурского чебачка на новых территориях [Karabanov et al., 2021]: в России и сопредельных странах доминирует генетическая линия «А», исторически преобладавшая в амурском регионе, тогда как линия «В», характерная для крупных речных систем Центрального Китая, широко представлена в Центральной и Южной Европе. Все изученные особи из Московской обл. также относятся к филогенетической линии «А». Следует отметить, что один из гаплотипов из Московской обл. идентичен гаплотипу MN947241 из рыбоводных прудов около г. Ростов-на-Дону. Весьма вероятно, что происхождение обнаруженной нами подмосковной популяции связано с перемещением посадочного материала либо с переносом рыб рыбаками-любителями.

Наличие большого числа сеголетков подтверждает, что этот вид рыб образовал самовоспроизводящуюся популяцию в изученном водоёме Московской области. На начало 2026 г. в базе данных GBIF была указана также ещё одна точка находки этого вида рыб для Московского региона (в районе д. Домодедово), однако анализ информации выявил, что эта точка ошибочна: точность её геопривязки 183 км, а другие записи данного наблюдателя от указанной даты расположены в другом удалённом регионе страны. Это довольно распространённая ошибка неverified записей в базах данных GBIF/iNaturalist, почти половина из которых требует тщательной проверки [Zizka et al., 2020].

Выявление популяции амурского чебачка в Московском регионе имеет важное значение, поскольку ранее этот инвазионный вид рыб не был зарегистрирован в каком-либо районе планеты севернее 49-й параллели. В настоящее время это единственная подтверждённая популяция этого вида в данном регионе. Однако перспективы долгосрочного существования популяции амурского чебачка в Московском регионе и вероятность формирования центра вторичного расселения неясны, поскольку межгодовые колебания абиотических факторов или иные причины могут повлиять на устойчивость данной популяции.

Заключение

Получены доказательства натурализации амурского чебачка в Московской области, то есть значительно севернее основной территории его современного распространения. Подобные регистрации и последующие многолетние наблюдения популяций чужеродных видов исключительно важны для верификации потенциальных ареалов их будущего географического распространения, построенных на основе моделей распространения видов (SDM) с учётом климатических факторов. Тем не менее для подтверждения долгосрочной устойчивости таких популяций, обнаруженных в новых для них климатических условиях, необходим многолетний мониторинг их состояния.

Финансирование работы

Исследование проведено в рамках работ по Госзаданию ИПЭЭ РАН № 1022061400194-8-1.6.19 «Водные сообщества: биоразнообразие, инвазии, структура и сохранение».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Протокол исследования одобрен комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (заключение № 8-Б от 26.04.2025).

Литература

- Болдырев В.С., Яковлев С.В., Басько Ю.В., Випхло Е.В., Щукина А.М. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) и ротан *Percottus glenii* (Odontobutidae) – чужеродные виды рыб реки Урал // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 3. С. 39–50.
- Великоцкая П.А., Подоляко С.А., Литвинов К.В. Первое обнаружение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) в дельте Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 17, №. 4. С. 15–18.
- Зуев И.В., Яблоков Н.О. Первая находка ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) в бассейне Среднего Енисея // Журн. Сибирского Федерального университета. Биология. 2013. Т. 3. С. 243–245.
- Карпевич А.Ф., Бердичевский Л.С., Луконина Н.К., Малютин В.С. Результаты акклиматизации рыб и кормовых организмов в водоёмах СССР // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР // Известия ГосНИОРХ. Т. 103. Л.: ГосНИОРХ, 1975. С. 5–19.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Решетников А.Н., Карabanov Д.П., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю. *Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel, 1846 // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. С. 563–572.
- Adamova V.V., Orlov M.A., Sheludkov A.V. Land snails *Brephulopsis cylindrica* and *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Stylommatophora): case study of invasive species distribution modelling // Ruthenica. 2022. Vol. 32. P. 121–136.
- Artamonova V.S., Gajduchenko H.S., Koulishev A.V., Medvedev D.A., Okhremenko Yu.I., Petrovskiy A.B., Reshetnikov A.N., Semenov D.Yu., Spitsyn V.M., Makhrov A.A. Counter-spread invasion of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) and southern nine-spined stickleback (*Pungitius platygaster*) (Gasterosteidae) in the water bodies of the Ponto-Caspian basin // Rus. J. Biol. Invasions. 2025. Vol. 16. P. 502–514.
- Bardukov N.V., Bugakov A.A., Gajduchenko H., Koulishev A.V., Makhrov A.A., Panfiliy A., Pashkov A.N., Petrushkiewa D.S., Reshetnikov A.N., Reshetnikov S.I., Semenov D.Yu., Artamonova V.S., 2025. Pathways of invasion of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) into the basins of the Black and Caspian seas // Hydrobiologia. 2025. Vol. 852. P. 2455–2470.
- Barkhalov R.M., Stolbunov I.A., Artaev O.N., Turbanov I.S., Rabazanov N.I., Khlopokova M.V., Karabanov D.P. Distribution of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) in waterbodies and watercourses of the Republic of Dagestan, Russia // Inland Water Biol. 2023. Vol. 16. P. 781–787.
- Cerri J., Liou S., Porporato M., Bertolino S. Combining surveys and on-line searching volumes to analyze public awareness about invasive alien species: a case study with the invasive Asian yellow-legged hornet (*Vespa velutina*) in Italy // NeoBiota. 2022. Vol. 73. P. 177–192.
- Fukuhara R., Yamaguchi T., Ukuta H., Roy S., Tanaka J., Ogura G. Development and introduction of detection dogs in surveying for scats of small Indian mongoose as invasive alien species // J. Vet. Behav. 2010. Vol. 5. P. 101–111.
- GBIF.org (24 January 2026) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.fp7k9q>
- Ilmast N.V., Sterligova O.P. Results of introduction of new fish species into Lake Munozero (southern Karelia) // Rus. J. Biol. Invasions. 2016. Vol. 7. P. 333–339.
- Ivancheva E.Y., Ivanchev V.P., Sarychev V.S. Distribution of stone moroko (*Pseudorasbora parva*) in the Upper Don basin // Rus. J. Biol. Invasions. 2014. Vol. 5. P. 151–155.
- Karabanov D.P., Bekker E.I., Pavlov D.D., Borovikova E.A., Kodukhova Y.V., Kotov A.A. New sets of primers for DNA identification of non-indigenous fish species in the Volga-Kama basin (European Russia) // Water. 2022. Vol. 14. P. e437.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Kutsokon Yu.K. Expansion of the stone moroko *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) into water bodies of Eurasia // Vestn. Zool. 2010. Vol. 44. P. 115–124.
- Karabanov D.P., Kodukhova Y.V., Pashkov A.N., Reshetnikov A.N., Makhrov A.A. “Journey to the West”: Three phylogenetic lineages contributed to the invasion of Stone moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // Rus. J. Biol. Invasions. 2021. Vol. 12. P. 67–78.
- Kong D.P., Cui G.H., Yang J.X. Threatened fishes of the world: *Pseudorasbora elongata* Wu, 1939 (Cyprinidae) // Environ. Biol. Fish. 2006. Vol. 76. P. 69–70.
- Kovalev E.A., Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K., Frolenko L.N., Afanasyev D.F. First record of the bivalve *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) in the Russian part of the the Azov-Black Sea basin // Rus. J. Biol. Invasions. 2017. Vol. 8. P. 316–320.

- Lebedeva D.I., Petrovskiy A.B., Reshetnikov A.N. Potential role of the Eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) in the spread of the harmful fish parasite, Asian tapeworm *Schyzocotyle (Bothriocephalus) acheilognathi* // *Parasitologia*. 2024. Vol. 4. P. 358–368.
- Leigh J.W., Bryant D., Nakagawa S. PopART: full-feature software for haplotype network construction // *Met. Ecol. Evol.* 2015. Vol. 6. P. 1110–1116.
- Levin B.A., Levina M.A., Artaev O.N., Bolotovskiy A.A., Gandlin A.A., Turbanov I.S., Simonov E. DNA barcoding reference dataset revealed overlooked diversity and clarified biogeography of fishes in the largest European river system – Volga River // *Metabarcoding and Metagenomics*. 2026. No 10. P. e174947.
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Borovikova E.A., Karabanov D.P., Reshetnikov A.N., Yurtseva A.O. Genera with few species and subspecies as a result of specifics of evolutionary process in fish with a “ruderal” life strategy (explerents) // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2026, Vol. 330, no. 1, P. 41–47. 10.31610/trudyzin/2026.330.1.41
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Karabanov D.P. Finding of Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) in the Brahmaputra River basin (Tibetan Plateau, China) // *Rus. J. Biol. Invasions*. 2013. Vol. 4. P. 174–179.
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Sun Y.-H., Fang Y., Pashkov A.N., Reshetnikov A.N. New records of the alien Chinese ricefish (*Oryzias sinensis*) and its dispersal history across Eurasia // *Diversity*. 2023. Vol. 15. P. e317.
- Marchioro M., Battisti A., Faccoli M. Light traps in shipping containers: a new tool for the early detection of insect alien species // *J. Econ. Entomol.* 2020. Vol. 113. P. 1718–1724.
- Mihelič M., Krofel M. New records of the golden jackal (*Canis aureus* L.) in the upper Soča valley, Slovenia // *Natura Sloveniae*. 2012. Vol. 14. P. 51–63.
- Nekhaev I.O., Palatov D.M. From the Black Sea to the White Sea: The first record of the invasive mollusk *Physella acuta* in the extreme North of Europe // *Rus. J. Biol. Invasions*. 2016. Vol. 7. P. 351–354.
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28, no. 8. P. 1166–1167.
- Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Reshetnikov A.N., Krivosheina M.G., Morozova O.V., Dergunova N.N., Osipov F.A., Dgebuadze Yu.Yu., Alien Species in the Holarctic // *Rus. J. Bio. Invasions*. 2018. Vol. 9. P. 374–381.
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., & Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modelling // *NeoBiota*. 2023. Vol. 82. P. 23–56.
- Petrovskiy A.B., Raldugina A.O., Reshetnikov A.N. Turkestani cockroach *Periplaneta lateralis* Walker, 1868 – a new alien species in Russia // *Rus. J. Bio. Invasions*. 2024. Vol. 15. P. 606–613.
- QGIS 3.40.0. (2024). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. <https://www.qgis.org>
- Reshetnikov A.N., Akhatov E.A. First detection of dangerous fish pathogen Cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2) in Russia // *Rus. J. Bio. Invasions*. 2025. Vol. 16. P. 717–725.
- Reshetnikov A.N., Chestnut T., Bruner J., Charles K., Nebergall E., Olson D. Detection of the emerging amphibian pathogens *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus in Russia // *Dis. Aquat. Organisms*. 2014. Vol. 110. P. 235–240.
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G. Detecting an alien reptile through parasitological analysis of the widely distributed alien fish *Perccottus glenii* // *Rus. J. Bio. Invasions*. 2020. Vol. 11. P. 399–404. DOI: 10.1134/S2075111720040128
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis // *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 788. P. 65–73.
- Reshetnikov A.N., Zibrova M.G., Ayaz D., Bhattarai S., Borodin O.V., Borzée A., Brejcha J., Çiçek K., Dimaki M., Doronin I.V., Drobenkov S.M., Gichikhanova U.A., Gladkova A.Y., Gordeev D.A., Ioannidis Y., Ilyukh M.P., Interesova E.A., Jadhav T.D., Karabanov D.P., Khabibullin V.F., Khabilov T.K., Khan M.M.H., Kidov A.A., Klimov A.S., Kochetkov D.N., Kolbintsev V.G., Kuzmin S.L., Lotiev K.Y., Louppova N.E., Lvov V.D., Lyapkov S.M., Martynenko I.M., Maslova I.V., Masroor R., Mazanaeva L.F., Milko D.A., Milto K.D., Mozaffari O., Nguyen T.Q., Novitsky R.V., Petrovskiy A.B., Prelovskiy V.A., Serbin V.V., Shi H-t., Skalon N.V., Struijk R.P.J.H., Taniguchi M., Tarkhnishvili D., Tsurkan V.F., Tyutenkov O.Y., Ushakov M.V., Vekhov D.A., Xiao F., Yakimov A.V., Yakovleva T.I., Yang P., Zeleev D.F., Petrosyan V.G. Rarely naturalized, but widespread and even invasive: the paradox of a popular pet terrapin expansion in Eurasia // *NeoBiota*. 2023. Vol. 81. P. 91–127.
- Selifonova Z.P. New species of ciliates *Tintinnopsis tocantinensis* Kofoid & Campbell, 1929 (Ciliophora: Spirotrichea: Tintinnida) in the Black Sea // *Rus. J. Bio. Invasions*. 2012. Vol. 3. P. 49–51.
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N., Voropaeva E.L. New data on alien species of parasites and hosts in the ecosystem of Lake Glubokoe (Moscow oblast, Russia) // *Rus. J. Bio. Invasions*. 2017. Vol. 8. P. 108–114.
- Tabasinezhad N., Mosavi-Sabet H., Mostafavi H. Predicting the impact of climate change on the distribution of non-native Stone moroko fish (*Pseudorasbora parva*) in the rivers of the southern basin of the Caspian Sea // *Iranian Journal of Applied Ecology*. 2023. V. 12. # 2, P. 1–10.
- Vidal Ferrández G.J., Lambea-Cambor A., GutierrezRay M.I., Perdices A., Morcillo F. Estudio de la dispersión, mediante caracteres moleculares, y distribución potencial de *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) (Teleostei: Cyprinidae) en la Península Ibérica // VI Congreso Nacional Sobre Especies Invasoras. 2022. P. 88–108.
- Ward R.D., Zemlak T.S., Ihnes B.H., Last P.R., Hebert P.D.N. DNA barcoding Australia fish species // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*. 2005. Vol. 360. P. 1847–1857.
- Xiao Z., Lan Z.-H., Chen X.-L. A new species of the genus

- Pseudorasbora* from Guangdong Province, China (Cypriniformes, Cyprinidae) // Acta Zootax. Sinica. 2007. Vol. 32. P. 977–980. (In Chinese).
- Yu T.S., Kim W.S., Kwak I.S. Underwater drone-based eDNA metabarcoding reveals regional differences in fish communities and early detection of alien species around the Korean Peninsula // Scientific Reports. 2025. Vol. 15. P. e18827.
- Yue P.Q. Gobioninae. In: Fauna Sinica. Osteichthyes: Cypriniformes (II) / Eds. Chen Y., Chu X., Luo Y. et al. China, 1998. Beijing: Sci. Press. P. 262–389. (In Chinese).
- Zizka A., Antunes Carvalho F., Calvente A., Rocio Baez-Lizarazo M., Cabral A., Coelho J.F.R., Colli-Silva M., Fantinati M.R., Fernandes M.F., Ferreira-Araújo T., Gondim Lambert Moreira F., Santos N.M.C., Santos T.A.B., dos Santos-Costa R.C., Serrano F.C., Alves da Silva A.P., de Souza Soares A., Cavalcante de Souza P.G., Calisto Tomaz E., Vale V.F., Vieira T.L., Antonelli A. No one-size-fits-all solution to clean GBIF // PeerJ. 2020. Vol. 8. P. e9916.

DETECTION OF A POPULATION OF TOPMOUTH GUDGEON, *PSEUDORASBORA PARVA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE), IN THE MOSCOW REGION, RUSSIA

© 2026 Reshetnikov A.N.^{a,*}, Pikel K.V.^a, Petrovskiy A.B.^a, Karabanov D.P.^b

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, 119071, Russia

^bPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Borok, 152742 Russia

e-mail: *anreshetnikov@yandex.ru

The topmouth gudgeon (stone moroko), *Pseudorasbora parva*, is listed among the Top 100 most dangerous species for the natural ecosystems of Russia. This fish species was recently discovered in a water body in the Moscow region (Russia), an area located significantly north from its current main invasive range. Species identification of the collected specimens was confirmed based on morphological and molecular genetic features. The presence of individuals of different age groups, including numerous yearlings, confirms successful reproduction and naturalization in the water body. However, the long-term sustainability of the detected population, perspective of the secondary distribution, and, accordingly, the prospects for the dynamics of the northern range boundary remain unclear.

Key words: invasive alien species, biological invasions, *COXI*, DNA-barcoding, potential range, stone moroko.

Приложение

Таблица III. Список образцов, использованных в анализе

Accession	Url	Collected_By	Collection_Date	Geo_Loc_Name	Hp	Identified_By	Isolation_Source	Lat_Lon	Specimen_Voucher	REFERENCE
PX931681	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX931681	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow1	This study
PX931682	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX931682	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow2	This study
PX931683	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX931683	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow3	This study
PX931684	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX931684	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow4	This study
PX931685	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX931685	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow5	This study
PX981768	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX981768	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow6	This study
PX981769	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX981769	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow7	This study
PX981770	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX981770	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow8	This study
PX981771	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX981771	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow9	This study
PX981772	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX981772	Pikel K. V.	12-16 Sep-2025	Russia: Moscow area	A	Reshetnikov A.N.	Lake Nazhtitsy	55.7843 N 38.8427 E	Moscow10	This study
PX982847	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982847	Makhrov A.A.	Oct-2018	China	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	North of Beijing	40.5344 N 117.0920 E	Pp_China11	This study
PX982848	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982848	Makhrov A.A.	Oct-2018	China	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	North of Beijing	40.5344 N 117.0920 E	Pp_China12	This study
PX982849	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982849	Makhrov A.A.	Oct-2018	China	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	North of Beijing	40.5344 N 117.0920 E	Pp_China13	This study
PX982850	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982850	Makhrov A.A.	Oct-2018	China	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	North of Beijing	40.5344 N 117.0920 E	Pp_China14	This study
PX982851	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982851	Makhrov A.A.	Oct-2018	China	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	North of Beijing	40.5344 N 117.0920 E	Pp_China15	This study
PX982852	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982852	Makhrov A.A.	Oct-2018	China	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	North of Beijing	40.5344 N 117.0920 E	Pp_China16	This study
PX982853	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982853	Makhrov A.A.	Sep-2015	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Near the Alma Riv.	44.8315 N 33.9745 E	Pp_Crimea17	This study
PX982854	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982854	Makhrov A.A.	Sep-2015	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Near the Alma Riv.	44.8315 N 33.9745 E	Pp_Crimea18	This study

PX982855	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982855	Makhrov A.A.	Sep-2015	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Near the Alma Riv.	44.8315 N 33.9745 E	Pp_Crimea19	This study
PX982856	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982856	Makarova O.	Jan-2021	Russia	B	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Lake near the Sea	42.2578 N 48.1193 E	Pp_Dagestan20	This study
PX982857	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982857	Karabanov D.P.	Sep-2006	Ukraine	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Dneprovskoe Res.	48.0039 N 35.1185 E	Pp_Dnepr25	This study
PX982858	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982858	Karabanov D.P.	Jul-2023	Mongolia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Khalkhin-Gol Riv.	47.9687 N 118.0776 E	Pp_Mongolia27	This study
PX982859	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982859	Karabanov D.P.	Jul-2023	Mongolia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Khalkhin-Gol Riv.	47.9687 N 118.0776 E	Pp_Mongolia28	This study
PX982860	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982860	Karabanov D.P.	Jul-2023	Mongolia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Buir-Nur L.	47.9039 N 117.8615 E	Pp_Mongolia30	This study
PX982861	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982861	Karabanov D.P.	Jul-2023	Mongolia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Buir-Nur L.	47.9039 N 117.8615 E	Pp_Mongolia31	This study
PX982862	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982862	Karabanov D.P.	Jul-2023	Mongolia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Buir-Nur L.	47.9039 N 117.8615 E	Pp_Mongolia32	This study
PX982863	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982863	Reshetnikov A.N.	May-2019	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Seversky Donetz Riv.	48.2869 N 40.3857 E	Pp_Rostov21	This study
PX982864	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/PX982864	Reshetnikov A.N.	May-2019	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Seversky Donetz Riv.	48.2869 N 40.3857 E	Pp_Rostov22	This study
HM392079	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM392079	A. Kolbinger, B. Ott	18-Nov-2004	Germany	A			49.5462 N 10.9736 E	ZSM BayFi 2315	GenBank
HM560320	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM560320			Turkey: Kizilirmak river, Kirsehir	A				MNCN TK272	GenBank
HQ536440	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ536440			Korea	B				3F23	GenBank
HQ536441	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ536441			Korea	C				3F37	GenBank
HQ536442	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ536442			Korea	C				3F80	GenBank
HQ536443	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ536443			Korea	C				3F81	GenBank
HQ536444	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ536444			Korea	C				3F78	GenBank
HQ536451	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ536451			Korea	C				2F140	GenBank
HQ600753	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ600753	Banti Maria	28-Apr-2010	Greece: Mikri Prespa	A	Dimitra C. Bobori		40.75 N 21.0833 E	AUTH10-278	GenBank
HQ600754	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ600754	Banti Maria	28-Apr-2010	Greece: Mikri Prespa	A	Dimitra C. Bobori		40.75 N 21.0833 E	AUTH10-279	GenBank
HQ600756	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ600756	Emma Gbandi	25-Nov-2007	Greece: Kerkini lake	B	Dimitra C. Bobori		41.11 N 23.05 E	AUTH07-208	GenBank
HQ960488	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ960488	Karel Halacka, Lukás Vetsník, Radek Sarda	07-Aug-2009	Czech Republic	A			49.173 N 14.216 E	IFCZE0140	GenBank

HQ960580	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ960580	Karel Halačka, Lukáš Větrník, Radek Sándor	17-Dec-2009	Czech Republic	A			49.085 N 14.36 E	IFCZE0347	GenBank
HQ960668	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ960668	Karel Halačka, Lukáš Větrník, Radek Sándor	13-Apr-2010	Czech Republic	A			49.376 N 16.015 E	IFCZE0510	GenBank
HQ960914	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ960914	Karel Halačka, Lukáš Větrník, Radek Sándor	14-Sep-2010	Czech Republic	A			49.502 N 17.906 E	IFCZE0791	GenBank
HQ960993	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ960993	Karel Halačka, Lukáš Větrník, Radek Sándor	06-Oct-2010	Czech Republic	A			50.33 N 13.532 E	IFCZE0875	GenBank
HQ961065	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ961065	Karel Halačka, Lukáš Větrník, Radek Sándor	13-Oct-2010	Czech Republic	B			50.147 N 12.606 E	IFCZE0949	GenBank
JQ979164	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JQ979164			Turkey	A					GenBank
JQ979165	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JQ979165			Turkey	A					GenBank
JQ979166	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JQ979166			Turkey	B					GenBank
JQ979167	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JQ979167			Turkey	C					GenBank
KC688868	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KC688868		27-Sep-2012	China: drainage-basin of Yarlung Zangbo River (Brahmaputra River)	B			29.357 N 90.716 E		GenBank
KC688869	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KC688869			Russia: Petropavlovskoe Lake (drainage-basin of Amur River)	A					GenBank
KJ415113	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KJ415113			Taiwan	D					GenBank
KJ554095	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KJ554095			Italy: Arno drainage	B			43.511 N 11.658 E	ZFMK:50224	GenBank
KJ554342	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KJ554342			Greece: Prespa drainage	A			40.829 N 21.098 E	ZFMK:55956	GenBank
KM287038	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM287038	Steinmann, Emmenbach	17-Oct-2012	Germany	A			50.8114 N 7.18271 E	SCEX04H10	GenBank
KM610823	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM610823	Lu Suxiang	07-Mar-2012	China: Yunnan, Baoshan, Longyang District, Xiaopingtian	B			24.97 N 98.868 E	0909412	GenBank

KM610824	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM610824	Lu Suxiang	07-Mar-2012	China: Yunnan, Baoshan, Longyang District, Xiaopingtian	B	Weitao Chen	24.97 N 98.868 E	0909519	GenBank
KM610857	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM610857	Lu Suxiang	07-Mar-2012	China: Yunnan, Baoshan, Longyang District, Xiaopingtian	B	Weitao Chen	24.97 N 98.868 E	0909425	GenBank
KM610865	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM610865	Lu Suxiang	07-Mar-2012	China: Yunnan, Baoshan, Longyang District, Xiaopingtian	B	Weitao Chen	24.97 N 98.868 E	0912819	GenBank
KM610868	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM610868	Lu Suxiang	07-Mar-2012	China: Yunnan, Baoshan, Longyang District, Xiaopingtian	B	Weitao Chen	24.97 N 98.868 E	0909434	GenBank
KR092385	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR092385	P. Davison, G. Copp	Feb-2013	United Kingdom: Hampshire	A		51.00 N 1.45 W		GenBank
KR477086	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR477086	C. Ratschan	2012	Austria: Upper Austria, Danube	A				GenBank
KR477241	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR477241	C. Ratschan	2012	Austria: Upper Austria, Danube	A				GenBank
KU885632	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KU885632			Taiwan	D				GenBank
KU942907	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KU942907			Taiwan	D				GenBank
KU942908	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KU942908			Taiwan	D				GenBank
KY231848	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KY231848			Spain	B				GenBank
KY231849	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KY231849			Spain	A				GenBank
LC506571	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/LC506571		2019-07-01	Egypt	A				GenBank
MF122650	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122650			China: Hunan, Changde	B				GenBank
MF122657	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122657			China: Hubei, Wuhan	A				GenBank
MF122660	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122660			China: Hubei, Wuhan	A				GenBank
MF122665	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122665			China: Hubei, Wuhan	A				GenBank
MF122668	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122668			China: Hubei, Wuhan	B				GenBank
MF122669	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122669			China: Hubei, Wuhan	B				GenBank
MF122670	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF122670			China: Hunan, Changde	B				GenBank

MF135855	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MF135855		Romania	B	J.Freyhof	Danube	45.0313 N 25.4198 E	54384	GenBank
MK560708	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MK560708		South Korea	D					GenBank
MK560709	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MK560709		South Korea	D					GenBank
MK560710	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MK560710		South Korea	D					GenBank
MN947229	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947229	Karabanov D.	Russia	A	Karabanov D.	Khabarovskiy kray, Bolshoy Ussuriyskiy Island	48.3323 N 134.8341 E	dk157_Amur	GenBank
MN947230	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947230	Karabanov D.	Russia	A	Karabanov D.	Khabarovskiy kray, Bolshoy Ussuriyskiy Island	48.3323 N 134.8341 E	dk158_Amur	GenBank
MN947231	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947231	Kulevskaya T.	Russia	A	Karabanov D.	Khabarovskiy kray, Petropavlovskoe Lake	48.5966 N 135.4588 E	dk159_Amur	GenBank
MN947232	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947232	Karabanov D.	Azerbaijan	B	Karabanov D.	Lenkoran, Boladi River	38.8821 N 48.7709 E	dk165_Azerbaijan1	GenBank
MN947233	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947233	Karabanov D.	Azerbaijan	A	Karabanov D.	Lenkoran, Boladi River	38.8821 N 48.7709 E	dk166_Azerbaijan1	GenBank
MN947234	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947234	Karabanov D.	Azerbaijan	A	Karabanov D.	Qazax?, Agstafa River	41.0586 N 45.2789 E	dk167_Azerbaijan2	GenBank
MN947237	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947237	Karabanov D.	Azerbaijan	B	Karabanov D.	Agstafa, Gara River	41.2789 N 45.1762 E	dk205_Azerbaijan3	GenBank
MN947238	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947238	Karabanov D.	Russia	A	Karabanov D.	Agstafa, Gara River	41.2789 N 45.1762 E	dk207_Azerbaijan3	GenBank
MN947239	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947239	Karabanov D.	Russia	A	Karabanov D.	Kabardino-Balkaria, Terek River	43.5025 N 44.0673 E	dk210_Terek	GenBank
MN947240	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947240	Pashkov A.	Russia	A	Karabanov D.	Rostov-on-Don, Kagalnik	47.0905 N 39.3202 E	dk211_Don	GenBank
MN947241	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947241	Pashkov A.	Russia	A	Karabanov D.	Rostov-on-Don, Kagalnik	47.0905 N 39.3202 E	dk212_Don	GenBank
MN947243	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MN947243	Karabanov D.	Georgia	A	Karabanov D.	Abkhazia, Kodori River	42.8357 N 41.1631 E	dk217_Abkhazia	GenBank
MT833839	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MT833839	Karabanov D.P.	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Don River Delta	47.0600 N 39.3097 E	d213_Ppar_Don	GenBank
MT833840	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MT833840	Karabanov D.P.	Russia	A	Kodukhova Yu.V., Karabanov D.P.	Don River Delta	47.0604 N 39.3011 E	d214_Ppar_Don	GenBank

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ СОЮЗНОГО КОРОЕДА *IPS AMITINUS* (EICHHOFF, 1872) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В ЗАПАДНО-СИБИРСКОМ РЕГИОНЕ ИНВАЗИИ

© 2026 Смирнов Н.А.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, 634055, Россия
e-mail: niknov918@gmail.com

Поступила в редакцию 30.01.2026. После доработки 25.03.2026. Принята к публикации 25.05.2026

В статье представлены результаты рекогносцировочного обследования кедровых насаждений Томской и Кемеровской областей, проведённого в 2025 г. с целью мониторинга распространения инвазионного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872). Установлено незначительное смещение границ инвазионного ареала на северо-восток Томской области, где новое местонахождение вредителя выявлено в окрестностях д. Орехово (Первомайский район). В Кемеровской области вид впервые обнаружен в горных лесах Тисульского района (вблизи д. Московка), а также отмечен в посёлке Шерегеш (Таштагольский район). Таким образом, за последние пять лет известная граница распространения *I. amitinus* в Западной Сибири сместилась в южном направлении примерно на 320 км. Отмечается, что есть высокий риск натурализации союзного короеда в горных кедровых массивах Кемеровской области с дальнейшим продвижением вредителя в Республику Алтай.

Ключевые слова: союзный короед, *Ips amitinus*, *Pinus sibirica*, Западная Сибирь, инвазия.
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-171-174

Введение

Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) – исконный представитель энтомофауны горных хвойных лесов Центральной Европы [Cognato, 2015], который в последние десятилетия стремительно распространяется за пределы первичного ареала. В результате естественного расселения во второй половине XX – начале XXI века вид прочно закрепился в северо-западных регионах России, где на данный момент не является массовым [Økland et al., 2019; Мандельштам, Селиховкин, 2020]. Однако с 2019 г. отмечена инвазия вредителя в Западную Сибирь, где он перешёл на новую кормовую породу – сосну кедровую сибирскую *Pinus sibirica* Du Tour [Kerchev et al., 2019], проявив высокую агрессивность. По последним данным, площадь очагов в припосёлковых и монопородных кедровниках превысила 3000 га [Керчев и др., 2021; Опасный вредитель..., 2022]. Учитывая высокую вредоносность вида в новом ареале, своевременный мониторинг является необходимым условием для

разработки эффективных лесозащитных мероприятий и сохранения уникальных кедровых лесов региона.

Материалы и методы

В июне-июле 2025 г. проведено рекогносцировочное обследование по перспективным направлениям распространения союзного короеда в припосёлковых и естественных кедровых насаждениях Томской и Кемеровской областей. В древостоях проведён осмотр состояния крон деревьев на предмет усыхания по вершинному типу, осмотр валежных ветвей и деревьев. Присутствие инвазионного вида в насаждениях подтверждалось обнаружением под корой особей, идентифицированных как *I. amitinus* по ряду морфологических признаков [Старк 1952; Kerchev et al., 2019]. Коллекционный материал (фиксированные в спирте имаго) хранится в лаборатории мониторинга углеродного баланса наземных экосистем ИМК-ЭС СО РАН (г. Томск).

Результаты

В Томской области наблюдается незначительное смещение границ ареала на северо-восток: новое местонахождение в д. Орехово Первомайского района (57.227096, 86.654844) (см. рис.) располагается приблизительно в 20 км от ранее известного очага чужеродного короеда в этом районе – д. Туендат [Керчев и др., 2021]. Короед обнаружен в кустарниково-зеленомошном лесу с примесью кедра. В результате обследования кедровых насаждений вблизи с. Тогур Колпашевского района (58.358218, 82.880165), с. Красный Яр Кривошеинского района (57.28899, 84.59830), оз. Малые Чертаны Первомайского района (57.508971, 85.950438) и с. Батурино Асиновского района (57.741985, 85.178902) вредитель не выявлен.

В Кемеровской области союзный короед впервые обнаружен в пихтово-кедровых горных лесах (черневая тайга) в Тисульском рай-

оне вблизи д. Московка (55.441404, 88.040722) и встречается вдоль туристического маршрута Московка – Макарацкий. На данный момент этот локалитет является самым восточным местом обнаружения *I. amitinus*.

Вторым местом обнаружения вида стал поселок Шерегеш Таштагольского района (52.940844, 87.995492), где отмечена находка в пределах населённого пункта с массовым заселением короедом дерева, поваленного при проведении земляных работ. Таким образом, известная граница обнаружения вида за последние 5 лет сместилась в южном направлении приблизительно на 320 км относительно ранее отмеченной д. Старая Балахонка Кемеровского района (55.542504, 85.884384) [Керчев и др., 2021]. При этом в результате обследования кедровых насаждений в г. Таштагол Таштагольского района (52.750840, 87.852743) поселений союзного короеда не обнаружено.

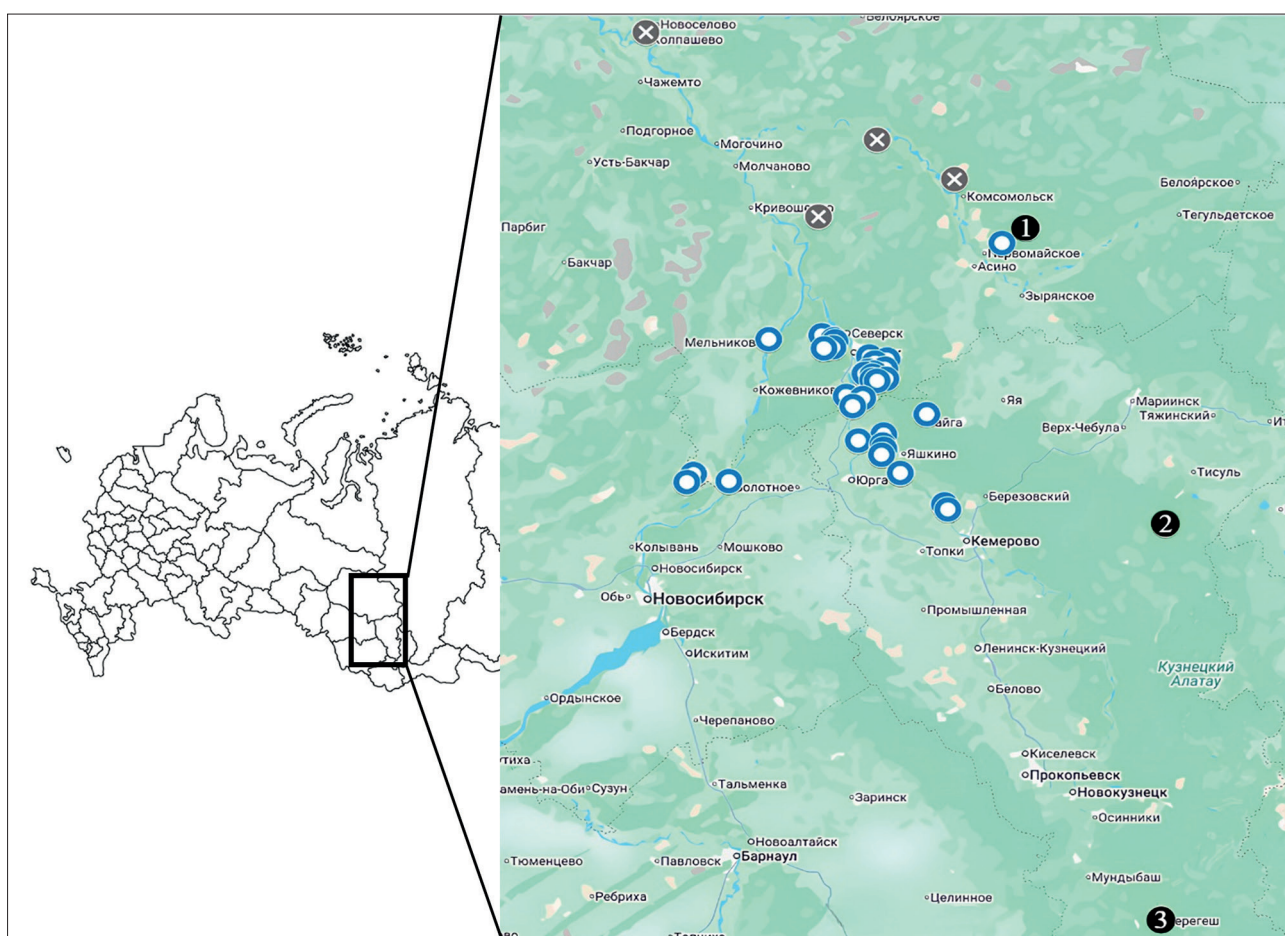


Рис. Ранее известные и новые точки обнаружения союзного короеда в Западной Сибири: круглые метки – ранее известные местообитания; крест – короед не обнаружен; залитые метки с цифрой – новые точки обнаружения: 1 – д. Орехово; 2 – д. Московка; 3 – пгт. Шерегеш.

Обсуждение

Ограниченное расширение ареала *I. amitinus* в северном направлении подтверждает предположение о неблагоприятных условиях для формирования его очагов массового размножения в естественных кедровниках равнинной таёжной зоны [Демидко и др., 2025]. На текущий момент затруднительно однозначно определить, отсутствует ли вредитель в обследованных кедровниках или популяция находится в лаг-фазе [Richardson, 2011]. Тем не менее риск дальнейшей экспансии при накоплении критической численности в сопредельных местообитаниях, особенно в близкой к естественным насаждениям д. Туендат, обуславливает необходимость продолжения мониторинга таёжных массивов Томской области.

В отличие от равнинной тайги, горно-таёжные экосистемы Кузбасса (Тисульский район) оказались уязвимы к инвазии: здесь *I. amitinus* вызывает массовое усыхание кедрово-пихтовых лесов. Высокая вредоносность в насаждениях черневой тайги может свидетельствовать о том, что специфические параметры горных ландшафтов в сочетании с климатическими факторами более южных широт создают подходящие условия для успешного закрепления вида в естественных лесах.

Существенная экспансия в южном направлении, несмотря на выраженную разобщённость кедровых древостоев, может указывать на роль антропогенного фактора – непреднамеренного переноса вредителя с неокоренной древесиной. Благодаря высокой адаптивности союзного короеда, выраженной в способности успешно осваивать различные типы ландшафтов [Cognato, 2015; Керчев и др., 2021], возможности преодолевать расстояния более 10 км [Koronen, 1980] и широкому кругу потенциальных хозяев [Smirnov, Kerchev, 2024] ожидается дальнейшая натурализация вида на юге Кемеровской области и его продвижение в кедровые массивы Республики Алтай.

Финансирование работы

Исследование поддержано в рамках проекта «Потоки и баланс углерода в лесных и болотных экосистемах юга таежной зоны За-

падной Сибири: комплексный мониторинг, анализ и прогноз» FWRG-2025-0002.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Демидко Д.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Кулаков С.С., Смирнов Н.А., Чернова Н.А. Факторы, способствующие появлению очагов массового размножения Союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в кедровых лесах Западно-Сибирской равнины // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 1. С. 36–59. DOI 10.35885/1996-1499-18-1-036-059. EDN CYGSZO.
- Керчев И.А., Кривец С.А., Бисирова Э.М., Смирнов Н.А. Распространение союзного короеда *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 4. С. 77–84. DOI 10.35885/1996-1499-2021-14-4-77-84. EDN OMIBJV.
- Мандельштам М.Ю., Селиховкин А.В. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны // Энтомологическое обозрение. 2020. Т. 99, № 3. С. 631–665.
- Опасный вредитель кедровых лесов Сибири. Томск: Центр защиты леса Томской области, 2022. <https://tomsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/opasnyy-vreditel-kedrovykhlesov-sibiri/>
- Старк В.Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. М.; Л.: Изд-во академии наук СССР. Т. 31: Короеды. 1952. 463 с.
- Cognato A.I. Biology, systematics, and evolution of *Ips* // In: Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species / Eds. F.E. Vega, R.W. Hofstetter. Oxford: Academic Press of Elsevier, 2015. P. 351–370.
- Kerchev I.A., Mandelshtam M.Yu., Krivets S.A., Ilinsky Yu.Yu. Small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a new alien species in West Siberia // Entomological Review. 2019. Vol. 99, no. 5. P. 639–644. DOI: 10.1134/S0013873819050075
- Koronen M. Distribution of *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera, Scolytidae) in Finland 1974–1979 // Notulae Entomologicae. 1980. Vol. 60. P. 223–225.
- Økland B., Flø D., Schroeder M., Zach P., Cocos D., Martikainen P., Siitonen J., Mandelshtam M.Y., Musolin D.L., Neuvonen S., Vakula J., Nikolov C., Lindelöw Å., Voolma K. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe //

Agricultural and Forest Entomology. 2019. Vol. 21, no. 3. P. 286–298.
Richardson D.M. Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton. Chichester; Hoboken: Wiley-Blackwell, 2011. 432 p.

Smirnov N.A., Kerchev I.A. Experimental rearing of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) on aboriginal Siberian coniferous species // Acta Biologica Sibirica. 2024. No. 10. P. 1699–1710. DOI 10.5281/zenodo.14468138. EDN LRRJIS.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *IPS AMITINUS* (EICHHOFF, 1872) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) IN THE WEST SIBERIAN INVASION RANGE

© 2026 Smirnov N.A.

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Tomsk 634055, Russia
e-mail: niknov918@gmail.com

The article presents the results of a reconnaissance survey of Siberian pine stands in the Tomsk and Kemerovo regions conducted in 2025 to monitor the spread of the invasive bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872). A slight northeastward shift in the boundaries of the invasive range was established in the Tomsk region, where a new locality of the pest was identified in the vicinity of Orekhovo (Pervomaysky District). In the Kemerovo region, the species was recorded for the first time in the mountain forests of the Tisulsky District (near Moskovka) and was also found in the Sheregesh urban-type settlement (Tashtagolsky District). Thus, over the past five years, the known distribution limit of *I. amitinus* in Western Siberia has shifted approximately 320 km southward. It is noted that there is a high risk of further naturalization of the small spruce bark beetle in the mountain Siberian pine massifs of the Kemerovo region, with potential of further expansion into the Altai Republic.

Keywords: small spruce bark beetle, *Ips amitinus*, *Pinus sibirica*, West Siberia, invasion .

МЕТАЦЕРКАРИИ ТРЕМАТОДЫ *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) КАК БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СТАТУСА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) В ДВУХ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ

© 2026 Тютин А.В.^{a,*}, Шляпкин И.В.^a, Морозова Д.А.^{a,b}, Базаров М.И.^a,
Медянцева Е.Н.^a, Тютин В.А.^c

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742, Россия

^bДарвинский государственный природный биосферный заповедник, Вологодская область, 162723, Россия

^cСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034, Россия

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.10.2025. После доработки 05.05.2026. Принята к публикации 08.05.2026

Предпринята попытка использовать метацеркарии трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) для оценки миграционной активности сеголетков и взрослых экземпляров натурализовавшейся в бассейне Верхней Волги теплолюбивой пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840). В лимнических условиях большого озеровидного Рыбинского водохранилища нагульные миграции *C. cultriventris* проявились сравнительно слабо, что, вероятно, связано с необходимостью образовывать локальные субпопуляционные нерестовые группировки в небольших речных плёсах. В 2020 г. встречаемость метацеркарий в центральной части Рыбинского водохранилища из-за редких контактов с прибрежными поселениями первого промежуточного хозяина трематоды – понто-азовского переднежаберного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) оказалась на уровне 1.75% у сеголетков и на уровне 2.65% у взрослых особей *C. cultriventris*. В лотических условиях верхнего участка Горьковского водохранилища, относимого к долинному типу, встречаемость метацеркарий в выборках сеголетков *C. cultriventris* варьировала в 2020 г. в диапазоне 38.46–48.95%. В данном водоёме способность к совершению протяжённых нагульных миграций проявляется у молоди *C. cultriventris* уже в первые месяцы жизни (относительно крупные особи-доминанты). На примере средней части Горьковского водохранилища изучена возможность применения *A. muehlingi* в качестве биологического индикатора, указывающего на наличие в выборках физиологически слабых особей-аутсайдеров. В сформировавшихся здесь наиболее крупных очагах апофаллёза встречаемость метацеркарий не превысила 68.97% у сеголетков, хотя достигла уровня ~100.00% у взрослых особей *C. cultriventris*. Большие различия в значениях показателей заражённости можно связать с селективным выеданием ихтиофагами части наиболее заражённых относительно слабых сеголетков-аутсайдеров. В частности, заражённые максимально интенсивно (≥ 50 экз. метацеркарий) сеголетки *C. cultriventris* отсутствовали в уловах пелагическим тралом в пределах зоны влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС, однако были найдены в выборке, собранной на защитных решётках водозабора ГРЭС, т.е. среди наименее склонных к миграциям и не попавших под серьёзный пресс пелагических рыб-ихтиофагов особей.

Ключевые слова: вселенцы, пресноводная форма черноморско-каспийской тюльки, паразиты, очаги апофаллёза, Рыбинское водохранилище, Горьковское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-175-188

Введение

К важным негативным последствиям расселения чужеродных видов гидробионтов относят распространение сопутствующих им гельминтов. По этой причине в перечень наиболее опасных инвазионных видов

был включён пресноводный понто-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), широко расселившийся за последние годы во многих водоёмах Европейской части России [Самые опасные..., 2018]. Для экосистем водохранилищ бассейна Верхней Волги,

изучение представителей класса Trematoda, ассоциированных с данным моллюском на стадии партенит, стало актуальным уже на рубеже XX и XXI веков. При этом особенно заметным был быстрый рост численности популяций трематод рода *Apophallus* Lühe, 1909 [Tyutin et al., 2013; Бисерова, 2016; Zhokhov et al., 2019]. В частности, в Горьковском водохранилище (вдхр.) уже к 2014 г. в популяции пресноводной формы черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Pisces, Clupeidae) показатели заражённости метацеркариями *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) оценивались как одни из самых высоких среди рыб водоёмов Центральной России [Бисерова, 2016]. Важно подчеркнуть, что трематоды рода *Apophallus* могут быть патогенными и для окончательных хозяев: рыбацких птиц, млекопитающих, человека [Odening, 1970; Ivanov, 2008; Hung et al., 2013]. Поскольку второй представитель рода *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) в бассейне Верхней Волги получил меньшее распространение, именно регистрация у рыб метацеркарий *A. muehlingi* на начальных этапах натурализации *L. naticoides* в верхневолжских водохранилищах была своеобразным индикатором формирования любого постоянного поселения этого южного моллюска-вселенца [Tyutin et al., 2013, 2022, 2023a, 2023b, 2024, 2026]. По нашему мнению, именно способность паразитировать на стадии метацеркарии у пошагово с юга на север осваивавшей волжские водохранилища *C. cultriventris* могла быть одной из причин довольно быстрого, даже по сравнению с низовьями р. Волга [Ivanov, 2008], развития верхневолжских очагов апофаллёза, к настоящему времени – одной из основных разновидностей «чёрно-пятнистых» заболеваний рыб [Tyutin et al., 2023a]. В условиях Верхней Волги, особенно в большом по площади Рыбинском вдхр., *C. cultriventris*, как короткоциклового облигатный планктофаг, в процессе натурализации проявила себя как очень успешный пищевой конкурент моллюды местных видов рыб и стала важнейшим объектом питания рыб-ихтиофагов, способным давать очень значительные всплески численности в благоприятные для её нереста

годы [Рыбы Рыбинского..., 2015; Gerasimov et al., 2023b]. Степень патогенности метацеркарий *A. muehlingi* для *C. cultriventris* не ясна до сих пор. Отчасти это связано с тем, что из-за растянутого во времени порционного нереста для *C. cultriventris* в условиях верхневолжских водохранилищ не вполне очевидна даже естественная для стайных рыб дифференцировка группировок сеголетков на отстающих в росте аутсайдеров и более крупных лидеров. Ранее было показано, что в бассейне Верхней Волги распределение метацеркарий *A. muehlingi* у *C. cultriventris* может быть очень неравномерным и различаться даже в примерно одинаковых по плотности популяциях, сформировавшихся в соседних водохранилищах [Tyutin et al., 2013, 2023a; Структура и функционирование..., 2018]. Поскольку помимо *A. muehlingi* в верхневолжских популяциях *C. cultriventris* обычно регистрируются только единичные экземпляры метацеркарий 1–2 видов местных трематод, представляется важным проанализировать причины формирования такого перерасеянного распределения метацеркарий *A. muehlingi*. Учитывая, что наиболее заражённые физиологически слабые особи *C. cultriventris* должны селективно элиминироваться ихтиофагами, особый интерес вызывает паразитологическая ситуация в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (средняя часть Горьковского вдхр.). В этой зоне, которая остаётся одним из наиболее привлекательных мест нагула рыб многих видов, были отмечены пелагические группировки сеголетков *C. cultriventris* с максимальной для акватории Горьковского вдхр. длиной тела и весьма перерасеянное распределение метацеркарий *A. muehlingi* [Tyutin et al., 2023a]. При работе в режиме максимальной нагрузки сброс подогретой воды из водоемов-охладителей Костромской ГРЭС в Горьковское вдхр. может обеспечивать разницу температур в 5–8°C по сравнению с фоновыми значениями, что обычно приводит к повышению плотности многовидовых скоплений рыб в этой части акватории [Голованов, Базаров, 2008; Gerasimov et al., 2023a].

Цель работы – на примере Рыбинского и Горьковского водохранилищ изучить возможность использования метацеркарий

A. muehlingi в качестве биологических индикаторов миграционной активности разновозрастных особей пресноводной формы *C. cultriventris*, а также для оценки общего физиологического и иммунологического статуса разновозрастных особей этого вида рыб.

Материал и методы

Районы проведения исследований. Основной сбор материала для данного исследования был проведён в северной части Горьковского и центральной части Рыбинского водохранилищ в ходе летне-осенних экспедиционных рейсов НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев» (см. рис.). Наиболее подробно в статье описываются выборки сеголетков *Clupeonella cultriventris*, отловленные в речном и переходном участках Горьковского вдхр. в конце сентября 2020 г. В акватории Рыбинского вдхр. аналогичные пелагические траления были проведены в озеровидной части водоёма в июле 2020 г. Для сравнительного анализа многолетней динамики апофаллэза в Рыбинском вдхр. использованы результаты мониторинга популяции *C. cultriventris* этого



Рис. Схема расположения мест отлова пелагических выборок *Clupeonella cultriventris* в 2020 г.: *Рыбинское водохранилище*: 1 – северная граница участков пелагических тралений в центральной части водоёма (58°40' с.ш., 38°15' в.д.); 2 – южная граница участков тралений в центральной части водоёма (58°18' с.ш., 38°15' в.д.); 3 – условный центр озеровидной центральной части водоёма (58°30' с.ш., 38°30' в.д.); 4 – приплотинная часть водоёма (58°10' с.ш., 38°45' в.д.); *Горьковское водохранилище*: 5 – верхняя часть речного участка водоёма (от 58°01' с.ш., 39°06' в.д. до 57°45' с.ш., 40°34' в.д.); 6 – верхняя часть переходного участка водоёма (выше зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, от 57°46' с.ш., 40°43' в.д. до 57°38' с.ш., 41°04' в.д.); 7 – средняя часть переходного участка водоёма (локальная зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, 57°28' с.ш., 41°21' в.д.).

водоёма, проводившегося с 2007 по 2017 г., часть из которых была кратко описана ранее [Структура и функционирование..., 2018]. Все траления выполнялись в стандартных точках (из числа включённых в сетку траловых станций лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук) [Gerasimov et al., 2023a, 2023b; Tyutin et al., 2023a]. При отлове выборок *C. cultriventris* во всех случаях были использованы пелагические тралы с шагом ячеи (в кутке) не более 4–6 мм, горизонтальным раскрытием 12–17 м и вертикальным раскрытием ~2 м. Для уточнения распределения метацеркарий *Apophallus muehlingi* у разновозрастных особей *C. cultriventris* в районе влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС дополнительно использована выборка рыб, собранная в ноябре 2019 г. на защитных решётках водозабора данной электростанции (точка № 7 на рис.).

Общие методические подходы к обработке проб. Перед неполным гельминтологическим вскрытием у всех особей измеряли длину тела до конца чешуйного покрова и для каждой из анализируемых размерно-возрастных групп рыб или их интегральный выборки определяли диапазон разброса значений длины тела (1 min–max, мм). Поскольку половозрелые экземпляры *C. cultriventris* в нашем материале были представлены в основном особями возраста 1+, а особи 2+ в уловах или отсутствовали, или встречались единично, рассматривается единая возрастная группа – «взрослые особи». В большинстве случаев для более подробного анализа размерно-возрастной динамики заражённости метацеркариями *A. muehlingi* интегральные выборки одновозрастных рыб разделяли на две примерно равные по объёму группы – некрупных и сравнительно крупных особей. При этом исходили из постулата, что у стайных рыб, не имеющих выраженного полового диморфизма, проигрывающие в конкурентной борьбе и отстающие в росте сеголетки или двухлетки могут заведомо рассматриваться в качестве аутсайдеров, исходно уступающих особям-доминантам по физиологическим параметрам [Slivko et al., 2021; Mikheev, 2023]. Определе-

ние видовой принадлежности метацеркарий рода *Aporhallus* было проведено по их оригинальным описаниям с учётом последующих систематических уточнений [Odening, 1970; Определитель..., 1987; Sándor et al., 2017]. Для корректного сравнения полученных в разные годы данных общий уровень заражённости рыб оценивали по количеству полностью развитых и достигших инвазионности метацеркарий, имеющих сформированные зачатки гонад (обычный размер таких окружённых чёрным пигментом цист 0.20–0.30×0.30–0.35 мм). При вскрытиях рыб были использованы световые биологические микроскопы МБС-9 и МБС-10. При уточнении видовой принадлежности найденных метацеркарий и стадий их развития – световые микроскопы МБИ-3 и OLYMPUS-CX23LEDRFS1. Некоторые методические подходы частично описаны в предыдущей статье по данной тематике [Tyutin et al., 2023a].

Математическая и статистическая обработка результатов. Обработка результатов проведена с применением стандартных методик [Bush et al., 1997; Sokal, Rohlf, 2012]. В качестве основного показателя, характеризующего уровень заражённости, использовали встречаемость метацеркарий в выборках рыб (the infection prevalence – доля заражённых особей от общего числа исследованных экземпляров с расчётом стандартной статистической ошибки, $P \pm SE$, %). В работе также использован показатель интенсивности заражения метацеркариями – число паразитов в отдельных экземплярах хозяина. 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 использован индекс обилия метацеркарий (the abundance – среднее количество паразитов на одну исследованную особь хозяина с расчётом стандартной статистической ошибки доли, $A \pm SE$). Степень статистической значимости различий арифметических средних оценивали по непараметрическому тесту Краскела – Уоллиса для независимых переменных (Kruskal – Wallis H-test, 2-tailed). Оценку статистиче-

ской значимости различий между выраженными в процентах долями (встречаемость метацеркарий) провели по непараметрическому χ^2 -критерию Пирсона (Pearson's Chi-square test). Использован наиболее распространённый в ихтиопаразитологии уровень значимости $p < 0.05000$.

Результаты

Использование метацеркарий трематоды *Aporhallus muehlingi* при определении общего физиологического статуса разновозрастных особей *Clupeonella cultriventris* (на примере выборок из Горьковского вдхр.). Обеднённая паразитофауна пресноводной формы *C. cultriventris*, не сохранившей при натурализации в верхневолжских водохранилищах ни одного вида паразитов из числа специфичных для сельдевых рыб, позволяет рассматривать отношения в системе *A. muehlingi* – *C. cultriventris* как на популяционном, так и на организменном уровне практически в чистом виде. Наиболее интересные, на наш взгляд, результаты были получены в точке № 7 (см. рис.). Именно точку № 7 как зону максимального влияния тёплых сбросных вод Костромской ГРЭС можно принять за условный центр сформировавшегося в акватории Горьковского вдхр. наиболее крупного очага апофаллёза (в пределах участка от г. Кострома до г. Плёс протяжённостью ~70 км). Основные данные по варибельности значений встречаемости и индекса обилия метацеркарий *A. muehlingi* в выборках сеголетков и взрослых особей *C. cultriventris*, собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС, а также отловленных пелагическим тралом в наиболее близких к ГРЭС стандартных точках пелагического лова (траления вблизи от г. Волгореченск), приведены нами в табл. 1.

Важно подчеркнуть, что при описании материала по Горьковскому вдхр. выборки *C. cultriventris* из пелагических уловов в русловой части водоёма следует рассматривать как состоящие из наиболее склонных к совершению нагульных миграций особей и, как следствие, максимально доступных для весьма многочисленных в зоне влияния тёплых вод ГРЭС рыб-ихтиофагов (особенно взрослых особей судака – *Sander lucioperca*

Таблица 1. Различия в значениях показателей заражённости метацеркариями *Aporhalls muehlingi* у разновозрастных сеголетков и взрослых особей *Clupeonella cultriventris* из средней части переходного участка Горьковского водохранилища (точка № 7 на рис.)

Параметры выборок	Размерные группы <i>C. cultriventris</i>		Статистическая значимость различий
	Некрупные особи	Крупные особи	
<i>Сеголетки, n = 31 (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	16	15	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	25–49	50–58	
$P \pm SE$, %	43.75±12.41	60.00±12.65	$\chi^2 = 0.82, p > 0.36558$
IR min–max, экз.	2–73	1–67	
$A \pm SE$	9.51±4.64	18.87±6.75	$H = 0.83, p > 0.36326$
<i>Сеголетки, n = 116 (пелагический трал в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, сентябрь 2020 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	55	61	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	24–44	46–57	
$P \pm SE$, %	56.36±6.69	80.33±5.09	$\chi^2 = 7.76, p < 0.00536^*$
IR min–max, экз.	1–31	1–48	
$A \pm SE$	5.53±1.03	10.98±1.16	$H = 13.48, p < 0.00025^*$
<i>Взрослые особи, n = 37 (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС, ноябрь 2019 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	19	18	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	60–64	65–75	
$P \pm SE$, %	78.95±9.35	100.0	–
IR min–max, экз.	8–110	2–23	
$A \pm SE$	29.32±6.42	8.94±1.58	$H = 5.19, p < 0.02268^*$
<i>Взрослые особи, n = 13 (пелагический трал в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС, сентябрь 2020 г.)</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	6	7	
$l_{\text{рыб}}$ min–max, мм	62–69	72–82	
$P \pm SE$, %	100.00	100.00	–
IR min–max, экз.	1–47	3–23	
$A \pm SE$	14.83±7.35	11.71±2.91	$H = 0.08, p > 0.77509$

Примечание. $n_{\text{рыб}}$ – число исследованных особей; $l_{\text{рыб}}$ min–max – диапазон разброса значений длины тела; $P \pm SE$ – встречаемость метацеркарий; IR min–max – диапазон разброса индивидуальных значений интенсивности заражения в конкретной размерной группе рыб; $A \pm SE$ – индекс обилия метацеркарий; * – различия между двумя размерными группами по данному показателю заражённости (в строках) статистически значимы; «–» – недостаточно данных для статистического анализа.

Linnaeus, 1758). К сожалению, очень небольшое число взрослых *C. cultriventris* в пелагических траловых уловах и полное отсутствие среди них незаражённых экземпляров не позволяет категорично утверждать, что результаты исследования этой возрастной выборки действительно отразили реальную природную картину распределения метацеркарий в этой возрастной группе. Различие по индексу обилия (13.15±3.59 при $n = 13$) с выборкой сеголетков (8.39±0.82 при $n = 116$) оказалось статистически незначимым ($N = 129, H = 2.44, p > 0.11855$).

Судя по структуре уловов в русловой части Горьковского вдхр., а также по очень высокой встречаемости метацеркарий (~100.00%), основная масса взрослых особей *C. cultriventris* (за исключением единично представленных в уловах, видимо, наиболее слабых экземпляров) успешно избежала попадания в пелагический трал. Из-за этого детально анализировать данные по заражённости взрослых особей *C. cultriventris* в пелагиали сложно, однако по значениям максимальной интенсивности заражения и индекса обилия метацеркарий эта выборка выглядит

очень однородной. В выборке взрослых рыб, собранных с защитных решёток водозабора ГРЭС, размерная группа некрупных особей (с длиной тела 60–64 мм, при максимальном значении интенсивности заражения 110 экз.) по значению индекса обилия метацеркарий статистически значимо превзошла группу сравнительно крупных экземпляров. Группа относительно крупных особей с защитных решёток водозабора ГРЭС (с длиной тела 65–75 мм) по всем показателям заражённости оказалась сходной с взрослыми особями из уловов пелагическим тралом. Это может быть результатом активного перемещения наиболее крупных экземпляров *C. cultriventrис* из русловой части водоёма, где они подвержены прессу рыб-ихтиофагов, к береговой линии и обратно. Следует отметить, что интенсивность заражения у таких активных мигрантов не превысила 50 экз. метацеркарий.

Различия между двумя размерными группами сеголетков из пелагических уловов оказались статистически значимыми и по значениям встречаемости, и по значениям индекса обилия. Сравнение размерных групп сеголетков с защитных решёток Костромской ГРЭС не дало статистически значимых различий, но, вероятно, только из-за небольшого объёма выборки. В обоих случаях значения индекса обилия метацеркарий в группах крупных сеголетков оказались примерно в 2 раза выше по сравнению с группами некрупных сеголетков. Большие разбросы длины тела сеголетков *C. cultriventrис* (от 24 до 58 мм) отчасти предопределены исходно-порционным нерестом, характерным для этого вида рыб, отчасти являются результатом последующей дифференцировки на группы отстающих в росте относительно мелких особей-аутсайдеров и сравнительно крупных особей-доминантов. Как следствие, общий пресс хищников и селективное выедание наиболее заражённых аутсайдеров примерно одинаково проявились в группе крупных сеголетков и в группе некрупных сеголетков. В целом у сеголетков, собранных на защитных решётках водозабора ГРЭС, значения встречаемости метацеркарий оказались на 15–20% ниже, а диапазоны разброса значений индивидуальной интенсивности заражения и значения индекса обилия

метацеркарий примерно в 2 раза выше, чем в аналогичных размерных группах сеголетков из пелагических тралов.

Из показателей заражённости для выявления селективной смертности наиболее информативен индекс обилия. Так, у сеголетков, собранных на защитных решётках водозабора ГРЭС, его повышенные значения напрямую связаны с присутствием сильно заражённых особей (с числом метацеркарий ≥ 50 экз.) в обеих размерных группах. Подобные особи не выявлены при исследовании траловых уловов. Для интегральной выборки ($n = 31$ экз.) сеголетков, собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС, встречаемость метацеркарий оказалась на уровне $51.61 \pm 8.98\%$ при индексе обилия 14.01 ± 4.07 . По показателям заражённости в интегральной выборке взрослых особей ($n = 37$ экз.) можно отметить, что, несмотря на более высокое значение встречаемости метацеркарий ($89.61 \pm 8.98\%$), возрастное накопление метацеркарий у *C. cultriventrис* проявилось относительно слабо (рост индекса обилия только до 19.41 ± 3.74). Значения встречаемости метацеркарий у сеголетков и взрослых особей различаются на весьма высоком уровне статистической значимости ($\chi^2 = 11.83$, $p < 0.00059$), хотя различие между значениями индекса обилия выражено менее чётко ($N = 68$, $H = 5.27$, $p < 0.02166$).

Оценка миграционной активности *C. cultriventrис* в Горьковском и Рыбинском водохранилищах по наличию метацеркарий *A. muehlingi*. Значения интенсивности заражения иногда довольно сложно использовать для оценки миграционной активности даже у сеголетков. Так, различие в уровнях заражённости 1–48 экз. метацеркарий в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС (точка № 7 на рис.) и 1–38 экз. метацеркарий в верхней части речного участка Горьковского вдхр. (точка № 5 на рис.) малоинформативно. Для выявления миграций *C. cultriventrис* гораздо рациональнее использовать значения встречаемости метацеркарий. Регистрация относительно высокой встречаемости метацеркарий в местах водоёмов, где гидробиологами не были выявлены постоянные поселения моллюска *Lithoglyphus naticoides*,

Таблица 2. Встречаемость ($P \pm SE$, %) метацеркарий *Aporhallus muehlingi* у сеголетков и взрослых особей *Clupeonella cultriventris* из центральной части Рыбинского водохранилища и разных участков Горьковского водохранилища

Параметры выборок	Возрастные выборки <i>C. cultriventris</i>		Сроки сбора материала
	0+	1+, 2+	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	624	133	Лето и осень 2007 г.
$P \pm SE$, %	0.81 ± 0.36	0.00	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	874	378	Лето и осень 2008 г.
$P \pm SE$, %	0.00	0.26 ± 0.26	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	78	2	Лето и осень 2009 г.
$P \pm SE$, %	0.00	0.00	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	752	683	Лето и осень 2010, 2011, 2017 гг.
$P \pm SE$, %	0.00	0.00	
<i>Центральная часть Рыбинского водохранилища</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	57	113	Июль 2020 г.
$P \pm SE$, %	1.75 ± 1.74	2.65 ± 1.51	
<i>Верхняя часть речного участка Горьковского водохранилища*</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	104	0	Сентябрь 2020 г.
$P \pm SE$, %	38.46 ± 4.77	–	
<i>Верхняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона выше влияния тёплых вод Костромской ГРЭС)*</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	143	0	Сентябрь 2020 г.
$P \pm SE$, %	48.95 ± 4.18	–	
<i>Средняя часть переходного участка Горьковского водохранилища (зона влияния тёплых вод Костромской ГРЭС)**</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	116	13	Сентябрь 2020 г.
$P \pm SE$, %	68.97 ± 4.31	100.00 ± 0.00	
<i>Защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС***</i>			
$n_{\text{рыб}}$, экз.	31	37	Ноябрь 2019 г.
$P \pm SE$, %	51.61 ± 8.98	89.19 ± 5.11	

Примечание. Основные обозначения, как в табл. 1. * – данные по пелагическим уловам в этих участках (точки № 5 и 6 на рис.) частично описаны в ранее опубликованной статье [Tyutin et al, 2023a]; ** – более подробные данные по этой точке пелагических тралений приведены в табл. 1; *** – во всех разделах данной таблицы, кроме последнего (защитные решётки водозабора Костромской ГРЭС), приведены результаты исследования выборок *C. cultriventris* из уловов пелагическим тралом.

позволяет говорить о факте миграции рыб в эти точки (табл. 2).

В 2020 г. условия для реализации жизненного цикла трематоды *A. muehlingi* в точке № 7 можно считать вполне благоприятными. Высокая встречаемость метацеркарий у сеголетков *C. cultriventris* из пелагических уловов (68.97%) позволяет говорить о существовании стабильного очага апофаллёза. За счёт склонности части сеголетков-доминантов к миграциям против течения в верхней ча-

сти переходного участка Горьковского вдхр. (выше зоны влияния тёплых вод Костромской ГРЭС – точка № 6 на рис.) значение этого показателя оказалось только незначительно ниже – 48.95%. Даже в верхней части речного участка Горьковского вдхр. (точка № 5) встречаемость метацеркарий (38.46%) менее чем в 2 раза уступила значению этого показателя в точке № 7. Отличия уровня заражённости *C. cultriventris* из верхнего участка Горьковского вдхр. (точка № 5 на рис.) от показате-

лей, полученных в 2020 г. для центральной части более северного Рыбинского вдхр. (точки № 1–3 на рис.), носят гораздо более принципиальный характер. Статистическое сравнение двух водохранилищ по значениям встречаемости метацеркарий в интегральных выборках сеголетков ($n = 104$ и $n = 57$ соответственно) выявило высокий уровень значимости различий ($\chi^2 = 26.14$, $p < 0.00001$). При этом в Рыбинском вдхр. у сеголетков *C. cultriventris* был найден только 1 экз. метацеркарий, а у взрослых особей интенсивность заражения не превысила 1–3 экз. Как следствие, индекс обилия оказался очень низким как у молоди (0.02 ± 0.02 при $n = 57$), так и у взрослых особей (0.05 ± 0.03 при $n = 113$). Возрастные различия в данном случае оказались статистически незначимыми и по значениям встречаемости метацеркарий ($\chi^2 = 0.13$, $p > 0.71459$), и по значениям индекса обилия ($N = 170$, $H = 0.01$, $p > 0.92111$).

Важно подчеркнуть, что до настоящего времени по результатам гидробиологического мониторинга постоянные поселения моллюска *L. naticoides* зарегистрированы

только в Волжском плёсе водоёма, тогда как *C. cultriventris* склонна образовывать локальные субпопуляционные нерестовые группировки во всех трёх речных плёсах. В центральной части Рыбинского вдхр. в 2020 г. метацеркарии *A. muehlingi* были зарегистрированы у *C. cultriventris* после длительного перерыва, однако такие случаи были редкими даже при больших всплесках численности этого короткоциклового вида рыб на ранних этапах натурализации. Для лучшего понимания данных, приведённых в табл. 2, они дополнены табл. 3, в которой приведены результаты исследования выборок *C. cultriventris* из пелагических тралов, выполненных в 2007–2010 гг. непосредственно в речных плёсах Рыбинского вдхр.: Моложском (западном), Шекснинском (северном) и Волжском (южном).

Так, в 2007 г., при высокой численности сеголетков *C. cultriventris* в Волжском плёсе некоторые из них мигрировали в южный участок центральной части Рыбинского вдхр. В 2008 г. был зарегистрирован массовый уход взрослых особей южной нерестовой группировки

Таблица 3. Встречаемость ($P \pm SE$, %) метацеркарий *Aporhollus muehlingi* у сеголетков и взрослых особей *Clupeonella cultriventris* в речных плёсах Рыбинского водохранилища на начальных этапах натурализации (2007–2010 гг.)

Возрастные группы <i>C. cultriventris</i>	Речные плёсы Рыбинского водохранилища		
	Моложский	Шекснинский	Волжский
<i>Лето и осень 2007 г.</i>			
0+	0.00 (358)	0.00 (531)	5.00±0.50 (2082)
1+, 2+	0.00 (467)	0.00 (62)	0.70±0.30 (965)
<i>Лето и осень 2008 г.</i>			
0+	0.00 (1205)	0.00 (288)	0.30±0.10 (1931)
1+, 2+	1.50±0.40 (796)	1.40±0.40 (1086)	1.10±1.10 (88)
<i>Лето и осень 2009 г.</i>			
0+	–	–	0.80±0.60 (253)
1+, 2+	–	–	0.60±0.40 (475)
<i>Лето и осень 2010 г.</i>			
0+	–	–	0.40±0.20 (694)
1+, 2+	–	–	0.80±0.60 (245)

Примечание. Основные обозначения, как в табл. 1. В скобках везде указано число исследованных рыб – $n_{\text{рыб}}$ экз.; «–» – отсутствие данных. Во всех разделах табл. приведены результаты исследования выборок из уловов пелагическим тралом; ранее часть этих данных приводилась в виде кратких обзоров [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2023a].

ровки в другие речные плёсы. При этом метацеркарии *A. muehlingi* были зарегистрированы у взрослых особей как в Моложском, так и в Шекснинском плёсе, а также «на проходе» – в центральной части водоёма. Численность популяции *C. cultriventrис* в 2020 г. была относительно невысокой. Отлов и сеголетков, и взрослых особей был проведён вблизи географического центра водохранилища (в основном у затопленных населённых пунктов с. Пчелье, с. Красное, с. Всехсвятское). Обнаружение метацеркарий *A. muehlingi* у трёх взрослых особей *C. cultriventrис* в озеровидной центральной части водоёма в 2020 г. теоретически можно объяснить протяжённой нагульной миграцией этих рыб из Волжского плёса. Однако находку этого паразита у не крупного сеголетка (с длиной тела 27 мм) логичнее связать с развитием пока не выявленного при гидробиологическом мониторинге водоёма нового постоянного поселения моллюска *L. naticoides* за пределами Волжского плёса – непосредственно в приплотинной части Рыбинского вдхр. (участок № 4 на рис.). Первичная интродукция моллюска в этот участок водоёма видимо произошла ещё в 2007 г. Однако плотность этого приплотинного поселения *L. naticoides* до настоящего времени явно не очень высока и не обеспечивает высокой заражённости локальных группировок рыб.

Обсуждение

Важно подчеркнуть, что ещё в 2005 г. ситуация по апофаллёзу на большей части акватории Горьковского вдхр. была относительно благополучной [Tyutin et al., 2013, 2023a]. В этот период в пелагических выборках *Clupeonella cultriventrис* метацеркарии *Apophallus muehlingi* встречались только в средней части водоёма (усреднённое по нескольким точкам тралений значение встречаемости – 31.80%, интенсивность заражения – не более 1–8 экз.). Однако уже в 2014 г. встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* у взрослых особей *C. cultriventrис* достигла уровня 84.00% при индексе обилия – 48.00 [Бисерова, 2016]. Судя по полученным нами в 2019–2020 гг. результатам, можно говорить о том, что в среднем участке Горьковского

вдхр. (относительно к переходному типу по режиму проточности) сохраняются благоприятные условия для реализации жизненного цикла *A. muehlingi*. Основной причиной этого, вероятно, является тепловое загрязнение, приводящее к развитию достаточно плотных поселений теплолюбивого и умеренно реофильного моллюска *Lithoglyphus naticoides* [Tyutin et al., 2023a, 2024]. Помимо тёплых вод из водоёмов-охладителей Костромской ГРЭС в Горьковское вдхр. поступают подогретые сбросные воды бытовых и промышленных стоков крупных населённых пунктов (г. Ярославль, г. Кострома, г. Волгореченск, г. Плёс и др.).

Однако даже в границах крупного очага апофаллёза использование метацеркарий *A. muehlingi* для выявления дифференцировок группировок сеголетков *C. cultriventrис* на отстающих в росте физиологически и иммунологически относительно слабых аутсайдеров и более крупных лидеров оказалось довольно сложным. Даже в зоне действия тёплых вод Костромской ГРЭС процесс этой дифференцировки «маскируется» растянутым во времени порционным нерестом *C. cultriventrис*. Тем не менее наличие физиологически и иммунологически слабых аутсайдеров можно считать подтверждённым – заметным снижением показателей заражённости при воздействии на пелагические группировки *C. cultriventrис* пресса рыб-ихтиофагов. В частности, различие между значениями индекса обилия метацеркарий у отловленных в русловой части Горьковского вдхр. и собранных на защитных решётках водозабора Костромской ГРЭС сеголетков тюльки оказалось почти двукратным (8.39 экз. против 14.01 экз.). У взрослых особей тюльки это различие оказалось выражено в меньшей степени (13.15 экз. против 19.41 экз.). По нашему мнению, в других участках верхневолжских водохранилищ сеголетков *C. cultriventrис*, не способных эффективно противостоять развитию до состояния инвазионности большого числа метацеркарий *A. muehlingi*, также можно рассматривать в качестве изначально наиболее слабых на организменном уровне особей (имеющих сравнительно невысокий физиолого-иммунологический статус).

Хорошо известно, что у сеголетков рыб заражение метацеркариями некоторых видов трематод может идти по пути быстрого формирования агрегированного распределения – за счёт прогрессирующего накопления после первых случаев попадания паразитов в организм хозяина [Mikheev, 2023]. Для гельминтов это зачастую значительно повышает возможность манипулирования поведением рыбы: как с целью повышения вероятности повторного заражения, так и с целью повышения вероятности попасть в итоге в definitivoного хозяина-ихтиофага. Обычно такие процессы наиболее заметны в группах сеголетков-аутсайдеров – у исходно наименее активных и наименее агрессивных особей, которые, проигрывая конкуренцию за пищу, постепенно отстают в росте. В нашем материале патогенность *A. muehlingi* для сеголетков *C. cultriventris* проявилась не столь явно, хотя даже в зоне действия тёплых вод Костромской ГРЭС была зарегистрирована локализация метацеркарий не только в подкожном слое мускулатуры, но и в её глубине, а также вдоль костей скелета и на позвоночнике.

Как уже отмечалось ранее [Tyutin et al., 2013, 2023a], на организменном уровне пресноводная форма *C. cultriventris* в верхневолжских водохранилищах пока не стала идеальным хозяином для *A. muehlingi* и до 75% личинок гельминта может погибать вскоре после проникновения в мышечную ткань хозяина. Важно также отметить, что, на примере метацеркарий трематоды *Bucephalus polymorphus* Vaer, 1827, у пресноводной формы *C. cultriventris* ранее была описана более высокая восприимчивость к заражению у особей с типично пресноводными гаплотипами (по полиморфному локусу Ldh) по сравнению с особями, имеющими морской гаплотип Ldh [Тютин и др., 2010]. Однако степень внутрипопуляционного генетического полиморфизма *C. cultriventris* не является столь высокой [Рыбы Рыбинского..., 2015; Структура и функционирование..., 2018; Karabanov et al., 2022, 2025], чтобы только этим объяснять все случаи неравномерного распределения метацеркарий *A. muehlingi*. Селективный пресс рыб-ихтиофагов на группировки *C. cultriventris*, разный по интенсивности в

разных участках водоёмов, также может быть одной из важных причин очень неравномерного распределения метацеркарий в пелагических выборках этого хозяина.

Другой обычной причиной неравномерного распределения метацеркарий *A. muehlingi* в пелагических выборках *C. cultriventris* является сравнительно высокая миграционная активность, особенно заметная в речных участках водохранилищ. В условиях Горьковского вдхр. способность к совершению протяжённых нагульных миграций проявляется у относительно крупных сеголетков-доминантов уже в первые месяцы жизни [Tyutin et al., 2023a]. Довольно высокие показатели заражённости *C. cultriventris* в самом верхнем (относительно к речному типу) участке Горьковского вдхр. в 2020 г. явно связаны именно с миграцией против течения значительной части наиболее крупных сеголетков. В условиях самого крупного из числа верхневолжских Рыбинского вдхр., где *C. cultriventris*, как и на начальных этапах натурализации, предпочитает нереститься в небольших по площади речных плёсах, она проявляет относительно слабую в масштабах водоёма миграционную активность. В данном случае регистрация метацеркарий *A. muehlingi* может послужить не только биологическим индикатором для выявления сравнительно редких случаев массовых миграций этого вида рыб, но и индикатором появления новых локальных поселений моллюска *L. naticoides*.

Многие особенности паразитарных систем *A. muehlingi* в бассейне Верхней Волги зависят от гидрологических особенностей конкретного водоёма. Хотя сравниваемые в данной статье два водохранилища территориально близки, они относятся к принципиально разным гидрологическим типам. Самое северное в волжском каскаде Рыбинское вдхр. – довольно крупный слабопроточный водоём озёрного типа [The river Volga..., 1979]. При нормальном подпорном уровне (отметка 102.0 м БС) площадь его водного зеркала достигает ~4550 км². Помимо собственно озеровидной центральной части шириной до 56 км, гидрологи выделяют обособленные Моложский и Шекнинский плёсы и неширокий Волжский плёс между плотиной Угличской ГЭС и цен-

тральной частью водохранилища. Хотя песчаные отложения, в принципе пригодные для обитания моллюска *L. naticoides*, занимают значительную часть дна водоёма, постоянные поселения этого моллюска до настоящего времени зарегистрированы гидробиологами только для относительно небольшого по площади Волжского плёса [Структура и функционирование..., 2018; Tyutin et al., 2022, 2023b, 2024]. Летом 2019 г. в этом участке водоёма метацеркариями *A. muehlingi* оказались заражёнными около половины из исследованных сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) [Tyutin et al., 2022]. Следующее за Рыбинским вдхр. в волжском каскаде Горьковское вдхр. – не столь крупный водоём длинного типа с общей площадью ~1591 км² [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987]. По режиму проточности в Горьковском вдхр. до сих пор чётко выделяется только близкий к речному типу верхний участок. В средней части водоёма проточность постепенно уменьшается, а в приплотинной части образуется относительно небольшое озеровидное расширение (так называемое Юрьевоцкое). Весь средний участок этого водохранилища по гидрологическим характеристикам может быть отнесён к переходному типу и характеризуется явно выраженным мозаичным характером распространения поселений моллюска *L. naticoides* [Tyutin et al., 2023a, 2024].

Для экосистем верхневолжских водохранилищ, где число видов и плотность популяций пелагических карповых рыб относительно невелики [The river Volga..., 1979; Izyumova, 1987; Рыбы Рыбинского..., 2015; Структура и функционирование..., 2018; Gerasimov et al., 2023a, 2023b], роль разновозрастных группировок *C. cultriventrис* в паразитарных системах, формируемых *A. muehlingi*, мы оцениваем как весьма важную. Учитывая, что формирование постоянной популяции *C. cultriventrис* в Горьковском вдхр. началось в 1984 г., а начало проникновения в Рыбинское вдхр. отмечено только в 1993 г., можно предположить, что этот вид, ставший в обоих водохранилищах первым представителем семейства Clupeidae, способствует сохранению внутривидового генетического разнообразия *A. muehlingi*. Тем не менее к числу

принципиальных особенностей Рыбинского вдхр. следует отнести то, что в нём заметный вклад в поддержание численности гемипопуляции метацеркарий *A. muehlingi* с самого начала формирования паразитарной системы вносят некоторые виды карповых рыб [Структура и функционирование..., 2018]. В целом, в пределах ареала трематоды *A. muehlingi*, наиболее распространёнными вторыми промежуточными хозяевами можно считать представителей семейства Cyprinidae, для которых не выявлено достоверных случаев абсолютной резистентности к заражению этой трематодой [Ivanov, 2008; Sándor et al., 2017]. Важно также отметить, что в Западной Европе для метацеркарий трематод рода *Apo-phallus* в ряде случаев отмечали довольно высокую степень морфологической и генетической изменчивости. Помимо соответствующих типовым описаниям видов *A. muehlingi* и *A. donicus*, у карповых рыб регистрировали, например, формы метацеркарий, генетически близкие виду *A. muehlingi*, но морфологически более сходные с метацеркариями *A. donicus* [Sándor et al., 2017]. В нашем материале все выявленные в выборках *C. cultriventrис* (как из Рыбинского, так и из Горьковского водохранилища) экземпляры метацеркарий оказались соответствующими типовым морфологическим описаниям *A. muehlingi* [Odening, 1970; Определитель..., 1987]. При этом полностью развитые метацеркарии не имели существенной вариабельности даже у разновозрастных особей *C. cultriventrис*, отловленных вблизи водозабора и зоны влияния подогретых сбросных вод Костромской ГРЭС.

Заключение

Рассматривая многолетнюю динамику развития очагов апофаллёза и локальные особенности заражённости *Clupeonella cultriventrис* в разных точках Рыбинского и Горьковского водохранилищ, можно отметить, что многие различия определяются очаговым характером распространения единственного первого промежуточного хозяина трематоды *Apo-phallus muehlingi* – моллюска *Lithoglyphus naticoides*. В силу невысокой приживаемости метацеркарий *A. muehlingi* различия по степени заражённости между выборками сего-

летков *C. cultriventrис* в некоторых участках водоёмов следует связывать не непосредственно с гибелью части рыб под влиянием паразита, а с воздействием какого-либо дополнительного фактора. Для пелагических группировок *C. cultriventrис* в качестве одного из таких факторов важно учитывать воздействие рыб-ихтиофагов, способных в некоторых точках водоёмов массово выедать самые слабые и малоактивные экземпляры сеголетков-аутсайдеров. Помимо того, показатели заражённости *C. cultriventrис* в конкретных локальных биотопах в значительной степени могут зависеть от степени выраженности нагульных или нерестовых миграций наиболее активных особей. Следует отметить, что использование выборок взрослых особей *C. cultriventrис* как для оценки степени неоднородности группировок хозяина, так и при оценке миграционной активности затруднено явным избеганием охвата пелагическим тралом, свойственным слабо заражённым экземплярам. Не исключено, что поздней осенью уменьшение интенсивности заражения метацеркариями *A. muehlingi* в группах самых крупных особей *C. cultriventrис* отчасти может быть связано с естественной возрастной смертностью наиболее физиологически или иммунологически ослабленных после нереста экземпляров. Учитывая вышеизложенное, дальнейший комплексный экологический мониторинг верхневолжских очагов апофаллэза представляется нам актуальным.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в сборе части материала членам команды НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

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

Этическое одобрение не требовалось, поскольку исследование включало рутинный отлов рыб и анализ биологического материала без экспериментальных воздействий.

Литература

- 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. Т. 3. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филигрань, 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 внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. <https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001>
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Карабанов Д.П., Кияшко В.И. Гельминты и генетическая структура популяций их хозяев // В кн.: Теоретические и практические проблемы паразитологии: мат. Междунар. науч. конференции. М.: Россельхозакадемия, 2010. С. 382–385.
- 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>
- Gerasimov Yu.V., Bolotov S.E., Tsvetkov A.I., Borisenko E.S. Abundance, distribution, and mortality of hydrobionts in the section of the Gorky Reservoir affected by heated waters of the Kostroma Hydroelectric Power Plant // Inland Water Biology. 2023a. Vol. 16, no. 6. P. 974–987. <https://doi.org/10.1134/S1995082923060093>
- Gerasimov Yu.V., Komarova A.S., Tarleva A.F., Solomatina Yu.I., Bazarov M.I., Borisenko E.S. Population dynamics and distribution of the Lake Smelt, a dwarf form of the European Smelt *Osmerus eperlanus* (Osmeridae), and the Black Sea Sprat *Clupeonella cultriventrис* (Clupeidae) while cohabiting the Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. 2023b. Vol. 63, no. 5. P. 911–923. <https://doi.org/10.1134/S0032945223040057>

- 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.
- Karabanov D.P., Bekker E.I., Pavlov D.D., Borovikova E.A., Kodukhova Y.V., Kotov A.A. New sets of primers for DNA identification of non-indigenous fish species in the Volga-Kama basin (European Russia) // *Water*. 2022. Vol. 14, no. 3. E437. <https://doi.org/10.3390/w14030437>
- Karabanov D.P., Kozlova N.V., Pereboev D.D., Efeikin B.D., Kotov A.A. A comparative analysis of complete mitochondrial genomes of two tyulka *Clupeonella* Kessler, 1877 (Actinopterygii: Clupeidae) species allowed to clarify their evolutionary history in the Ponto-Caspian region // *Biology Bulletin*. 2025. Vol. 52, no. 1. e41. <https://doi.org/10.1134/S1062359024610024>
- Mikheev V.N. Trematode *Diplostomum pseudospathaceum* (Diplostomidae) larvae penetrate the underyearlings of *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae) and manipulate their behavior // *Journal of Ichthyology*. 2023. Vol. 63, no. 6. P. 1157–1162.
- 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>
- 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>
- Slivko V.M., Zhokhov A.E., Gopko M.V., Mikheev V.N. Agonistic behavior of young perch *Perca fluviatilis*: the effects of fish size and macroparasite load // *Journal of Ichthyology*. 2021. Vol. 61, no. 3. P. 476–481. <https://doi.org/10.1134/S0032945221030127>
- 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. Mordukhai-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 trematoda *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) in fingerlings in an invasive population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky Reservoir (Upper Volga basin) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 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., Shlyapkin I.V., Bazarov M.I., Morozova D.A., Medyantseva E.N., Tyutin V.A. The role of different fish species in the conservation of hemipopulations of metacercariae of the trematode *Apophallus donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) in the ecosystems of the Rybinsk and Gorky reservoirs (Upper Volga Basin) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2026. Vol. 17, no. 2. P. 252–262. <https://doi.org/10.1134/S2075111725600909>
- 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>
- 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>

METACERCARIAE OF THE TREMATODE *APOPHALLUS MUEHLINGI* (JAGERSKIÖLD, 1899) AS BIOLOGICAL INDICATORS OF MIGRATION ACTIVITY AND PHYSIOLOGICAL STATUS OF DIFFERENT AGE INDIVIDUALS OF THE BLACK AND CASPIAN SEA SPRAT *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (NORDMANN, 1840) IN TWO UPPER VOLGA POPULATIONS

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

^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, 152742, Russia

^bDarwin State Nature Biosphere Reserve, Vologda Region, 162723, Russia

^cSaint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199034, Russia

e-mail: *tyutin@ibiw.ru

The authors used metacercariae of the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) to assess the migration activity of fingerlings and adults of the thermophilic freshwater form of the Black and Caspian Sea sprat *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) naturalized in the upper Volga basin. In the limnic conditions of a large lake-like reservoir (the Rybinsk Reservoir), *C. cultriventris* showed relatively weak feeding migrations, which is probably due to the need to form local subpopulation spawning groups in small river reaches. This resulted to the minimal contacts with littoral settlements of the first intermediate host of the trematode, the Ponto-Azov prosobranch mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), in 2020 the prevalence of metacercariae in the central part of the Rybinsk Reservoir was only 1.75% in fingerlings and only 2.65% in adult individuals. In 2020, under lotic conditions of the upper section of the Gorky Reservoir, classified as a valley type, the prevalence of metacercariae in fingerling samples varied from 38.46 to 48.95%. This is partially explained by the fact that, in this reservoir, juveniles of *C. cultriventris* (relatively large dominant individuals) have the ability to make long-distance feeding migrations already in the first months of their life. Based on the example of the middle section of the Gorky Reservoir, this paper examines the possibility of using *A. muehlingi* as a biological indicator for identifying the physiologically weakest individual-outsiders in fish samples. In the largest foci of apophallosis, formed in the middle section of the reservoir, the prevalence of metacercariae did not exceed 68.97% in fingerlings, whereas it reached ~100.00% in adult individuals of *C. cultriventris*. Large age differences, in terms of the prevalence of metacercariae, can be associated with the selective consumption of the most infected and physiologically relatively weak fingerling-outsiders by pelagic ichthyophages. Maximally infected (≥ 50 specimens of metacercariae) fingerlings of *C. cultriventris* were absent in pelagic trawl catches within the heated discharge water zone of the Kostroma State District Power Plant, but were found in samples collected on the water intake protective grates of the power plant, i.e. among the individuals least prone to migration and not subject to serious pressure from pelagic ichthyophagous fish.

Keywords: invaders, freshwater form of the Black and Caspian Sea sprat, parasites, foci of apophallosis, Rybinsk Reservoir, Gorky Reservoir.

ЖЕЛЕТЕЛЫЙ МАКРОПЛАНКТОН СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ (2020–2023 гг.)

© 2026 Ушивцев В.Б.^{1*}, Шиганова Т.А.^{2**}, Казьмин А.С.², Степаньян О.¹, Саяпин В.¹, Московец А.¹, Галактионова М.¹

¹Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, 117997, Россия
e-mail: *V_Ushivtsev@mail.ru, **shiganov@ocean.ru

Поступила в редакцию 17.12/2025. После доработки 14.05.2026. Принята к публикации 28.05.2026

Мониторинговые наблюдения были проведены в 2020–2023 гг. в российском секторе Каспийского моря. Основанием для работ послужило обнаружение в водах Каспия нового чужеродного вселенца – хищного гребневика *Beroe ovata* (Bruguière, 1789), способного существенно повлиять на состояние биоты, потому что основной пищей для него является гребневик *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865), под прессом которого с конца 1990-х годов находится экосистема моря. Наблюдения показали, что за четыре года обитания *B. ovata* сформировал полноценную каспийскую популяцию и занял свою экологическую нишу. Установлено, что единственным объектом питания для *B. ovata* является *M. leidyi*, численность которого за период наблюдений снизилась в 3 раза. На фоне падения численности *M. leidyi* отмечены положительные изменения в экосистеме моря, способствующие восстановлению запасов мелких пелагических рыб – основных объектов промысла. Наблюдения показали, что, в силу своей эврибионтности по отношению к *B. ovata*, *M. leidyi* обладает рядом преимуществ, которые позволяют ему иметь больший ареал как в широтном, так и в вертикальном распространении. Отмечено, что на фоне снижения численности *M. leidyi* произошла вспышка численности медузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, проникшей в Каспийское море еще в 50-х годах прошлого столетия. Являясь зоопланктофагом, *B. virginica*, по сути, стал пищевым конкурентом мелких пелагических рыб. Кроме того, отмечено, что *B. virginica* не входит в спектр питания *B. ovata*.

Ключевые слова: инвазивные желетельные виды, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, *Blackfordia virginica*, распространение, численность, условия среды, Каспийское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-189-206

Введение

В конце 1990-х годов в Каспийском море был обнаружен чужеродный вид – хищник-зоопланктофаг гребневик *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) [Ivanov et al., 2000]. Анализ развития популяции *M. leidyi* в Каспии в последующие годы показал, что основа его ареала сформировалась в Южном Каспии, где он обитает круглогодично [Шиганова и др., 2003; Shiganova et al., 2023a]. В этом районе *M. leidyi* начинает размножаться и расти с началом весеннего потепления, а затем распространяется в Средний и Северный Каспий. Основные факторы, определяющие размер популяции *M. leidyi*, – это температура и концентрация зоопланктона. Поскольку начальная популяция формируется зимой в Южном Каспии, зимнее выхолаживание ока-

зывает основное влияние на размер популяции текущего года. *M. leidyi* начинает проникать в западную часть Среднего Каспия в мае, распространяется по всей акватории и достигает Северного Каспия в конце июля – начале августа. Дальность проникновения *M. leidyi* на север зависит от направления и скорости течений. Преобладание восточных и юго-восточных ветров способствует более раннему проникновению *M. leidyi* в северные районы моря. Проникновение более солёных вод Среднего Каспия на север определяет границы ареала *M. leidyi* в Северном Каспии. Как правило, экземпляры, проникшие далеко в северные районы в область вод с солёностью ниже 4‰, находятся в состоянии, близком к морфологической деструкции. В восточной части Северного Каспия *M. leidyi*

не встречался до 2010 г., возможно, из-за высокой концентрации взвеси и крайне низкой концентрации зоопланктона в этом районе [Шиганова и др., 2003].

Оказавшись в условиях новой среды, при обильной кормовой базе и отсутствии хищников *M. leidy* быстро размножился, достигая высоких значений биомассы, не наблюдающихся в Чёрном море [Камакин и др., 2002; Камакин и Егоров, 2005; Шиганова, 2000; Шиганова и др., 2001; 2003]. Интенсивное выедание гребневином зоопланктона, икры и личинок рыб привело к изменениям в экосистеме на всех трофических уровнях. Численность зоопланктона многократно сократилась [Камакин и др., 2010, 2014; Шиганова и др., 2001, 2003; Shiganova and Bulgakova, 2000; Shiganova et al., 2023a].

Поскольку зоопланктон это основа питания пелагических рыб планктофагов, прежде всего килек, их численность сократилась, вызвав последующее снижение запасов их потребителей – крупных пелагических и донных рыб, которые наравне с кильками являлись биоресурсами морского промысла [Шиганова, 2009; Камакин, Зайцев, 2012; Камакин и др., 2018]. Это привело в упадок уловы и промысел рыб в Каспии в целом [Камакин и др., 2015]. Пострадал также каспийский тюлень [Камакин, Зайцев, 2012; Камакин и др., 2017, 2018; Шиганова, 2009; Shiganova et al., 2023b].

Учитывая позитивные последствия вселения в Чёрное море гребневика *Beroe ovata* (Bruguère, 1789), питающегося *M. leidy*, Каспийской экологической программой (Caspian Environmental Program – CEP) были организованы эксперименты по оценке возможности и целесообразности вселения *B. ovata* в Каспийское море. Результаты экспериментов подтвердили возможность его вселения для контроля популяции *M. leidy* и его безвредность для экосистемы Каспия. Обоснование целесообразности такого вселения было представлено в «Оценке влияния вселения *B. ovata* в Каспийское море для восстановления его экосистемы» “Environmental Impact Assessment, including risk assessment” [Shiganova, 2004]. В течение трёх лет этот материал докладывался официальным предста-

вителям прикаспийских стран на заседаниях Каспийской экологической программы в Баку и в Министерстве окружающей среды в Москве, но единогласного одобрения представителей всех прикаспийских стран получить не удалось.

Однако в 2019 г. в Южном Каспии [Roohi et al., 2022] и в 2020 г. в Среднем Каспии [Саяпин и др., 2021] был обнаружен гребневик *B. ovata*, проникший, по-видимому, с балластными водами. Гребневик *B. ovata* питается преимущественно зоопланктофагами Ctenophora, в первую очередь *M. leidy* [Shiganova, 2004; Shiganova et al., 2023a]. С этого времени в экосистеме Каспия появился естественный регулятор численности *M. leidy*, способный содействовать её восстановлению. Последовавшие изменения в биоте подтвердили значительное улучшение состояния экосистемы. В наших исследованиях, прежде всего, было отмечено сокращение популяции *M. leidy*, а также увеличение численности и биоразнообразия популяций пелагических рыб-зоопланктофагов. Однако вместе с положительным эффектом была отмечена вспышка численности и расширение ареала вредоносной медузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, завезённой в конце 50-х годов XX века из Чёрного моря и ранее отмечавшейся преимущественно в Южном Каспии [Логвиненко, 1959; Shiganova et al., 2023b].

Цель данного исследования в 2020–2023 гг. заключалась в изучении состояния популяций обоих видов гребневиков и их воздействия на экосистему Каспия, а также в изучении численности и распространения медузы *B. virginica*, входящей в состав желетелого макропланктона. Кроме того, в российском секторе моря исследован видовой состав и численность пелагических рыб-зоопланктофагов, в большей степени пострадавших от *M. leidy*, будучи его пищевыми конкурентами.

Район работ

Каспийское море принято географически разделять на Северный, Средний и Южный Каспий. Средние глубины в море изменяются: от 5–7 м в Северном Каспии, 500–700 м

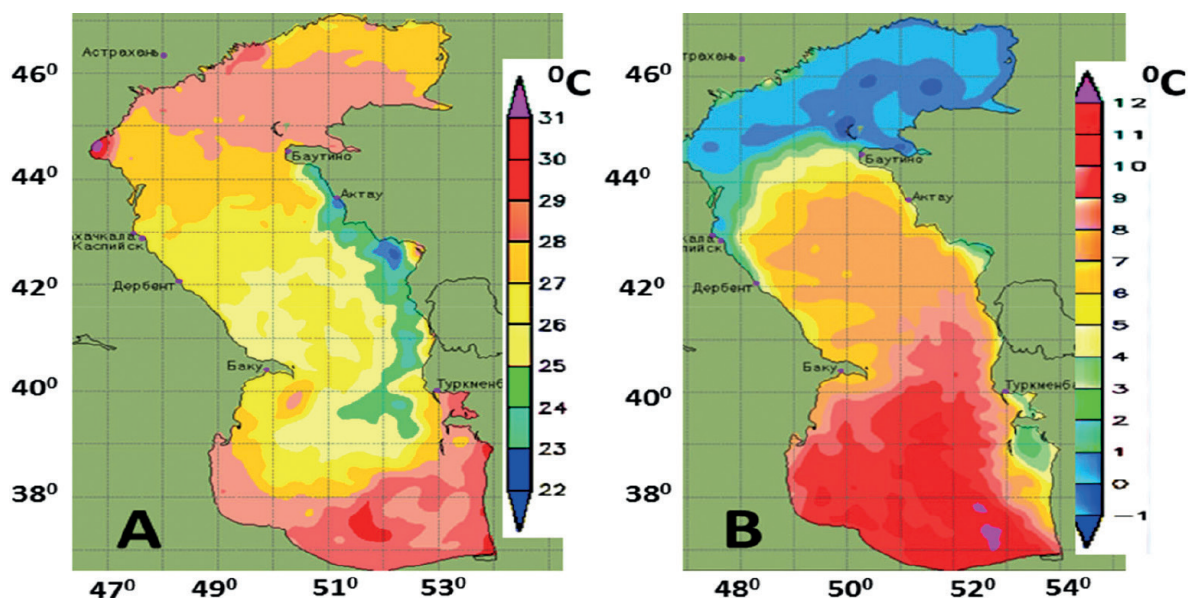


Рис. 1. Температура поверхности Каспийского моря (°C): А – в августе; В – в феврале 2023 г., по данным Росгидромет.

в Среднем и 700–800 м в Южном Каспии, с максимальной глубиной в Южном Каспии 1025 м. Средняя глубина моря составляет 208 м. Каспийское море вытянуто в меридиональном направлении и расположено в разных климатических зонах: северная часть в зоне континентального климата, средняя – умеренного, южная – субтропического. На бассейн воздействуют холодные арктические воздушные массы с севера, тёплый и сухой континентальный воздух – с востока и тёплый и влажный воздух – с запада. Температура воды наиболее изменчива зимой и колеблется от $-1-0,5$ °C у кромки ледяного покрова в Северном Каспии до $11-13$ °C в Южном Каспии (рис. 1, В). Летом средняя температура поверхности моря составляет около $25-27$ °C с максимумом в августе (рис. 1, А). С 2010 г. в связи глобальным потеплением температура воды в Южном Каспии начала увеличиваться, и *M. leidy* стал распространяться в Средний и Северный Каспий раньше, достигнув больших значений численности и биомассы [Kazmin, Shiganova, 2024; Roohi et al., 2022]. Сезонный термоклин образуется весной и полностью формируется к августу. Обычно он расположен на глубине 20–30 м в Среднем и 30–40 м в Южном Каспии. В конце ноября с сезонным похолоданием термоклин исчезает [Kosarev, 2006].

Наибольшие колебания солёности, как зимой, так и летом наблюдаются в Северном

Каспии: от 0,1‰ в дельтах рек Волга и Урал до 10–11‰ на границе Северного и Среднего Каспия (рис. 2).

В Среднем и Южном Каспии солёность колеблется в пределах 12,6–13‰. Изменчивость поступления пресных вод в море (речной сток и осадки) вызывает колебания уровня воды, которые в основном проявляются в Северном Каспии. В Среднем и Южном Каспии, где собственный объём морской воды значительно превышает речной сток, изменения уровня минимальны [Kosarev, 2006].

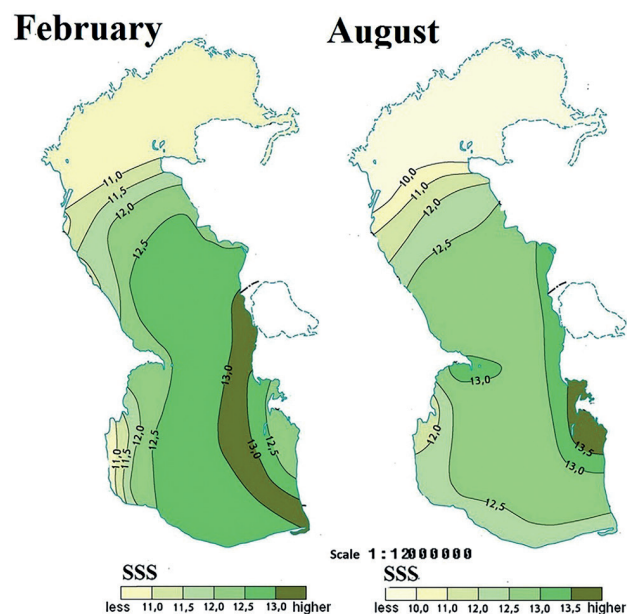


Рис. 2. Среднегодовья солёность воды в поверхностном слое Каспийского моря (СПМ, ‰): А – зимой; В – летом.

Материалы и методы

Экспедиционные работы проводились в северо-западной части Каспийского моря Южным научным центром РАН (ЮНЦ РАН) и Институтом океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН) с борта судна «Денеб» ЮНЦ РАН в ноябре 2020 г., августе 2021 г., августе-сентябре 2022 г. и сентябре-октябре 2023 г. Во всех рейсах стандартный отбор проб планктонными сетями сочетался с исследованиями подводной телеметрической системой, [Камакин и др., 2004; Ушивцев и др., 2022].

Телеметрия желетелых видов выполнялась на тех же станциях, где отбирались пробы макропланктона сетью. Основная цель телеметрии заключалась в изучении вертикального распространения макропланктона в столбе воды. Сочетание стандартных методов (сбор проб планктонными сетями) с инновационным методом (подводная телеметрия) позволило получить новые данные об изучаемых видах и состоянии экосистемы.

Отбор проб макропланктона проводили вертикальными ловами от дна до поверхности с помощью планктонной конусной сети ИКС-50 (газ № 15) с диаметром входного отверстия 80 см. На каждой станции проводили 2–3 лова, результаты которых усредняли. Уловистость сети принималась равной 100%. Биомассу пробы измеряли объёмным методом и пересчитывали на кубический метр. Размер особей измеряли линейкой с точностью до 1 мм. Параметры среды (температура, солёность, глубина, прозрачность) определяли с помощью гидрологических зондов STD 48 и AR-5000.

Одновременно с отбором проб макропланктона сетью проводили наблюдения за видовым, размерным составом, численностью и вертикальным распространением макропланктона в толще воды с помощью подводной телеметрии [Ушивцев и др., 2023].

Идентифицированные особи гребневиков (*M. leidyi*, *B. ovata*) как в пробах, взятых сетью, так и по телеметрии разделяли на 3 размерные группы: мелкие – 1–5 мм; средние – 6–8 мм; крупные – 9 мм и более. Наблюдения проводили в светлое и тёмное время суток. Кроме вертикального распределения желе-

тельных организмов, на видеозаписях в формате 4К (3840 пикселей по горизонтали и 2160 пикселей по вертикали, всего 8,3 млн пикселей) в толще воды удавалось различать скопления зоопланктона и визуально с помощью аппарата оценивать их численность, что давало важную дополнительную информацию.

Кроме того, с использованием телеметрии на фиксированных станциях (обозначены жёлтыми треугольниками на картах) проводили подводные наблюдения за состоянием ихтиофауны. Метод основан на наблюдении положительных фотореакций рыб [Никоноров, 1963]. Для этих наблюдений на платформе устанавливали 4-метровую штангу с закреплённой на конце лампой накаливания мощностью 500 Вт. Платформу погружали в придонный слой воды, включали источник света и в течение 2-часовой экспозиции вели наблюдения и видеозапись за динамикой формирования скоплений, за видовым составом, численностью и поведением рыб в световой зоне. Работу проводили в тёмное время суток.

Результаты исследований

Экспедиция 2020 г.

Первая экспедиция состоялась 09 ноября 2020 г. в период, близкий к окончанию вегетационного сезона. Исследования начались с северных станций района наблюдений. В ходе продвижения на юг, в районе Махачкалы, в сетных пробах впервые был обнаружен гребневик *B. ovata* [Саяпин и др., 2021]. Присутствие нового вида в пробах наблюдали и на других станциях в южном направлении (рис. 3). Средняя численность *M. leidyi* по району составила 13 экз/м³, биомасса 1,91 г/м³. Средняя численность *B. Ovata* – 9 экз/м³, биомасса 0,61 г/м³ (табл. 1). На станциях, где в пробах встречались оба вида гребневиков, численность *M. leidyi* существенно снижалась, что могло свидетельствовать о его поедании *B. ovata* (см. табл. 1).

Экспедиция 2021 г.

В 2021 г. экспедицию провели в начале августа. Гребневик *M. leidyi* был обнаружен на 15 станциях (рис. 4; табл. 2). Обнаружить *B. ovata* в период проведения работ не уда-

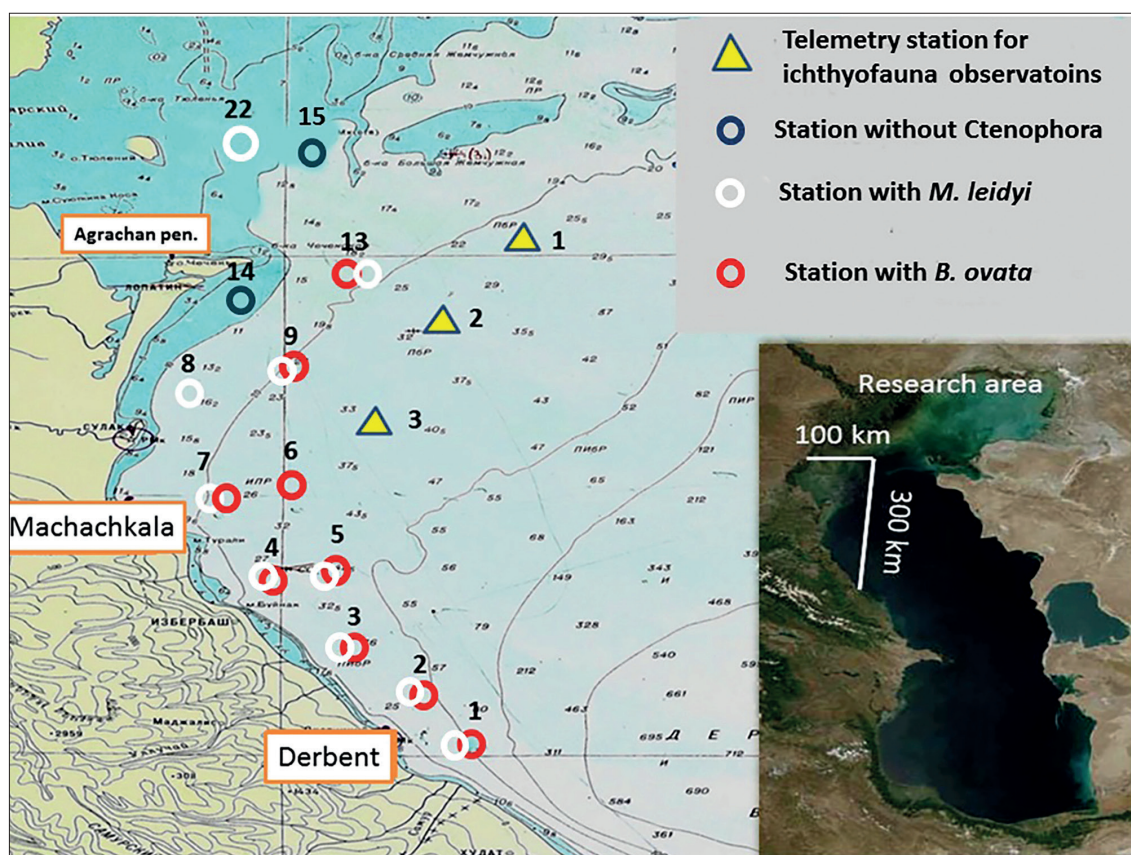


Рис. 3. Район работ и расположение станций в ноябре 2020 г.

лось. Предположительно отсутствие *B. ovata* было связано с более поздними сроками его сезонной миграции в северную часть моря [Roohi et al., 2022]. Средняя биомасса

M. leidy по району составила 6,01 г/м³, что в 3 раза превысило биомассу, наблюдавшуюся в присутствии *B. ovata* в 2020 г. (см. рис. 4; табл. 2).

Таблица 1. Размерный состав и биомасса гребневиков в пробах, взятых планктонной сетью в районе исследований в ноябре 2020 г.

№ станции	<i>M. leidy</i>			<i>B. ovata</i>		
	Численность экз/м ³	Биомасса, г/м ³	Длина, мм	Численность экз/м ³	Биомасса, г/м ³	Длина, мм
1	2	>0,01	1–3	10	0,52	5–20
2	3	>0,01	1–3	9	0,31	2–20
3	9	0,26	1–5	11	0,39	3–20
4	18	2,0	1–10	6	0,28	7–20
5	2	>0,01	3–5	12	0,56	5–20
6	–	–	–	9	0,57	5–20
7	42	15,7	1–7	–	–	–
8	24	2,73	1–7	–	–	–
9	12	0,60	1–5	15	1,73	3–25
13	12	3,4	3–7	7	0,54	5–20
14	–	–	–	–	–	–
15	–	–	–	–	–	–
22	7	0,18	3–5	–	–	–
Средние значения	13	1,91	–	9	0,61	–

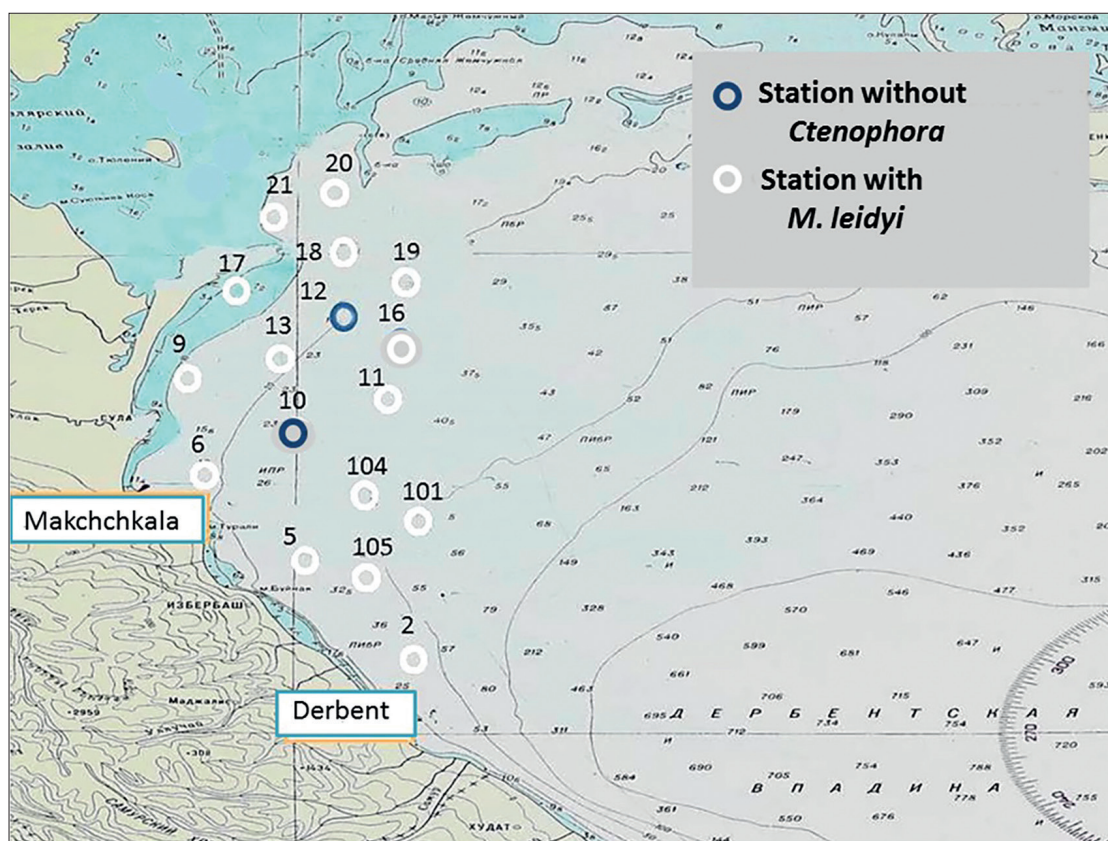


Рис. 4. Район работ и расположение станций в августе 2021 г.

Таблица 2. Биомасса и размерный состав особей гребневика *M. leidy* в пробах, взятых планктонной сетью в августе 2021 г.

№ станции	Численность экз/м ³	Биомасса г/м ³	Диапазон длины <i>M. leidy</i> , мм	Преобладающая длина <i>M. leidy</i> , мм
2	6	0,52	1–7	1–3
5	2	>0,01		
6	15	4,8	1–12	5–8
9	11	18,57	1–25	5–7
10	0	–	–	
11	7	0,52	1–5	1–3
13	14	10,4	1–15	3–5
16	17	5,0	1–15	5–7
17	8	14,55	1–25	7–9
18	9	1,33	1–8	3–5
20	13	5,0	1–15	3–5
21	53	6,73	1–7	2–5
101	2	>0,01		
104	5	0,5	1–8	3–5
105	4	0,24	1–7	3–5
Средние значения	12	6,01		

Экспедиция 2022 г.

В 2022 г. экспедиция была проведена в начале сентября. В результате удалось изучить динамику сезонного проникновения

V. ovata в северо-западную часть моря. Установлено, что граница его распространения находилась в южной части района исследований (рис. 5).

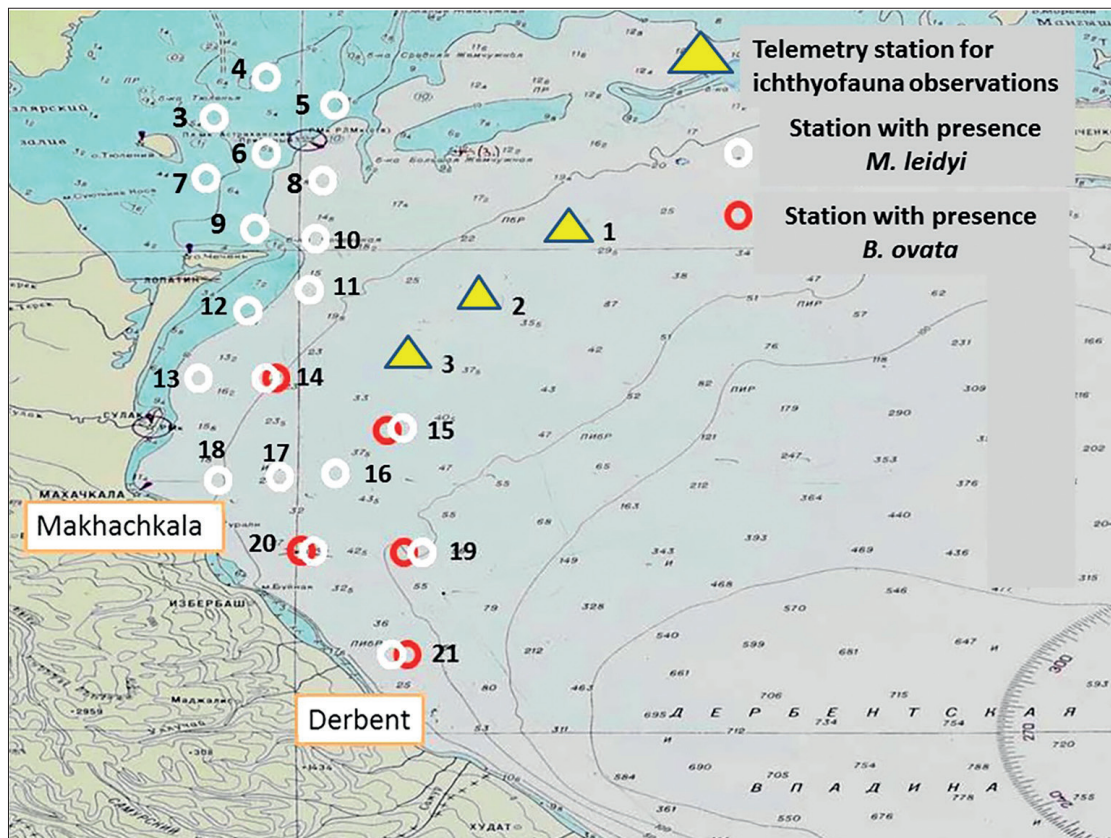


Рис. 5. Район работ и расположение станций в сентябре 2022 г.

Сбор материалов исследований начали с северных станций. В пробах присутствовал только *M. leidy*. Его популяция достигала высокой численности (до 50 экз/м³), что соответствует пику его размножения в августе-сентябре при температуре воды 25°C, о чём свидетельствовало преобладание личинок в пробах до 92% (табл. 3).

Первые единичные экземпляры *B. ovata*, представленные в основном молодью, были обнаружены при значительном продвижении на юг в воды Среднего Каспия (см. рис. 5, ст. 14). Юго-восточнее (ст. 15, 19) количество и размерный состав обнаруженных особей *B. ovata* свидетельствовали о присутствии полноценной разновозрастной популяции с наличием личинок, ювенильных и взрослых особей. Размерный состав варьировал в пределах 1–32 мм с преобладанием личинок размером 1–3 мм, что свидетельствовало о происходящем размножении. Численность *M. leidy* на станциях с присутствием *B. ovata* была существенно ниже, вероятно, из-за выедания его *B. ovata* (см. табл. 3 и 4; рис. 6). В целом за счёт большей площади распространения по району средняя

биомасса *M. leidy* была сравнительно высокой и составляла 7,8 г/м³.

О том, что *B. ovata* относительно быстро подавляет *M. leidy*, свидетельствуют наблюдения на станциях 15, 19, 21, расположенных по пути миграции *B. ovata* с юга на север. Данные сетных и телеметрических проб на этих станциях показывают устойчивый тренд снижения численности *M. leidy*. Простой расчёт показывает, что при средней скорости течения 1 км/ч и расстоянии между конечными станциями (15–21) 130 км *B. ovata* преодолевает за пять с половиной (5,5) суток. На стан-

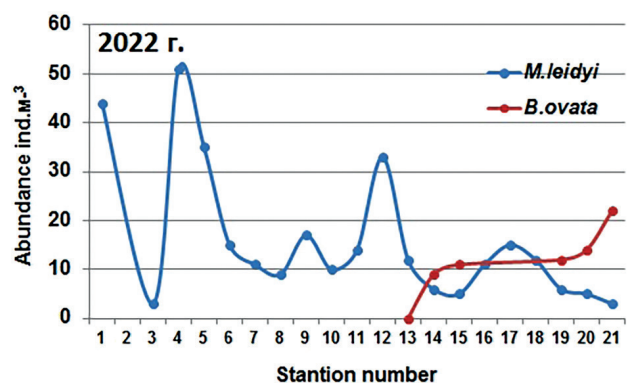


Рис. 6. Динамика численности гребневикулов *M. leidy* (синяя линия) и *B. ovata* (красная линия) в районе работ в 2022 г., по данным проб планктонной сети.

Таблица 3. Биомасса и размерный состав *M. leidy* и *B. ovata* в пробах, взятых планктонной сетью в сентябре 2022 г.

№ стан- ции	<i>M. leidy</i>			<i>B. ovata</i>		
	Биомасса, г/м ³	Длина, мм		Биомасса, г/м ³	Длина, мм	
		Диапазон, мм	Доминирующие особи, %		Диапазон, мм	Доминирующие особи, %
1	7,46	1–7	3–5 (80)			
2	20,73	1–10	3–5 (76)			
3	<0,001	1–4	1–2 (75)			
4	33,6	3–15	5–7 (78)			
5	32,57	2–30	2–5 (92)			
6	10,8	2–20	2–5 (85)			
7	8,25	2–20	2–5 (90)			
8	6,11	2–22	2–5 (83)			
9	6,00	1–22	1–3 (81)			
10	8,42	1–28	1–2 (92)			
11	11,5	2–40	2–5 (86)			
12	29,75	2–22	2–4 (77)			
13	7,80	2–50	2–5 (85)			
14	4,45	2–45	2–5 (70)	<0,001	1–5	1 (85)
15	3,87	6–36	8–12 (63)	<0,001	1–10	3–6 (83,3)
16	13,8	6–24	8–14 (82)			
17	6,64	1–30	1–3 (81)			
18	7,42	1–30	1–3 (72)			
19	0,014	2–20	2–6 (57)	0,014	1–18	1–8 (84)
20	0,003	1–2	1–2 (57)	0,073	1–20	1–3 (70)
21	0,005	12–22		0,25	1–22	1–3 (72)
Средние значения	10,1			0,068		

Таблица 4. Численность и размеры (длина тела) гребневику в столбе воды, по данным телеметрии в сентябре 2022 г.

№ станции	<i>Mnemiopsis leidy</i> , мм				<i>Beroe ovata</i> , мм			
	Длина, мм				Длина, мм			
	1-3	4-5	6 и >	Всего особей	1-3	4-5	6 и >	Всего особей
	Число особей				Число особей			
8	22	35	19	76				
9	25	39	17	81				
10	39	47	26	112				
11	60	64	55	179				
12	134	110	79	323				
13	69	64	45	178				
14	103	105	52	260	8	12	9	29
15	5	15	21	41	57	90	45	192
19		3	10	13	10	13	6	29
21	5	6	21	32	6	7	4	17

ции 15 в начальной точке миграции биомасса *M. leidy* составляла 3,87 г/м³, на станции 19 в 50 км южнее – 0,014 г/м³ и на южной станции

21 – 0,005 г/м³ (см. рис. 6; табл. 3). Таким образом, за 130 часов биомасса *M. leidy* в этом районе снизилась в 774 раза.

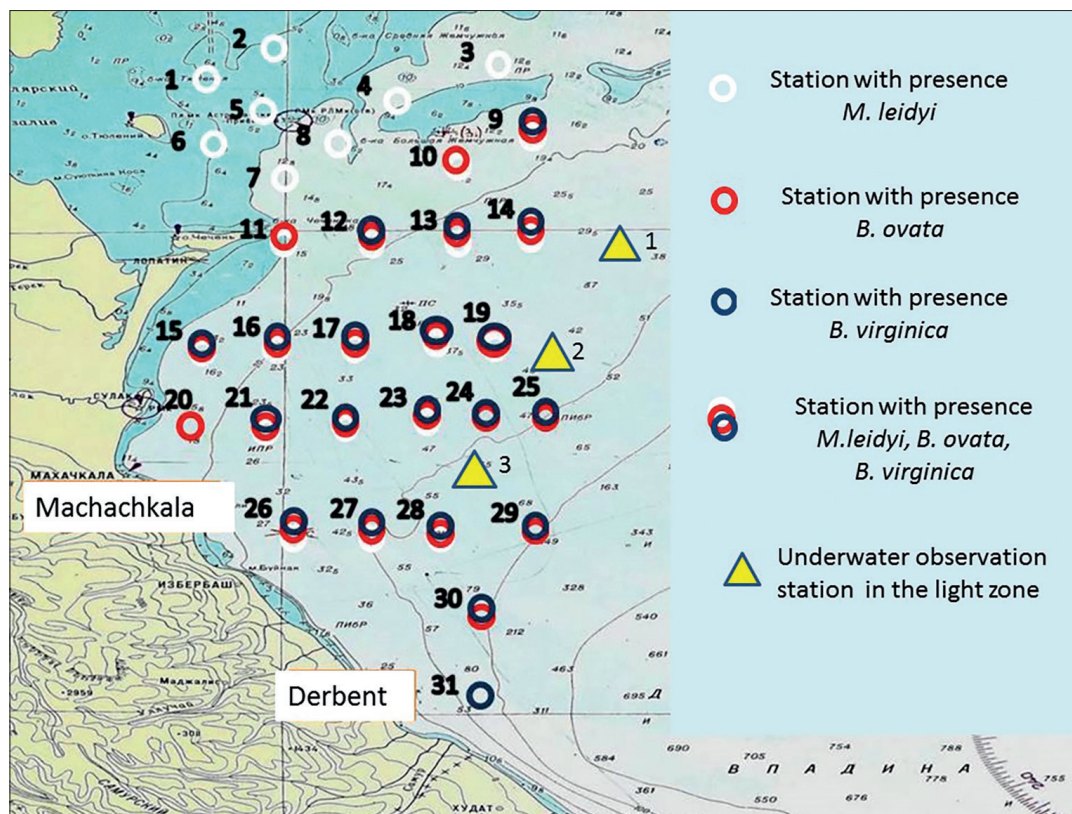


Рис. 7. Район работ и расположение станций в сентябре-октябре 2023 г.

Экспедиция 2023 г.

В 2023 г. исследования провели в конце сентября – начале октября (рис. 7).

Начало экспедиции состоялось 25 сентября с северных станций. В распресненной зоне с солёностью 3‰ на станциях 1–3 был обнаружен только *M. leidy* с численностью 8–15 экз/м³ и биомассой 3–9 мг/м³, что свидетельствует о том, что это были личинки (см. рис. 7, 8; табл. 5). Южнее, в водах с солёностью 4–6‰, обнаружены наиболее многочисленные скопления *M. leidy*, достигавшие численности 30 экз/м³ (ст. 4–8, см. табл. 5; рис. 8).

Далее на юг солёность воды увеличилась до 8–10‰, и в пробах вместе с появлением *B. ovata* стали отмечать существенное увеличение численности медузы *B. virginica*, в связи с чем медузу тоже включили в состав изучаемых объектов. В составе проб последующих станций уже присутствовали все виды желетелых. С появлением в пробах *B. ovata* численность и биомасса *M. leidy*, представленного в основном личинками, значительно упала (см. рис. 8; табл. 5). С продвижением на юг, на фоне резких колебаний, численность *M. leidy* продолжала уменьшаться, и на последних станциях (27–31), на фоне роста чис-

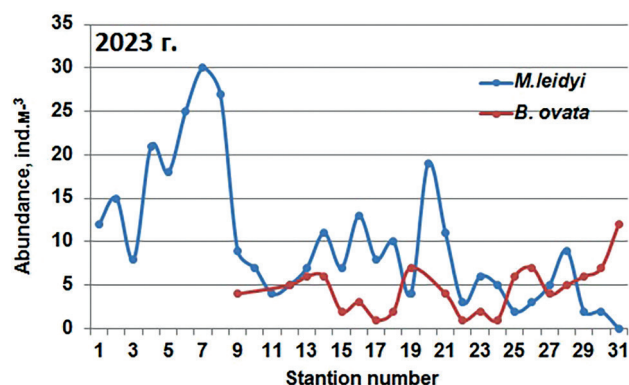


Рис. 8. Динамика численности гребневиков *M. leidy* (синяя линия) и *B. ovata* (красная линия) в районе работ в 2023 г., по данным проб планктонной сети.

ла *B. ovata*, *M. leidy* не был обнаружен (см. рис. 8, табл. 5).

Особенностью состояния популяций в 2023 г. был факт отсутствия в пробах на всех станциях взрослых особей как *M. leidy*, так и *B. ovata*. В пробах были личинки и ювенильные особи обоих видов размером 1–5 мм.

Медуза *B. virginica* встречалась повсеместно в водах с солёностью более 8–9‰. Наиболее плотные её скопления обнаружены в районе Махачкалы и южнее, вплоть до Дербента. Южнее Дербента в пробах присутствовала только медуза (см. рис. 7; табл. 5).

Таблица 5. Размерный состав и биомасса желетелых в пробах, взятых планктонной сетью в сентябре 2023 г.

№ станции	<i>Mnemiopsis leidy</i>			<i>Beroe ovata</i>			<i>Blackfordia virginica</i>		
	Биомасса, г/м ³	Длина, мм		Биомасса, г/м ³	Длина, мм		Биомасса, г/м ³	Длина, мм	
		Диапазон, мм	Доминирующие, %		Диапазон, мм	Доминирующие, %		Диапазон, мм	Доминирующие, %
1	1,3	3–5	3 (80)						
2	3,2	2–3	2 (60)						
3	2,4	2–9	2–3 (90)						
4	9,7	3–5	3 (70)						
5	6,4	2–6	3 (70)						
6	9,1	2–3	2 (70)						
7	12,4	2–10	2–3 (90)						
8	16,9	2–15	3–4 (60)						
9	0,02	2–3	2 (90)	0,006	1–3	2 (90)	0,4	2–3	2 (90)
10	0,01	1–3	2 (90)	0,004	1–3	2 (90)			
11	0,009	1		0,007	1–4	2 (80)			
12	0,003	1–3	3 (60)	0,01	1–5	2 (60)	0,9	2–6	2 (90)
13	0,001	1–4	2 (70)	0,03	1–8	3 (60)	1,1	4–5	4 (90)
14	0,03	2–4	2 (70)	0,001	1		1,7	4–6	6 (90)
15	0,12	2–9	4 (60)	0,001	1		0,03	2	2 (90)
16	0,09	2–11	4 (60)	0,004	1–4	1 (90)	0,07	2–5	2 (90)
17	2,7	3–15	5 (60)	0,002	1		0,01	1	
18	1,8	3–12	5 (70)	0,05	1–7	3 (60)	0,14	3	
19	0,001	1		0,08	1–9	3 (70)	2,5	5–6	5 (80)
20	9,5	5–15	5 (60)	0,004	1–8	1 (90)			
21	1,6	3–5	3 (90)	0,06	1–5	3 (70)	0,05	3–4	3 (90)
22	0,003	3		0,02	1–3	3 (60)	0,005	1	
23	0,007	2–3	2 (60)	0,008	2–3	3 (70)	0,01	1	
24	0,005	2–3	2 (70)	0,04	2–7	3 (60)	0,14	5	
25	0,001	2		0,001	2		1,2	5–9	5 (70)
26	0,003	2		0,001	2		1,7	5–9	5 (60)
27	0,005	2		0,03	3–5	3 (70)	0,3	3–5	5 (80)
28	0,04	3–9	5 (60)	0,009	2–4	2 (80)	0,8	5–7	5 (70)
29	0,001	2		0,01	3–5	5 (60)	1,1	5–7	5 (70)
30	0,001	2		0,001	1		1,6	5–9	5 (60)
31							2,3	5–9	5 (70)
Средние значения	2,58			0,018			0,71		

Обсуждение материалов исследований

Влияние температуры воды

В Чёрном море *B. ovata* обитает уже почти 25 лет [Шиганова, 2009]. Сравнение зимней температуры воды в Чёрном и Каспийском море показывает, что в последнем термические условия для обитания *B. ovata* зимой благоприятны только в Южном Каспии (рис. 9).

С другой стороны, наблюдения с 2008 г. свидетельствуют о том, что численность *M. leidy* в Южном Каспии снижается из-за повышения температуры воды до 30°C, это превышает температурный предел для его размножения. В то же время в Среднем и Северном Каспии численность *M. leidy* увеличивается из-за более раннего прогрева воды до температуры, благоприятной для размножения. В результа-

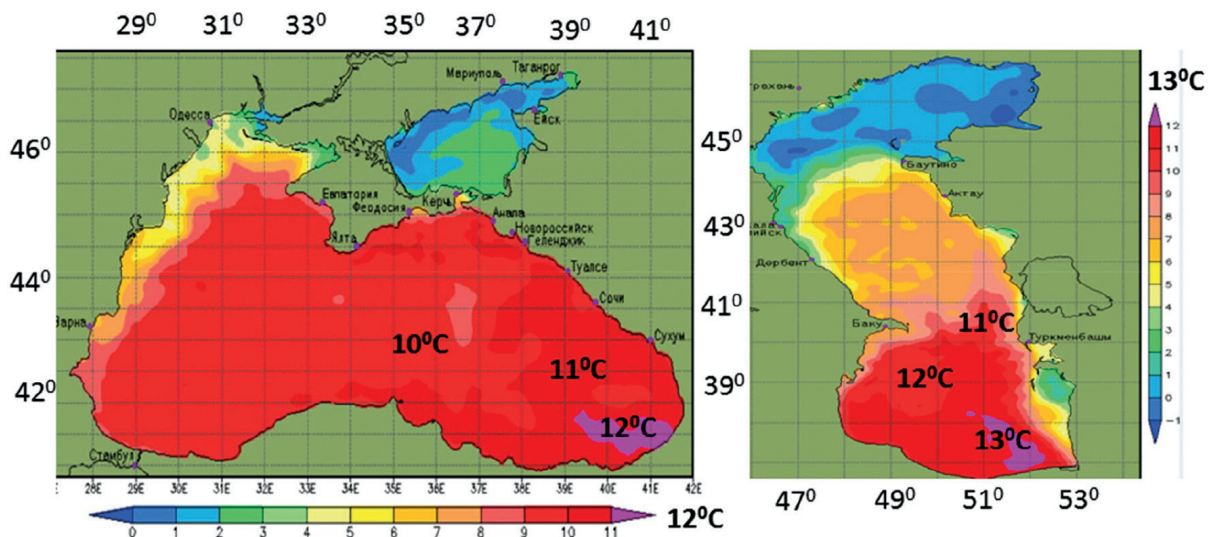


Рис. 9. Температура воды в Чёрном и Каспийском морях 3 февраля 2023 г., по данным Росгидромет.

те *M. leidyi* достигает Среднего и Северного Каспия в июле, а *B. ovata* – в конце августа – начале сентября [Шиганова, 2009; Shiganova et al., 2023a].

В Каспийском море в тёплое время года при наличии сезонного термоклина *B. ovata* обитает в однородном слое с температурой 25°C и выше, в зону термоклина и ниже не опускается. В Южном Каспии во время осеннего похолодания его кормовой объект (*M. leidyi*) опускается в зону зимовки («ре-фуги») с температурой ниже 10 °С, куда теплолюбивый *B. ovata* проникнуть не может. По данным КаспНИРХ, в зимний период *M. leidyi* был обнаружен в Южном Каспии на глубине порядка 100 м в слое воды с температурой 7,4 °С и в Среднем Каспии при температуре 5,3 °С [Камакин и др., 2014, 2018]. Таким образом, эвритермный *M. leidyi* обладает существенным экологическим преимуществом над stenotherмным *B. ovata*.

Подобное поведение гребневиков наблюдали в ходе телеметрических исследований в сентябре 2022 г. (рис. 10). В районе исследований вертикальная структура характеризовалась выраженным термоклином на глубине 19–20 м. В отсутствие *B. ovata* вертикальное распространение *M. leidyi* ограничивалось горизонтом термоклина. На станциях 14, 15 и 19 в составе макропланктона стал появляться *B. ovata* (см. рис. 5), при этом *M. leidyi* начал образовывать скопления под термоклином в слое воды с температурой 10–12 °С, куда

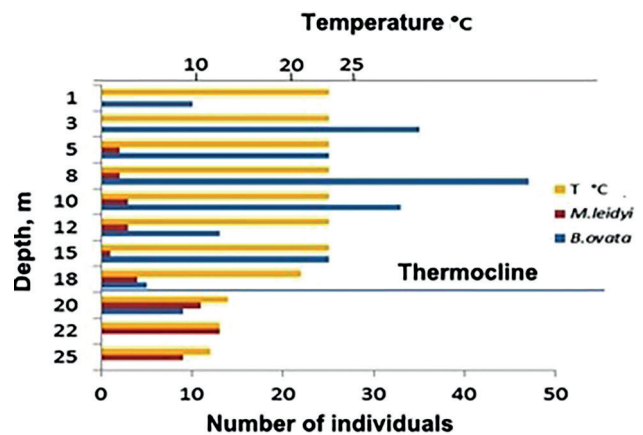


Рис. 10. Вертикальное распределение численности *M. leidyi* и *B. ovata* на станции 15, по данным телеметрии. Представлено число особей гребневиков на 11 горизонтах от поверхности до глубины 25 м в температурном диапазоне 24–11 °С в сентябре 2022 г. Причем *B. ovata* был встречен в значительных количествах от поверхности до термоклина, тогда как *M. leidyi* был в основном обнаружен под термоклином.

B. ovata не заходил. На рис. 10 в качестве примера показан вертикальный профиль распределения численности *M. leidyi* и *B. ovata*, полученный по телеметрическим измерениям на станции 15 в ходе экспедиции 2022 г.

Влияние солёности воды

Исследования меридионального распространения *B. ovata* в связи с изменением солёности воды показали следующие результаты. Наблюдения в ноябре 2020 г. проводили на последних стадиях вегетационного периода. К этому времени сезонное распространение желетелых видов достигает своих северных

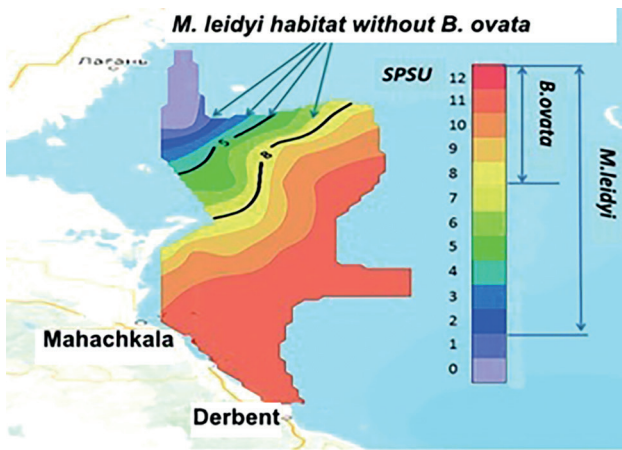


Рис. 11. Распределение солёности воды и зоны обитания гребневиков в районе исследований в сентябре 2022 г.

границ. Распространение *B. ovata* ограничивалось районом с солёностью 6,83‰ [Саяпин и др., 2021]. Состояние особей в пробах с такой солёностью показало низкую активность гребневиков. В октябре 2023 г. распространение *B. ovata* ограничивалось водами с солёностью 8‰ (рис. 11). Состояние особей в пробах показало нормальную активность. По результатам исследований можно предположить, что физиологический предел солёно-

сти для жизнедеятельности *B. ovata* в Каспии находится в пределах 7–8‰.

В октябре 2023 г. наблюдения показали, что *M. leidy* все еще встречается при солёности 3–4‰ в Северном Каспии. Визуальные наблюдения за поведением гребневиков в пробах показали, что все особи были активны и находились в хорошем физиологическом состоянии. Этот факт может свидетельствовать о том, что *M. leidy* является эврибионтным видом по отношению не только к температуре, но и к солёности воды [Ушивцев и др., 2022, 2023]. Северная граница распространения *M. leidy* ограничивалась водами с солёностью 2–3‰, тогда как *B. ovata* начинает встречаться при солёности 7–8‰ и выше (см. рис. 11).

Изменения в составе планктонных сообществ

В составе желетелого макропланктона в 2023 г. среди гребневиков существенно увеличилась доля медузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 – давнего вселенца, впервые обнаруженного в южном Каспии в 1959 г. [Лог-

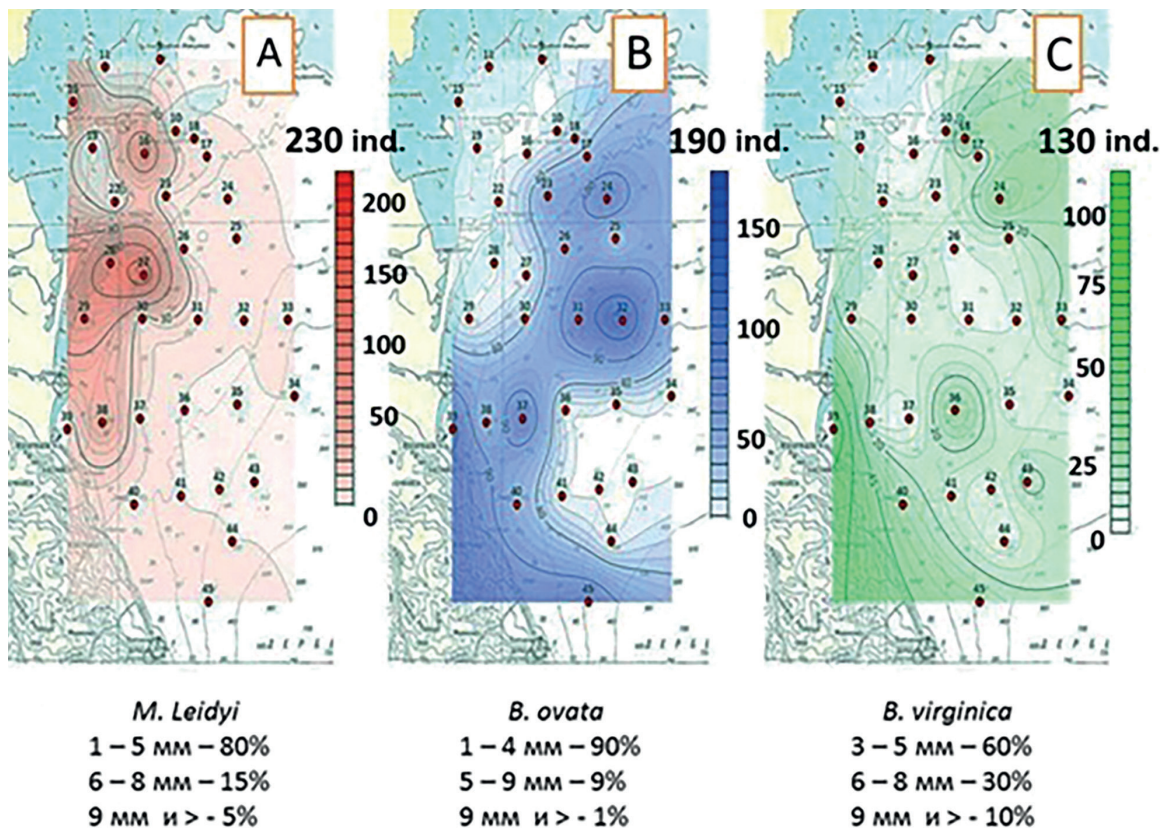


Рис. 12. Распределение численности (экз.), размерного состава (мм) и доли размерных групп (%) желетелых видов в сентябре-октябре 2023 г., по данным измерений телеметрическим комплексом.

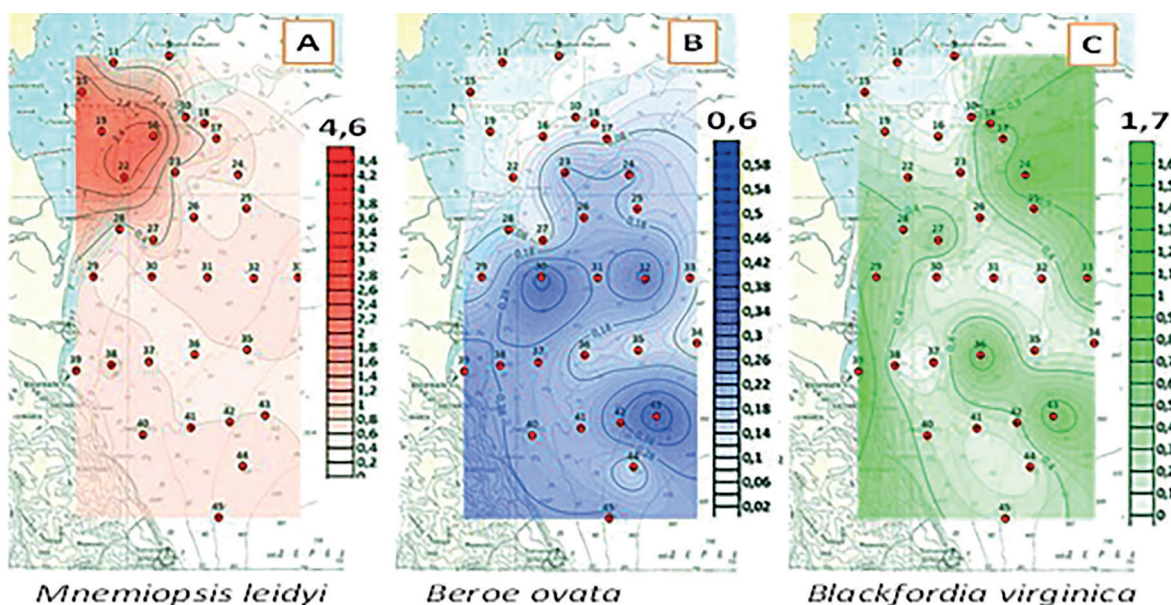


Рис. 13. Распределение биомассы желтелых видов (г/м^3) в сентябре-октябре 2023 г., по данным сборов планктонной сетью.

виненко, 1959]. Распространение в районе исследований численности всех трёх видов желтелых, по данным телеметрии, представлены на рис. 12, и распределение биомассы, и по данным ловов сетью на рис. 13.

Очевидно, что наиболее чувствительными организмами-индикаторами снижения экологического пресса *M. leidyi* могут быть виды, занимающие общую экологическую нишу. Одним из таких видов оказалась зоопланктонная медуза *B. virginica*. Ретроспективный анализ видеоматериалов телеметрии показал, что с ноября 2020 г. по октябрь 2023 г. численность *B. virginica* возросла в 26 раз (рис. 14).

Рисунки 12, А, В и 13, А, В указывают на взаимосвязь между гребневиками *M. leidyi* и

B. ovata. В районах, где отсутствует *B. ovata*, наблюдается более высокая концентрация *M. leidyi*, и наоборот. Однако между *B. ovata* и *B. virginica* подобной взаимосвязи не наблюдается (см. рис. 12, В, С и 13, В, С). На основании этого факта можно предполагать, что *B. virginica* не входит в спектр питания *B. ovata* в Каспийском море.

Численность и видовой состав ихтиофауны

От вселения *M. leidyi* в первую очередь пострадали пищевые конкуренты рыбы-зоопланктофаги. С 2000–2001 гг. в связи распространением *M. leidyi* по всему Каспию произошло катастрофическое сокращение уловов анчоу-

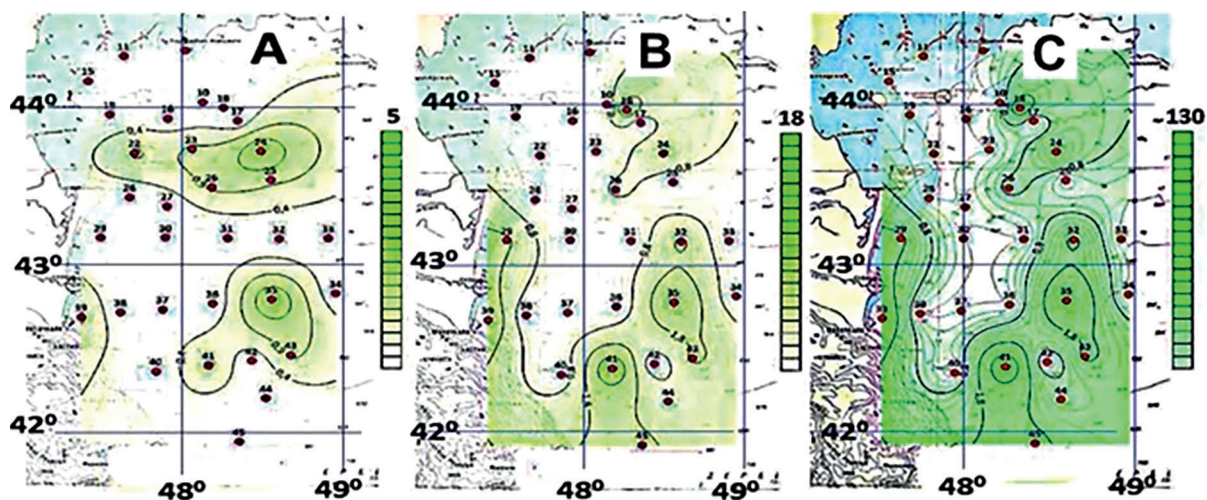


Рис. 14. Численность *B. virginica* (экз/м^3): А – 2020 г.; В – в 2022 г.; С – в 2023 г., по данным телеметрии.

Таблица 6. Видовой состав, численность и динамика образования скоплений рыб в зоне подводного источника света

Видовой состав рыб	Экспозиция, мин	Количество особей								
		Ноябрь 2020 г.			Октябрь 2022 г.			Октябрь 2023 г.		
		Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.1	Ст. 2	Ст.3
<i>Clupeonella caspia</i> (Svetovidov, 1941)	10	0	3	1	6	14	3	60	55	75
	30	17	24	9	26	49	150	150	500	650
	60	40	32	70	70	105	230	850	1000 и >	1000 и >
	90	70	40	85	560	350	300	2500	3000 и >	5000 и >
	120	190	120	97	700	400	320	6000	10000 и >	10000 и >
<i>Clupeonella engrauliformis</i> (Borodin, 1904)	10	–	–	–	–	–	–	7	0	15
	30	–	–	–	–	–	–	12	6	40 и >
	60	–	–	–	–	–	–	30	50	150 и >
	90	–	–	–	–	–	–	50	70	300 и >
	120	–	–	–	–	–	–	50	90	600 и >
<i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	10	0	0	0	0	0	0	2	3	0
	30	2	1	3	1	0	2	17	12	23
	60	1	3	2	0	0	1	11	15	11
	90	0	4	6	3	1	1	2	7	9
	120	2	2	1	2	1	2	3	4	5
<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810	10	0	0	0	0	3	4	5	2	16
	30	4	0	0	4	9	3	35	8	45
	60	12	3	1	5	3	5	50	60	34
	90	15	8	4	8	11	6	60	60	30
	120	21	8	12	23	8	9	60	60	65
<i>Gobiidae</i> Cuvier, 1816	10	0	0	0	0	3	0	3	1	2
	30	4	3	1	3	5	2	1	4	6
	60	5	9	7	5	6	2	4	9	11
	90	5	11	4	9	11	6	9	7	13
	120	8	14	10	11	9	8	13	9	18

совидной кильки *Clupea engrauliformis*. Одна из причин состоит в том, что это тепловодный вид и период ее нереста и развития совпадает с размножением и развитием *M. leidy*, это способствует высокому уровню конкуренции за пищу между *M. leidy* и взрослыми особями и личинками анчоусовидной кильки. Кроме того, поскольку эмбриональное и постэмбриональное развитие анчоусовидной кильки происходит в поверхностном слое, её яйца и мелкие личинки непосредственно потребляются *M. leidy* [Paritsky and Razinkov, 2014].

Запасы большеглазой кильки *Clupea grimmii* также пострадали от *M. leidy* на всех стадиях, включая яйца, личинок, молодь и взрослых особей. Его личинки и молодь живут в верхнем слое и питаются зоопланктоном, численность которых значительно со-

кратилась из-за конкуренции и хищничества *M. leidy* на их яйца и личинок [Paritsky and Razinkov, 2014].

Обыкновенная килька *Clupea caspia* пострадала меньше остальных, поскольку она способна мигрировать в солоноватые и даже пресноводные воды Северного Каспия и питаться солоноватоводным и пресноводным планктоном [Roohi et al., 2010; Забралиева и др., 2006]. В результате килька обыкновенная стала составлять основную часть уловов в Каспии. В целом ее доля в российских уловах составила 67%, анчоусовидной кильки – 32,7%, большеглазой – всего 0,8% [Paritsky and Razinkov, 2014]. Обыкновенная килька стала самым распространённым видом в Каспии, о чём свидетельствуют объёмы вылова в России и Иране.

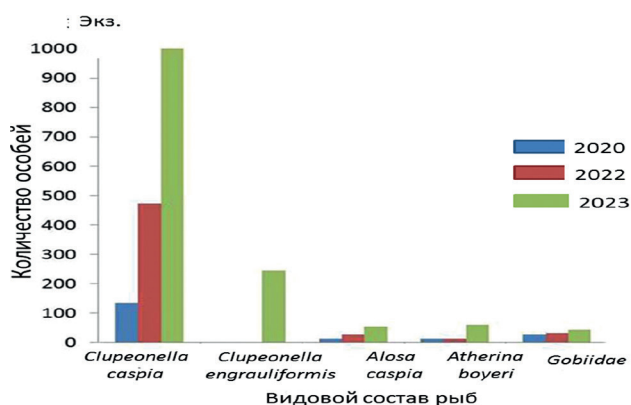


Рис. 15. Численность и видовой состав ихтиофауны в районе исследований на стационарных точках телеметрических наблюдений в 2020, 2022 и 2023 гг.

Результаты мониторинга ихтиофауны на постоянных точках наблюдений, проводившегося с помощью телеметрического комплекса в 2020, 2022 и 2023 гг., представлены в табл. 6 и на рис. 15.

Из пяти видов рыб, обнаруженных в районе наблюдений, наиболее многочисленной была килька обыкновенная *Clupeonella caspia* (Svetovidov, 1941). В наблюдениях 2023 г. в составе скопления появилась килька анчоусовидная *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) (см. рис. 15). Эти виды характеризуются устойчивыми положительными фотореакциями [Никонов, 1963], что позволяет в течение экспозиции в режиме онлайн наблюдать за динамикой образования их скоплений, увеличением численности, за размерным составом и поведением. Различать эти виды в составе скопления позволяют их морфологические признаки и поведенческие реакции. Так, *C. caspia* в зоне света занимала световое поле определённой освещённости, граница которого начинается на удалении 1–1,5 м от источника света. Кроме того, она чутко реагировала на внешние раздражители (шумы, появление хищников в зоне света) и уходила из светового поля. *C. engrauliformis* демонстрировала устойчивый фототаксис, выражающийся в поведении: круговые движения вокруг лампы, замирание, вращение вокруг оси тела. Этот вид килек концентрировался в непосредственной близости от источника света и не реагировал на внешние раздражители. Поэтому при появлении в зоне света хищника (сельдь, тюлень, осётр, белуга) ско-

пление *C. caspia* рассыпалось, и у источника света оставалась только *C. engrauliformis*, что позволяло получать о ней репрезентативную информацию.

Результаты наблюдений на трёх станциях показали, что в ноябре 2020 г. при температуре воды 15–16 °С в зоне света к концу экспозиции (120 мин) образовывалось скопление килек *C. caspia* со средней численностью до 130 экз. При этом активность рыб была крайне низкой. В составе скопления в небольшом количестве присутствовали также атерина *Atherina boyeri* и вблизи дна – бычки *Gobiidae*.

В октябре 2022 г. температура воды на станциях составляла 18–19 °С. В световой зоне в конце экспозиции образовалось скопление *C. caspia* средней численностью около 400 экз. Активность рыб была слабой. В процессе формирования скопления рост численности был более интенсивным по сравнению с данными наблюдений 2020 г., что указывает на возможное увеличение численности рыб в районе.

В октябре 2023 г. температура воды от поверхности до глубины 20 м была аномально высокой и составляла 21–22 °С. В световой зоне образовалось скопление *C. caspia* средней численностью около 9000 экз. и *C. engrauliformis* средней численностью около 250 экз. Рыбы вели себя очень активно. Скорость формирования скопления была на порядок выше, чем в 2022 г. В составе скопления появилась анчоусовидная килька *C. engrauliformis*, не наблюдавшаяся ранее в этом районе [Разинков и др., 2023]. Этот вид килек в наибольшей степени пострадал от *M. leidy* [Камакин и др., 2017, 2018; Карпюк и др., 2004, Шиганова и др., 2003]. Также в составе скопления существенно увеличилась доля сопутствующих рыб (см. табл. 6; рис. 15).

Увеличение численности пелагических рыб в районе наблюдений в период 2020–2023 гг. свидетельствует об улучшении кормовой базы и условий их обитания в целом. Телеметрические наблюдения в 2023 г. визуально показали обилие зоопланктона на большинстве станций, особенно многочисленные скопления мелких ракообразных были отмечены в ходе наблюдения за ихтиофауной.

Заключение и выводы

В течение четырёх лет (2020–2023 гг.) ЮНЦ РАН совместно с ИО РАН проводили мониторинговые исследования макропланктона в северо-западной части Каспийского моря. В последние годы такие подробные исследования в этом районе не проводились.

Наблюдения показали, что *M. leidy* может проникать на север в районы с солёностью до 3–4‰, давать вспышку развития при повышении температуры до 5–8° и выше и воздействовать на местную экосистему. Его популяция в условиях отсутствия *B. ovata* может достигать высокой численности (до 50 экз/м³), как отмечено в сентябре 2022 г., *B. ovata* может влиять на популяцию *M. leidy* только в районах с солёностью не ниже 7–8‰. В целом в районе исследований в пределах ареала *B. ovata* численность и биомасса *M. leidy* в течение четырёх лет снизилась приблизительно в 3 раза. Однако сравнительный анализ толерантности гребневиков к условиям среды (температура, солёность) показал, что *M. leidy* является более эврибионтным видом по сравнению с *B. ovata*, что позволяет ему занимать больший ареал как по площади, так и по глубине, а также воздействовать на экосистему в районах и на горизонтах, не доступных для *B. ovata*.

Мониторинг состояния популяций пелагических рыб-зоопланктофагов в районе исследований показал, что их численность, как и численность остальных видов рыб, увеличивается, что может рассматриваться как начало восстановления экосистемы в условиях снижения пресса *M. leidy* и увеличении биомассы и численности в популяции *B. ovata*

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках реализации Государственных заданий Министерства образования и науки Российской Федерации на 2025 г. для ЮНЦ РАН (№ 125012100503-4 и № 125011200145-8 (FMRE-2025-0053) и для ИОРАН (FMWE-2024-0023 («Биоресурсы, биоразнообразие и структура пелагических сообществ Мирового океана, их пространственная и временная динамика»)).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Забралиева Т.С., Гаджиев Р.В., Ахундов М.М., Гасанов Н.Г., Мурадова И.Т., 2006.
- Характеристика питания тюльки в западных прибрежных районах Среднего и Южного Каспия в новых экологических условиях // Карпюк М.И., Мажник А.Ю., Катунин Д.Н. и др. (Ред.), Рыбохозяйственные исследования на Каспии. КаспНИРХ, Астрахань, стр. 140–156. 435 с.
- Камакин А.М., Студеникина Ю.Б., Степенова Л.В., Рубцова Е.Г. Сезонное распределение *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море в 2001 году // Науч. бюл. Каспийского плавучего ун-та. Вып. 3. Астрахань: КПУ, 2002. С. 42–46.
- Камакин А.М., Ушивцев В.Б., Коренек В.Г. Вертикальное распределение популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Тр. КаспНИРХ. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 191–198.
- Камакин А.М., Егоров С.Н. Влияние популяции *Mnemiopsis leidy* на различные трофические уровни экосистемы Каспийского моря // Актуальные проблемы современной науки: тр. 1-го Междунар. форума (6-й Междунар. конф.). Естественные науки. Самара: Изд-во СамГТУ, 2005. Ч. 13: Экология. С. 65–72.
- Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidy* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. № 2. С. 33–42.
- Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 96–103.
- Камакин А.М., Парицкий Ю.А., Никулина Л.В., Стольникова Н.В. Влияние *Mnemiopsis leidy* на различные элементы морских экосистем Каспия // Сохранение биологических ресурсов Каспия: мат. и докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Астрахань, 18–19 сент. 2014 г.). Астрахань: Изд-во АГТУ, 2014. С. 197–203.
- Камакин А.М., Зайцев В.Ф., Катунин Д.Н. Популяция гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2015. № 1. С. 47–61.
- Камакин А.М., Парицкий Ю.А., Асейнова А.А., Разенков В.П., Никулина Л.В. Негативное влияние вселенца гребневика *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz,

- 1865) на гидробионтов пелагиали Каспийского моря // *Материалы 1-й Всерос. междисц. науч.-практ. конф. (с междунар. участием) «Крымская инициатива» – Экологическая безопасность регионов: концептуально-теоретические, практические, природоохранные и мировоззренческие аспекты»* (Симферополь, 5–7 октября 2017 г.). Симферополь, 2017. 5 с.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П., Парицкий Ю.А. Влияние нового вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* на основные звенья экосистемы Каспийского моря // *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хоз-во*. 2018. № 1.
- Карпюк М.И., Катунин Д.Н. и др. Результаты исследований по оценке влияния *Mnemiopsis leidyi* на экосистему Каспийского моря и разработка биотехнических основ возможного вселения *Beroe ovata* для биоконтроля популяции мнемиипсиса // *Тр. КаспНИРХа. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г.* Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 165–183.
- Логвиненко Б.М. О нахождении в Каспийском море медузы *Blackfordia virginica* // *Зоологический журнал*. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1257–1258.
- Никоноров И.В. Лов рыбы на свет. М.: Рыбное хозяйство, 1963. 164 с.
- Разинков В.П., Зубкова Т.С., Гаврилова Д.А., Кузнецов В.В., Калмыков В.А., Таилов П.С. Динамика промыслового запаса морских рыб в условиях разработки и освоения нефтегазовых месторождений Каспийского моря // *Материалы 9-й Научно-практической конф. «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений»*. Астрахань, 2023. С. 195.
- Саяпин В.В., Ушивцев В.Б., Олейников Е.П., Досаев Ф.Г. Гребневик *Beroe ovata* (Bruguiere 1789) – новый вселенец в экосистеме Каспийского моря // *Океанология*, 2021. Т. 61, № 5. С. 753–758.
- Ушивцев В.Б., Саяпин В.В., Олейников Е.П., Галактионова М.Л. Оценка состояния популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Bruguiere, 1789 в российском секторе Каспийского моря в августе 2021 г. // *Наука юга России*. 2022. Т. 18, № 3. С. 105–110.
- Ушивцев В.Б., Саяпин В.В., Олейников Е.П., Галактионова М.Л., Котеньков С.А. Состояние популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* в водах западного шельфа Северного и Среднего Каспия в августе–сентябре 2022 г. // *Океанология*. 2023. Т. 63, № 6. С. 927–935.
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П., Ушивцев В.Б., Дулимов В.Б., Мусаева Э.И. Вселенец в Каспийском море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // *Океанология*. 2001. Т. 41, вып. 4. С. 542–549.
- Шиганова Т.А., Сапожников В.В., Мусаева Э.И., Доманов М.М., Булгакова Ю.В., Белов А.А., Зазуля Н.И., Зернова В.В., Кулешов А.Ф., Сокольский А.Ф., Имирбаева Р.И., Микуиза А.С. Условия, определяющие распределение гребневика *Mnemiopsis leidyi* и его влияние на экосистему Северного Каспия // *Океанология*. 2003. Т. 43, № 5. С. 716–733.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в Южных морях Евразии: дис. ... д-ра биол. наук; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2009. 642 с. (на русском языке).
- Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtsev V.B., Shiganova T.A., Zukova O.A., Aladin N.V., Susan I., Wilson S.I., Harbison G.R. & Dumont H.J. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia* // *J. of Invasion In: “Biological Invasions”*. 2000.
- Kazmin A.S., Shiganova T.A. 2024. Ctenophore invasions in the Ponto-Caspian Seas: role of abiotic factors variability. *Biol Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03252-2>
- Kosarev A.N. 2006. Physico-geographical conditions of the Caspian Sea. The Caspian Sea environment. In: Kostianoy A.G., Kosarev A.N. (Eds.), *Hdb Env. Chem. Part Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg*, pp. 5–32.
- Paritsky Y.A., Razinkov V.P. 2014. Biology and State of the Stocks Big Eye Kilka in 2013. FSUE “Caspian Research Institute of Fisheries”. Astrakhan (in Russian).
- Roohi, A., Kideys, A., Sajjadi, A., Hashemian, A., Pourgholam, R., Fazli, H., Khanari, A.G., Eker-Develi, A., 2010. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the South Caspian Sea after the invasion of ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biol. Invasions* 2, 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>.
- Roohi H., Kideys A., Farabi S.M., Rowshan Tabari, Finenko G., Arashkevitch E., Bagheri S., Negarestan H., Rostamian M., Rostami H., Pourgholam R., Shiganova T. 2022. First record of the non-native species *Beroe ovata* Mayer 1912 (Ctenophora: Nuda) in the Caspian Sea Iranian Journal of Fisheries Sciences 21(5) 1335-1342. 2022. DOI:10.22092/ijfs.2022.128162
- Shiganova T.A. and Bulgakova Y.V. 2000. Effect of gelatinous plankton on the Black and Azov Sea fish and their fish resources. *ICES Journal of Marine Science* 57. p. 641–648.
- Shiganova T.A. 2004. Environmental Impact Assessment including Risk Assessment regarding a proposed introduction of *Beroe ovata* to the Caspian Sea. Ed. Henri Dumont.
- Shiganova T.A. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian Seas. *Marine Pollution Bulletin* 161.111737 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111737>
- Shiganova T.A., Kamakin A.M., Pautova L.A., Kazmin A.S., Roohi A. and Dumont H.J. An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota // *Advances in Marine Biology*. Vol. 94. Copyright # 2023a. Elsevier Ltd. ISSN 0065-2881. All rights reserved. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023.01.002>
- Shiganova T.A., Mamedov E.V., Akhundov M.M., Jafarova E.E., Bagirova M.A., Kazmin A.S. 2023b. Invasion of ctenophore *Beroe ovata* Bruguiere, 1789 in the Caspian Sea: is it a chance for ecosystem recovery? // *Biol Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03171>

GELATINOUS MACROPLANKTON OF THE NORTHWESTERN PART OF THE CASPIAN SEA AND ITS IMPACT ON THE ECOSYSTEM (2020–2023)

© 2026 Ushivtsev V.^{1*}, Shiganova T.^{2**}, Kazmin A.², Steponyan O.¹, Sayapin V.¹, Moskovets A.¹, Galaktionova M.¹

¹Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia

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

e-mail: *V_Ushivtsev@mail.ru, **shiganov@ocean.ru

The ecosystem of the Caspian Sea has been under the influence of non-native species since the late 1990s, primarily the harmful zooplanktophagous *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865). Due to the absence of predators, feeding on *M. leidyi*, its number increased rapidly. The active depletion of zooplankton by *M. leidyi* was regulated only by abiotic factors (primarily temperature and salinity) and affected all the trophic levels of the ecosystem. However, in November 2019, a new non-native species was discovered in the southern part of the Caspian Sea for the first time – the ctenophore *Beroe ovata* (Bruguiere, 1789), a predator that feeds on zooplanktophagous ctenophores. Observations in the northwestern part of the Caspian Sea in 2020–2023 showed that during the development of the Caspian population of *B. ovata*, the number of *M. leidyi* decreased and ecosystem restoration began. At the same time, the habitat of the harmful hydromedusa (also zooplanktophagous) *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, had expanded and spread to the Northern Caspian Sea. The paper presents field data on monitoring the state of populations of all three species of gelatinous macroplankton using standard catches with plankton net and an innovative underwater telemetry system. The influence of *B. ovata* on the population of *M. leidyi* was studied; information on the distribution of *B. virginica* and on the beginning of the restoration of the species composition and abundance of pelagic zooplanktophagous fishes in the northwestern part of the sea after the introduction of *B. ovata* was obtained.

Keywords: invasive gelatinous species, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, *Blackfordia virginica* ecosystem disturbances, Caspian Sea.

FLORISTIC SHIFT IN RESPONSE TO *AGERATINA ADENOPHORA* (SPRENG.) R.M. KING & H. ROB. (ASTERACEAE) INVASION IN A MIXED FOREST OF CHAMPAWAT, KUMAUN HIMALAYA

©2026 Kavita Khatri*, Ravi Shankar**

Department of Botany, Campus Champawat, Soban Singh Jeena University, Champawat 262523, Uttarakhand, India
email: *kabitakhatri000@gmail.com, **rk2566482@gmail.com

Received November 1, 2025. Revised May 7, 2026. Accepted May 30, 2026

Himalayan forests are dynamic ecological systems that regulate climate, soil, and water cycling, and sustain rich biodiversity. Yet, invasive plant species like *Ageratina adenophora* are progressively threatening their integrity. This study explores the ecological impacts of *A. adenophora* invasion on vegetation structure and composition of mixed forest in the Champawat region of Kumaun Himalaya. Comparative analysis between uninvaded and invaded sites revealed substantial alteration in community structure. While the invaded site exhibited higher tree density and basal area, this was primarily due to the dominance of few disturbance adapted species, leading to reduced species evenness and altered spatial distribution patterns. Significant decline was observed in frequency, abundance, and regeneration of the key native and non-native species such as *Myrica esculenta*, *Quercus leucotrichophora*, and *Cedrus deodara*, while opportunistic species like *Alnus nepalensis* and *Betula alnoidea* showed increment in these parameters. Shrub and herbaceous layers were similarly affected resulting in decline of local plant diversity and dominance of *A. adenophora*. Diversity indices demonstrated drop in diversity, and community imbalance in invaded areas. These findings emphasize the serious ecological consequences of *A. adenophora* invasion and underline the need for anticipatory management and restoration approaches to secure native biodiversity and uphold forest ecosystem functioning in the Himalayas.

Keywords: Biological invasion, biodiversity loss, change assessment, ecological impacts, forest regeneration, invasive species, species composition.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-207-209

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

References

- Abhilash, P.C., Restoring the unrestored: strategies for restoring global land during the UN decade on ecosystem restoration (UN-DER), *Land*, 2021, vol. 10, pp. 201.
- Bagri, A.S., Khatri, K., Singh, A. and Singh, H., 2026. Diversity, species richness and vegetation pattern in the major forests of Tehri Garhwal, Western Himalaya. *Plant Biosyst.*, vol. 160(2), p. 97.
- Behera, M.C., Sahoo, U.K., Mohanty, T.L., et al., Species composition and diversity of plants along human-induced disturbances in tropical moist Sal forests of Eastern Ghats, India, *Forests*, 2023, vol. 14, pp. 1931.
- Carboni, M., Livingstone, S.W., Isaac, M.E., Cadotte, M.W., Invasion drives plant diversity loss through competition and ecosystem modification, *J. Ecol.*, 2021, vol. 109, pp. 3587–3601. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13739>
- Chambers, J.C., Brown, J.L., Bradford, J.B., et al., New indicators of ecological resilience and invasion resistance to support prioritization and management in the sagebrush biome, United States, *Front. Ecol. Evol.*, 2023, vol. 10, pp. 1009268.
- Cottam, G., Curtis, J.T., The use of distance measures in phytosociological sampling, *Ecology*, 1956, vol. 37, pp. 451–460. <https://doi.org/10.2307/1930167>
- Curtis, J.T., McIntosh, R.P., The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters, *Ecology*, 1950, vol. 31, pp. 434–455.
- Daly, E.Z., Chabrierie, O., Massol, F., et al., A synthesis of biological invasion hypotheses associated with the introduction–naturalisation–invasion continuum, *Oikos*, 2023, e09645. <https://doi.org/10.1111/oik.09645>
- Datta, A., Kühn, I., Ahmad, M., Michalski, S., Auge, H., Processes affecting altitudinal distribution of invasive *Ageratina adenophora* in western Himalaya: The role of local adaptation and the importance of different life-cycle stages, *PLoS One*, 2017, vol. 12(11), pp. e0187708.
- Davidson, J.L., Shoemaker, L.G., Resistance and resilience to invasion is stronger in synchronous than compensa-

- tory communities, *Ecology*, 2023, vol. 104. <https://doi.org/10.1002/ecy.4162>
- DeBerry, D.A., Hunter, D.M., Impacts of invasive plants on native vegetation communities in wetland and stream mitigation, *Biology*, 2024, vol. 13, pp. 275.
- Eschen, R., Beale, T., Bonnin, J.M., et al., Towards estimating the economic cost of invasive alien species to African crop and livestock production, *CABI Agric. Biosci.*, 2021, vol. 2. <https://doi.org/10.1186/s43170-021-00038-7>
- Feng, Q., Wang, B., Chen, M., et al., Invasive plants as potential sustainable feedstocks for biochar production and multiple applications: A review, *Resour. Conserv. Recycl.*, 2021, vol. 164, pp. 105204.
- Ghozali, R.I., Maryono, T., The impact of invasive alien species *Spathodea campanulata* on native species in Bukit Barisan Selatan National Park, Sumatra, Indonesia, *Folia For. Pol. Ser. For.*, 2025, vol. 67.
- Gioria, M., Hulme, P.E., Richardson, D.M., Pyšek, P., Why are invasive plants successful?, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2023, vol. 74, pp. 635–670. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070522-071021>
- Huebner, C.D., Effects of global climate change on regeneration of invasive plant species from seeds, in *Plant Regeneration from Seeds*, Elsevier, 2022, pp. 243–257.
- Jarvis-Lowry, B., Harrington, K.C., Ghanizadeh, H., Robertson, A.W., Effects of vegetative ground cover on seedling establishment of the invasive liana old man's beard (*Clematis vitalba*), *Weed Sci.*, 2024, vol. 72, pp. 782–789.
- Joshi, V.C., Sundriyal, R.C., Khatri, K., Arya, D., Unveiling the ecological alarm: People's perception towards exploring the impact of invasive plants on biodiversity and ecosystem services in the Western Himalaya. *Environ. Chall.*, 2024, vol. 16, p. 100997.
- Kaushik, P., Pati, P.K., Khan, M., Khare, P., Effect of invasive species on forest composition in tropical dry forest: a case study of invasion by *Gliricidia sepium*, *South For. J. For. Sci.*, 2024, vol. 86, pp. 125–140. <https://doi.org/10.2989/20702620.2024.2322484>
- Khatri, K., Bargali, K., and Bargali, S.S., Allelopathic effects of fresh and dried leaf extracts of *Ageratina adenophora* on rice varieties, *Discover Plants*, 2025a, vol. 2, 96. <https://doi.org/10.1007/s44372-025-00173-9>
- Khatri, K., Bargali, K., and Bargali, S.S., Invasion consequences: Suppression of native tree seedlings by *Ageratina adenophora* and the potential of its composted leaves as an organic amendment, *Plant Ecol.*, 2025b, vol. 226, pp. 1081–1094. <https://doi.org/10.1007/s11258-025-01556-4>
- Khatri, K., Bargali, K., and Bargali, S.S., Mitigating the toxic effects of *Ageratina adenophora* rhizospheric soil on wheat crop through biochar-based soil amendments, *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 2025c, vol. 25, pp. 5439–5454. <https://doi.org/10.1007/s42729-025-02476-y>
- Khatri, K., Bargali, K., and Bargali, S.S., Role of biomass allocation strategy in enhancing the invasiveness of Croftonweed (*Ageratina adenophora*) across diverse habitats of Kumaun Himalaya, *Acta Oecol.*, 2026, vol. 130, p. 104152. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2025.104152>
- Khatri, K., Goswami, P., Trait Based Comparison of *Ageratina adenophora* and Co-Occurring Herbaceous Species Across Forest Ecosystems in Champawat, Kumaun Himalaya, *Weed Res.*, 2025, vol. 65(6), pp. e70042. <https://doi.org/10.1111/wre.70042>
- Khatri, K., Influence of maternal environment on offspring trait expressions in Crofton weed, *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.*, 2026, pp. 1–13.
- Khatri, K., Phenotypic plasticity and allelopathic potential of *Ageratina adenophora* (Spreng.) King and Robinson in different habitats of Kumaun Himalaya, Ph.D. thesis, Kumaun University, Nainital, Uttarakhand, India, 2023.
- Khattak, W.A., Sun, J., Hameed, R., et al., Unveiling the resistance of native weed communities: insights for managing invasive weed species in disturbed environments, *Biol. Rev.*, 2024, vol. 99, pp. 753–777. <https://doi.org/10.1111/brv.13043>
- Kumar, M., Garkoti, S.C., Functional traits, growth patterns, and litter dynamics of invasive alien and co-occurring native shrub species of chir pine forest in the central Himalaya, India, *Plant Ecol.*, 2021, vol. 222, pp. 723–735. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01140-6>
- Meli, P., Schweizer, D., Winowiecki, L.A., et al., Mapping the information landscape of the United Nations Decade on Ecosystem Restoration Strategy, *Restor. Ecol.*, 2023, vol. 31. <https://doi.org/10.1111/rec.13810>
- Misra, R., *Ecology Work Book*, New Delhi: Oxford and IBH Company, 1968, pp. 244.
- Negi, B., Kavita, K., Kiran, B., et al., Impact of invasive *Ageratina adenophora* on relative performance of woody vegetation in different forest ecosystems of Kumaun Himalaya, India, *J. Mt. Sci.*, 2023a, pp. 2557–2579.
- Negi, B., Khatri, K., Bargali, S.S., Bargali, K., Invasive *Ageratina adenophora* (Asteraceae) in agroecosystems of Kumaun Himalaya, India: A threat to plant diversity and sustainable crop yield, *Sustainability*, 2023b, vol. 15, pp. 10748.
- Nyssen, B., Ouden, J.D., Bindewald, A., et al., Established invasive tree species offer opportunities for forest resilience to climate change, *Curr. For. Rep.*, 2024, vol. 10, pp. 456–486. <https://doi.org/10.1007/s40725-024-00232-6>
- Odum, E.P., *Fundamentals of Ecology*, Saunders, Philadelphia, 1953.
- Olson, S.K., Smithwick, E.A.H., Lucash, M.S., et al., Landscape-scale forest reorganization following insect invasion and harvest under future climate change scenarios, *Ecosystems*, 2021, vol. 24, pp. 1756–1774. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00616-w>
- Pandey, N.C., Upadhyay, G., Koranga, S., Khatri, K., Tewari, L.M., Joshi, G.C., Tewari, G., Chaturvedi, R.K., Variation in soil physico-chemical properties and species composition across the altitudinal gradient in different forests of Uttarakhand, India. *Environ. Monit. Assess.*, 2025, vol. 197, p. 790. <https://doi.org/10.1007/s10661-025-14221-0>
- Pathak, D.K., Bargali, K., Khatri, K., Bargali, S.S., Distribution pattern, ecological status and ethnomedicinal uses of medicinal plants along an altitudinal gradient among Jaunsar tribes of Western Himalaya, *J. Herbs Spices Med. Plants*, 2025, vol. 31, no. 1, pp. 1–25.

- Pathak, R., Negi, V.S., Rawal, R.S., Bhatt, I.D., Alien plant invasion in the Indian Himalayan Region: state of knowledge and research priorities, *Biodiv. Conserv.*, 2019, vol. 28(12), pp. 3073–3102.
- Pathak, R., Negi, V.S., Yadava, A.K., Bhatt, I.D., Distribution pattern of dominant invasive alien plants in forests of Kumaon region in West Himalaya, *Int. J. Ecol. Environ. Sci.*, 2021, vol. 47(4), pp. 325–332.
- Peller, T., Altermatt, F., Invasive species drive cross-ecosystem effects worldwide, *Nat. Ecol. Evol.*, 2024, vol. 8, no. 6, pp. 1087–1097.
- Pielou, E.C., Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession, *J. Theor. Biol.*, 1966, vol. 10, pp. 370–383. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
- Poudel, A.S., Jha, P.K., Shrestha, B.B., 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(2), pp. 79–92.
- Rai, P.K., Environmental degradation by invasive alien plants in the Anthropocene: challenges and prospects for sustainable restoration, *Anthr. Sci.*, 2021, vol. 1, pp. 5–28. <https://doi.org/10.1007/s44177-021-00004-y>
- Rao, R., Kumar, S., Mishra, A., Garkoti, S.C., *Ageratina adenophora* invasion alters vegetation structure and soil properties in alder and oak forests in the central Himalayas, India, *Environ. Sustain.*, 2025, vol. 8, pp. 71–83. <https://doi.org/10.1007/s42398-025-00341-3>
- Rodriguez, C.S., Sweet, L., Davis, M., et al., Temporal invasion regime attributes influence community synchrony and stability in an arid land system, *Ecology*, 2025, vol. 106. <https://doi.org/10.1002/ecy.70081>
- Sakachep, Z.K., 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. <https://doi.org/10.1007/s42965-025-00387-8>
- Sekar, K.C., Manikandan, R., Srivastava, S.K., Invasive alien plants of Uttarakhand Himalaya, *Proc. Natl. Acad. Sci. India B - Biol. Sci.*, 2012, vol. 82(3), pp. 375–383.
- Shannon, C.E., Weaver, W., *The Mathematical Theory of Communication*, Urbana, IL, USA: University of Illinois Press, 1963, pp. 31–35.
- Sharma, A., Patel, S.K., Singh, G.S., Variation in species composition, structural diversity, and regeneration along disturbances in tropical dry forest of Northern India, *J. Asia-Pac. Biodivers.*, 2023, vol. 16, pp. 83–95.
- Shiferaw, W., Demissew, S., Bekele, T., Aynekulu, E., Effects of *Prosopis juliflora* invasion on native species diversity and woody species regeneration in rangelands of Afar National Regional State, Northeast Ethiopia, *J. Resour. Ecol.*, 2022, vol. 14, pp. 35–45.
- Simpson, E.H., Measurement of diversity, *Nature*, 1949, vol. 163, pp. 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Sonnier, G., Boughton, E.H., Whittington, R., Long-term response of wetland plant communities to management intensity, grazing abandonment, and prescribed fire, *Ecol. Appl.*, 2023, vol. 33. <https://doi.org/10.1002/eap.2732>
- Souza, A.T., Dias, E., Antunes, C., Ilarri, M., Disruptions caused by invasive species and climate change on the functional diversity of a fish community, *NeoBiota*, 2023, vol. 88, pp. 211–244.
- Tsirintanis, K., Azzurro, E., Crocetta, F., et al., Bioinvasion impacts on biodiversity, ecosystem services, and human health in the Mediterranean Sea, *Aquat. Invasions*, 2022, vol. 17, pp. 308–352.
- Valdiya, K.S., *Geology of Kumaun Lesser Himalaya*, Wadia Institute of Himalayan Geology, 1980.
- Verma, S.R., Joshi, S., Rawat, D.S., Diversity of invasive alien dicot species in Pantnagar, Uttarakhand, India, *Asian J. Biol.*, 2022, vol. 16(1), pp. 7–19. <https://doi.org/10.9734/ajob/2022/v16i1292>
- Wang, A., Melton, A.E., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Potential distributional shifts in North America of allelopathic invasive plant species under climate change models, *Plant Divers.*, 2022, vol. 44, pp. 11–19.
- Wang, L., Wei, F., Tagesson, T., et al., Transforming forest management through rewilding: enhancing biodiversity, resilience, and biosphere sustainability under global change, *One Earth*, 2025, vol. 8.
- Wieczorkowski, J.D., Lehmann, C.E.R., Encroachment diminishes herbaceous plant diversity in grassy ecosystems worldwide, *Glob. Change Biol.*, 2022, vol. 28, pp. 5532–5546. <https://doi.org/10.1111/gcb.16300>
- Xu, H., Liu, Q., Wang, S., et al., A global meta-analysis of the impacts of exotic plant species invasion on plant diversity and soil properties, *Sci. Total Environ.*, 2022, vol. 810, pp. 152286.

A COMPREHENSIVE ASSESSMENT OF INVASIVE AND ALIEN PLANT SPECIES ALONG ROADSIDE CORRIDORS IN THE VALLEY DISTRICTS OF MANIPUR, INDIA

©2026 Rebika Ningombam (<https://orcid.org/0009-0000-7255-027X>)^a, Chingangbam Sadananda Singh (<https://orcid.org/0000-0003-3658-4485>)^{a*}, Potsangbam Kumar Singh (<https://orcid.org/0000-0002-4718-5052>)^b, Senjam Jinus S. (<https://orcid.org/0000-0002-3767-9825>)^c

^aDepartment of Environmental Science, Manipur International University, Imphal 795140, Manipur, India

^bDepartment of Botany, Manipur International University, Imphal 795140, Manipur, India

^cDepartment of Agricultural Science, Manipur International University, Imphal 795140, Manipur, India
email: *chingangbam.sadananda@gmail.com

Received January 20, 2026. Revised April 9, 2026. Accepted May 31, 2026

Biological invasions of alien plants present one of the most serious threats to long-term maintenance of ecosystem health, agricultural production, forest regeneration and biodiversity. Roadways have been identified as one of the major source-points for helping in spread of invasive species as they tend to create edge effect, degrade soils, and drag winds generated by vehicular movements provided added force on further spreading of the seeds. The present study provides the first systematic inventory and quantitative assessment of invasive alien species (IAS) along roadside habitats in the five valley districts of Manipur, India. Vegetation sampling was conducted using stratified quadrat methods across national, state, and district roads between 2022 and 2024. A total of 146 alien plant species were recorded, comprising 107 herbaceous and 39 shrub species originating from 39 countries. The herb layer was dominated by fast-growing ruderal species with high frequency and turnover, whereas the shrub layer showed structurally dominant perennial species with greater biomass and long-term persistence potential. Frequency distribution patterns deviated from Raunkiaer's normal distribution, indicating an actively spreading and non-equilibrium invasive community. Whitford's Index of distribution further revealed contrasting spatial strategies between short-lived herbs and stress-tolerant shrubs. The results demonstrate that roadside habitats in Manipur function as active invasion corridors and early establishment zones for both herbaceous and woody IAS. These findings provide a baseline for invasion monitoring and emphasize the urgent need for early detection and targeted roadside management to prevent further landscape-level spread into adjacent natural and agricultural ecosystems.

Keywords: IAS, roadside, biological invasion, Manipur, ecological threat

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-210-212

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Arevalo, J.R., Delgado, J.D., Otto, R., Naranjo, A., Salas, M., Fernandez-Palacios, J.M., Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands), *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 2005, vol. 7, pp. 185–202.
- Cain, S.A., Castro, G.M. de O., *Manual of Vegetation Analysis*. New York: Harper and Brothers, 1959.
- Cowie R. Does the public care about species loss? A glimpse into the public's thinking. *Conservation Biology in Practice*, 2001, vol. 2(3), pp. 28–9.
- Curtis, J.T., McIntosh, R.P., An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin, *Ecology*, 1951, vol. 32(3), pp. 476–496. <https://doi.org/10.2307/1931725>
- Das, K., Duarah, P., Invasive alien plant species in the roadside areas of Jorhat, Assam: Their harmful effects and beneficial uses, *Int. Journal of Engineering Research and Applications*. 2013, vol. 3(5), pp. 353–358.
- Day, M.D., Wiley, C.J., Playford, J., Zalucki, M.P., *Lantana: Current Management Status and Future Prospects*. ACIAR, 2003.
- Devi, N.D., Unseasoned blooms, bad air behind spike in allergy cases. *E.pao*. <https://url-shortener.me/2DMC>. Accessed Dec 28, 2025.

- Global Invasive Species Database, Species profile: *Imperata cylindrical*, 2026. Accessed from <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/imperata+cylindrica> on 16-02-2026.
- Grime, J.P., Evidence for the existence of three primary strategies in plants. *American Naturalist*, 1977, vol. 111(982), pp. 1169–1194.
- Huebner, C. D. (2020). Patterns of invasive plant abundance in disturbed versus undisturbed forests within three land types over 16 years. *Diversity and Distributions*, 27(1), 130–143. <https://doi.org/10.1111/ddi.13175>
- Hulme, P.E., Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways. *Journal of Applied Ecology*, 2009, vol. 46, pp. 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- John L. Curnutt, Host-area specific climatic-matching: similarity breeds exotics, *Biological Conservation*, 2000, vol. 94, issue 3, pp. 341–351, [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00186-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00186-X).
- Kanjilal, U.N., Kanjilal, P.C. and Das, A., *Flora of Assam*, vol. 2. Assam Govt. Press, Shillong. 1938.
- Kato-Noguchi, H., & Kato, M., Defense Molecules of the Invasive Plant Species *Ageratum conyzoides*. *Molecules*, 2024, 29(19), 4673. <https://doi.org/10.3390/molecules29194673>
- Kent M. (2012). *Vegetation Description and Data Analysis: A Practical Approach*. 2nd Edition. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2012.
- Khuroo, A.A., Rashid, I., Reshi, Z., Dar, G.H., Wafai, B.A., The alien flora of Kashmir Himalaya. *Biological Invasions*, 2007, vol. 9(3), 269–292. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9032-6>
- Kohli, R.K., Batish, D.R., Singh, H.P., Dogra, K.S., Status, invasiveness and environmental threats of three tropical American invasive weeds (*Parthenium hysterophorus* L., *Ageratum conyzoides* L., *Lantana camara* L.) in India, *Biol Invasions*, 2006, vol. 8, pp. 1501–1510 <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5842-1>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M., 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12pp. First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004.
- McNeely, J. A., Mooney, H. A., Neville, L. E., Schei, P. J., & Waage, J. K. (Eds.). *Global Strategy on Invasive Alien Species*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK in collaboration with the Global Invasive Species Programme, 2001. <https://www.gisp.org/publications/brochures/globalstrategy.pdf>
- MacDonald, G. E., Cogongrass (*Imperata cylindrical*)—Biology, Ecology, and Management. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2004, 23(5), 367–380. <https://doi.org/10.1080/07352680490505114>
- Mao, A. A., and Pulok K. M., (eds.) *Flora of Manipur. A Pictorial Field Guide*. Botanical Survey of India, IBSD, 2023.
- Mousavi, F., Oteros, J., Shahali, Y., Carinanos, P., Impacts of climate change on allergenic pollen production: A systematic review and meta-analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2024, vol. 349, p. 109948. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2024.109948>
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons. New York, 1974.
- Petri, L., & Ibañez, I. (2023). Assessing the mechanisms and impacts of shrub invasion in forests: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 2023, vol. 60, pp. 2314–2326. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14496>
- Phillips, E.A., *Methods of Vegetation Study*. Holt, Rinehart and Winston, New York, 1959, 107 p.
- Pickering, C., Hill, W., *Roadside weeds of the snowy mountains, Australia*. Mountain Research and Development, 2007, vol. 27, pp. 359–367. DOI:10.1659/mrd.0805
- Pickett, S.T.A., White, P.S., *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, 1987.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D., 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bio Science*, 2000, vol. 50, pp. 53–65.
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmanek, M., Webster, G.L., Williamson, M., Kirschner, J., Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists, *Taxon*, 2004, vol. 53, pp. 131–143. <https://doi.org/10.2307/4135498>
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand?. In: Nentwig, W. (eds) *Biological Invasions. Ecological Studies*, 2008, vol 193. pp. 97–125. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7
- Raghubanshi, A.S., Rai, L.C., Gaurand, J.P., Singh, J.S., (2005). Invasive alien species and biodiversity in India. *Current Science*, 2005, vol. 88(4), pp. 539–540.
- Raunkiaer, C., *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press, 1934.
- Rejmanek, M., Richardson, D.M., What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 1996, vol. 77(6), pp. 1655–1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography Earth and Environment*, 2006. vol. 30(3), pp. 409–431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Sengupta, N.R., Dash, N.S., Ecological impact of alien plant invasion in national parks of an Indo-Burma biodiversity hotspot in India. *Journal of Agriculture and Ecology*, 2023, vol. 15, pp. 109–124. <https://doi.org/10.58628/jae-2315-11>
- Singh, A.M., Elangbam, G., Sharma, G.N. et al., Long-term rainfall seasonality trends and abrupt shifts in the Northeast Indian Province of Manipur. *Discov Sustain*, 2025, vol 6, p. 881. <https://doi.org/10.1007/s43621-025-01777-7>
- Shackleton, R.T., Biggs, R., Richardson, D.M., Larson, B.M.H., (2018). Social-Ecological Drivers and Impacts of Invasion-Related Regime Shifts: Consequences for

- Ecosystem Services and Human Wellbeing. *Environ. Sci. Policy*, 2018, vol. 89, pp. 300–314. DOI:10.1016/j.envsci.2018.08.005
- Sharma, G.P., Singh, J.S., Raghubanshi, A.S., Plant invasions: Emerging trends and future implications. *Current Science*, 2005, vol. 88, pp. 726–734.
- Simpson, J.M., *Plant systematics*, Third Edition, Elsevier, 2019.
- Skultety, D., Matthews, J.W., Urbanization and roads drive non-native plant invasion in the Chicago Metropolitan region. *Biol Invasions*, 2017, vol. 19(9), pp. 2553–2566. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1464-7>
- Son, D., Chu, Y., Lee, H., Roads as conduits for alien plant introduction and dispersal: The amplifying role of road construction in *Ambrosia trifida* dispersal. *The Science of the Total Environment*, 2023, vol. 912, p. 169109. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169109>
- Thomas, S.M., Moloney, K.A. Hierarchical factors impacting the distribution of an invasive species: landscape context and propagule pressure. *Landscape Ecol.*, 2013, vol. 28, pp. 81–93. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9816-2>
- Tyser, R.W., Key, C.H., 1988. Spotted knapweed in natural area fescue grasslands: an ecological assessment. *Northwest Sci.* 1988, vol. 62, pp. 151–159.
- von der Lippe, M., Kowarik, I., Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conserv Biol.*, 2007, vol. 21(4), pp. 986–96. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x. PMID: 17650249.
- Wani, S., Ahmad, R., Gulzar, R., Rashid, I., Malik, A.H., Rashid, I., Khuroo, A.A., Diversity, distribution and drivers of alien flora in the Indian Himalayan region. *Global Ecology and Conservation*, 2022, vol. 38, p. e02246. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02246>
- Westman, Walter, E., *Managing for biodiversity*. Bioscience. 1990, vol. 1, pp. 26–33.
- Whitford, P.B., Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth. *Ecology*, 1948, vol. 30, pp. 199–208.
- You, W-H., Han, C-M., Fang, L-X., and Du D-L., Propagule Pressure, Habitat Conditions and Clonal Integration Influence the Establishment and Growth of an Invasive Clonal Plant, *Alternanthera philoxeroides*. *Front. Plant Sci.* 2016, vol. 7, pp. 568. DOI: 10.3389/fpls.2016.00568
- Yuan, C., Gao, J., Huang, L., Jian, S., *Chromolaena odorata* affects soil nitrogen transformations and competition in tropical coral islands by altering soil ammonia oxidizing microbes, *Science of The Total Environment*, 2024, vol. 950, 175196, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175196>.
- Zhang, Y., Meiners, S. J., Meng, Y., Yao, Q., Guo, K., Guo, W., & Li, S., Temporal dynamics of Grime’s CSR strategies in plant communities during 60 years of succession. *Ecology Letters*, 2024, vol. 27(6), e14446. <https://doi.org/10.1111/ele.14446>

ADVANCED STUDY OF BEROIDAE SPECIES AND RECENTLY DESCRIBED *BEROE PSEUDOCUCUMIS* SP. NOV: MORPHOLOGY, GENETICS, GEOGRAPHY

©2026 Shiganova T.A.*, Abyzova G.A.

Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia
e-mail: *shiganov@ocean.ru

Received December 24, 2025. Revised May 14, 2026. Accepted May 31, 2026

The present study extends a thorough investigation of the order Beroida Eschscholtz, 1829 species, performed earlier by the authors with a particular focus on *Beroe ovata*, *B. cucumis*, and recently re-described *B. pseudocucumis* sp. nov. The paper refines description of this new species. The research focuses on the morphology, genetics, and worldwide distribution of *Beroe pseudocucumis* sp. nov., providing information on the holotype and paratype, required for compliance with ICZN regulations for new species registration. In the Mediterranean Sea, this species previously classified as *Beroe ovata* and subsequently as *Beroe cucumis* sensu Mayer has been re-identified based on the authors' morphological and genetic analyses as *Beroe pseudocucumis* sp. nov. Still, *B. ovata*, which initially invaded the Black Sea, stays there as the only recognized Beroida species. This study integrates field-obtained morphological traits of examined species with the historical data and genetic information derived from sequences, focusing on the ITS1-5.8-ITS2 nuclear ribosomal DNA cluster. Contrary to the widespread opinion that *B. cucumis* represents a one widely distributed species, our findings indicate significant genetic variation within its population. *B. pseudocucumis* sp. nov. was later also discovered in other parts of the World Ocean. Furthermore, the species' tolerance to water temperature was assessed. *B. cucumis* lives only in the cold waters, whereas *B. pseudocucumis* sp. nov. and *B. ovata* – in the warm and temperate waters. All three species mainly inhabit coastal areas. Geographic distribution of the two species, i.e., *B. cucumis* and *B. pseudocucumis* sp. nov. has been considered based on expert analysis of their photographs from various online sources.

Key words: Beroida; *Beroe ovata*; *Beroe cucumis*; *Beroe pseudocucumis* sp. nov.; morphology; genetic analysis; geographical distribution; Mediterranean Sea; World Ocean

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-213-215

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

References

- Badreddine Ali, Ghazi Bitar, Anthony Ouba, Tamara Shiganova. 2020. On the presence of the non-native *Beroe ovata* Bruguière, 1789, and the spread of the invasive *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the Lebanese waters, eastern Mediterranean Sea. SSRG International Journal of Agriculture & Environmental Science (SSRG-IJAES). Vol. 7, issue 5, p.1-6.
- Bayha, K.M., G.R. Harbison, J.H. McDonald & P.M. Gaffney, (2004). Preliminary investigation on the molecular systematics of the invasive ctenophore *Beroe ovata*. In Aquatic Invasions in the Black, Caspian and Mediterranean Seas. Springer, Dordrecht: 167-175. https://doi.org/10.1007/1-4020-2152-6_7
- Bruguiere, J.G. (1789). Encyclopedic methodique Histoire naturelle des Vers. Vol. 1, no. 6. Paris: Pankoucke.
- Chamisso, A. & C.G. Eysenhardt. (1821). De Animalibus quibusdam a Classe Vermium Linneana in Circumnavigatione terrae, auspicante Comite N Romanzoff, duce Ottone de Kozebue, annis 1815-1818 peracta, observatis, fasc. II. Nova Acta Physico-Medica Acad. Caesareae Leopoldinae-Carolinae Naturae Curiosorum 10: 545-574.
- Christianson, L.M., S.B. Johnson, D.T. Schultz & S.H. Haddock. (2022). Hidden diversity of Ctenophora revealed by new mitochondrial COI primers and sequences. Molecular Ecology Resources 22: 283-294. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13459>
- Chun, C. (1880). Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 1: 313.
- Costello, M.J. (2000). Developing species information systems: the European Register of Marine Species. Oceanography 13: 48-55.
- Fabricius, O., (1780). Fauna Groenlandica. Hafniae et Lipsiae: J. G. Rothe.
- Galil, B.S. & Gevili R. (2013). A moveable feast: *Beroe cucumis* sensu Mayer, 1912 (Ctenophora; Beroida;

- Beroidae) preying on *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora; Lobata; Bolinopsidae) off the Mediterranean coast of Israel. *BioInvasions Records* 2: 191-194. <https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.3.09>
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. (2024). What is GBIF? Available from <https://www.gbif.org/what-is-gbif> [Accessed 29 May 2024].
- Gul, S. & S. Jahangir. (2019). First occurrence of *Pleurobrachia pileus* (O.F. Müller, 1776) and sighting records of four other species of comb jellies (Ctenophora) from the coast of Pakistan (Northern Arabian Sea): a brief account.
- Harbison, G.R., L.P. Madin & N.R. Swanberg, (1978). On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep Sea Research* 25: 233-256.
- Huelsenbeck JP and Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755
- ICZN, (1999). International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. London: ITZN.
- Ikedda, S., A. Hashimoto & Okuizumi K. (2023). An efficient mass culture method for *Beroe cucumis*. *Plankton and Benthos Research* 18: 160-166. <https://doi.org/10.3800/pbr.18.160>
- Johansson, M.L., T.A. Shiganova, H. Ringvold, A.N. Stupnikova, D.D. Heath & H.J. MacIsaac. (2018). Molecular insights into the ctenophore genus *Beroe* in Europe: new species, spreading invaders. *Journal of Heredity* 109: 520-529. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy026>
- Kazmin A.S., Shiganova T.A., Alekseenko E.V., Luskow F., Abyzova G.A. Ctenophores *Beroe cucumis* and newly discovered *Beroe pseudocucumis*: global distribution and background abiotic conditions // *Marine Environmental Research*. (2025). Vol. 211, 107460. DOI:10.1016/j.marenvres.2025.107460
- Konsulov, A.S. & Kamburska L.T. (1998). Ecological determination of the new Ctenophora *Beroe ovata* invasion in the Black Sea. *Oceanology (Bulgaria)* 2: 195-198.
- Kramp PL. 1937. Polypdyr. Danmarks Fauna 43. København: GEC Gad Forlag, 223.
- Licandro, P., Blackett M., Fischer A., Hosia A., Kennedy J.R., Kirby R., et al., (2015). Biogeography of jellyfish in the North Atlantic by traditional and genomic methods. *Earth System Science Data* 7: 173-191. <https://doi.org/10.5194/essd-7-173-2015>
- Lindsay, D.J. (2006). A checklist of midwater cnidarians and ctenophores from Sagami Bay – species sampled during submersible surveys from 1993-2004. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 53: 104-110.
- Mamish Samer, Hani Durgham, Samar Ikhtiyar, Tamara Shiganova (2020). First record of *Beroe ovata* Вругиїлре, 1789 (Nuda, Beroida, Beroidae), another non-native ctenophore species off the Syrian coast (Eastern Mediterranean Sea). *Regional Studies in Marine Science* 39 101447, 9.
- Mayer, A.G., (1912). Ctenophores of the Atlantic coast of North America. Carnegie Institution of Washington 162: 1-58.
- Mianzan, H.W. & Guererro R. (2000). Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the southwestern Atlantic Ocean. *Scientia Marina* 64: 215-224.
- Mills, C.E. & Haddock S.H.D., (2007). Ctenophora. In: J.T. Carlton (ed.), *The Light and Smith manual: intertidal invertebrates from central California to Oregon*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press: 189-199.
- Mills, C.E., Pugh P.R., Harbison G.R. & Haddock S.H.D. (1996). Medusae, siphonophores, and ctenophores of the Alborán Sea, south western Mediterranean. *Scientia Marina* 60: 145-163.
- Mills, C.E., (1998-2022). Phylum Ctenophora: list of all valid species names. Available at: <http://faculty.washington.edu/cemills/Ctenolist.html> [Accessed March (1998), last updated January 2022].
- Mortensen T. (1912). Ctenophora. The Danish Ingolf-expedition 5: 1–95.
- Morita, H., Toyokawa, M., Hidaka, K., Nishimoto, A., Sugisaki, H. & Kikuchi, T. (2017). Spatio-temporal structure of the jellyfish community in the transition zone of cold and warm currents in the Northwest Pacific. *Plankton and Benthos Research*, 12: 266-284. <https://doi.org/10.3800/pbr.12.266>
- Oliveira, O.M.P., Miranda, T.P., Araujo, E.M., Ayon, P., Cedeno-Posso, C.M., Cepeda-Mercado, A.A., et al., (2016). Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. *Zootaxa*, 4194: 1-256. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4194.1.1>
- Oliveira, O.M.P., Mianzan, H., Migotto, A.E. & Marques, A.C., (2007). Identification key for the ctenophores from Brazilian coast. *Biota Neotropica*, 7: 341-350.
- Podar, M., Haddock, S.H., Sogin, M.L. & Harbison, G.R. (2001). A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21: 218-230.
- Saitou N and Nei M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425
- Seravin, L.N. (1998). Ctenophora – comb-jellies (Methodology). St. Petersburg: Omsk.1-84. (in Russian).
- Seravin L.N., Shiganova T.A., Luppova N.E. (2002). The history of studying the ctenophore *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) and some structural features of its Black Sea representative // *Zool. journal*. Vol. 81, no. 10: 1193-1201 (in Russian).
- Shiganova T.A., Bulgakova Yu.V., P.Yu.Sorokin, Lukashev Yu.F. (2000). Results of study on new alien species *Beroe ovata* in the Black Sea // *Biol.Bull. N 2*. P.248-256.
- Shiganova T.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.A., Volovik S.P., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E.D., Skirta A.Y., Dumont H.J. (2001). Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin. *Mar Biol.* 139:431–445.
- Shiganova, T.A., Christou, E.D. & Siokou, I. (2007). First recording of the non-native species *Beroe ovata* Mayer, 1912 in the Aegean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 8: 5-14. <https://doi.org/10.12681/mms.159>
- Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. (2014). Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations. *Mar Ecol Prog.Ser.* Vol. 507:111–123. 2014. <https://doi.org/10.3354/meps10806>

- Shiganova, T.A. & Malej, A., (2009). Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea. *Journal of Plankton Research*, 31: 61-71. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn102>
- Shiganova T.A., A.S. Mikaelyan, S. Moncheva, K. Stefanova, V.K. Chasovnikov, S.A. Mosharova, I.N. Mosharova, N. Slabakova, R. Mavrodieva, E. Stefanova, D.N. Zasko, B. Dzhurova (2019). Effect of invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* on low trophic webs of the Black Sea ecosystem *Marine Pollution Bulletin*. 2019. T.141. 434-447. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.02.049>
- Shiganova, T.A. & Abyzova, G.A. (2021). Revision of Beroidae Eschscholtz, 1825 systematics and distribution in the Southern seas of Europe based on genetic and morphological approaches. *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlab021: 1-26. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab021>
- Shiganova Tamara A. (2020). Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian Seas. *Marine Pollution Bulletin* 161.111737 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111737>
- Shiganova, Tamara A., Kamakin A., Pautova Larisa A., Kazmin Alexander S., Roohi A., and Henri J. Dumont (2023). An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota. *Advances in Marine_biology*. Vol. 94. P. 69-157. DOI: 10.1016/bs.amb.2023.01.002
- Shiganova, T.A., Mamedov, E.V., Akhundov, M.M., Jafarova, E.E., Bagirova, M.A. & Kazmin, A.S. (2024). Invasion of ctenophore *Beroe ovata* Bruguière, 1789 in the Caspian Sea: is it a chance for ecosystem recovery? *Biological Invasions*, 26: 217-236. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03171-8>
- Simion, P., Bekkouche, N., Jager, M., Quéinnec, E. & Manuel, M. (2015). Exploring the potential of small RNA subunit and ITS sequences for resolving phylogenetic relationships within phylum Ctenophora. *Zoology*, 118: 102-114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.zool.2014.06.004>
- Tamura K and Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10: 512–526.
- Tregouboff, G. & Rose, M. (1957). *Manual de Planctologie Méditerranéenne*. tomo II. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique, Tomes I et II, pp. 1-181.
- Trifinopoulos, J., Nguyen, L.T., von Haeseler, A. & Minh, B.Q. (2016). IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Nucleic Acids Research*, 44: W232-W235.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Anokhina L.L. (2000). Massive development of the *Beroe ovata* Eschscholtz ctenophore off the northeastern coast of the Black Sea // *Oceanology*. Vol. 40. No. 1: 52-55.
- WoRMS Editorial Board. (2024). World Register of Marine Species. Checklist dataset. <https://doi.org/10.14284/170> accessed via GBIF.org on 2024-05-29.
- Wrobel, D. & Mills, C.E. (1998). Pacific coast pelagic invertebrates. A guide to the common gelatinous animals. *Sea Challengers & Monterey Bay Aquarium*, Monterey.1-108.